蝶と蛾　*Lepidoptera Science* **72**(3/4): 59–83, December 2021

総説：日本，台湾，アジア大陸東縁におけるアサギマダラの季節的移動

福田晴夫

890-0024　鹿児島市明和 4-5-32

Review: Seasonal movements of *Parantica sita* in Japan, Taiwan and the eastern margin of the Asian continent

Haruo Fukuda

4-5-32 Meiwa, Kagoshima City, 890-0024 Japan

Abstract　Marking and recapture surveys of Chestnut Tiger, *Parantica sita*（Kollar,［1844］), that began in 1980 in Kagoshima, southern Kyushu, have spread from all over Japan to Taiwan and southeast China, revealing the actual state of seasonal movements of this butterfly. This butterfly moves north by the southwesterly monsoon from spring to early summer（March to June), lives mainly in temperate forests in midsummer（July-August), and moves south by the northeasterly wind in autumn（September to November). This species passes the winter in various non-diapause stages in warm and subtropical regions. This paper summarizes the outline of the seasonal movements, discusses how the moving habit was developed by the spread of this species to the Japanese Islands, and explores the remaining problems.

Key words　marking and recapture, northward and southward move, mobility acquisition, non-diapause wintering, orientation.

はじめに

アサギマダラ *Parantica sita*（Kollar, 1844）の主な分布域は，ヒマラヤからアジア大陸南部を経て日本列島に伸びる照葉樹林帯であるが，1980 年に鹿児島で始めたマーキング調査の普及により，日本列島や台湾，中国東南部を範囲とした季節的移動の概要が明らかになった．マダラチョウ類の季節的移動としては，北アメリカ大陸でのオオカバマダラがよく知られており，これで太平洋を挟んで二つのマダラチョウが季節的移動をしていることになる．しかし，この 2 種の移動の実態はかなり異なっている．

この調査には日本鱗翅学会も 1999 年に「アサギマダラプロジェクト」を立ち上げて，2017 年までの 17 年間，その移動の解明に幾らかの貢献をした．そして，日本全国の多数のアマチュアのチョウ愛好者たちにより，移動を主とした膨大なデータが蓄積されており，これらの中から特定のデータや地域に限った総括も多数報告されている. しかし，ほとんどは日本語のみの記述で，移動の実態は，初期の生態報告（Kanazawa *et al.*, 1993），国間移動報告（Kanazawa *et al.*,2012; Cheng *et al.*, 2015; Kanazawa *et al.*, 2015）や，Honda *et al.*（2016）が本種の食草，訪花植物および配偶行動などの生化学的研究報告の中で, 若干触れているだけで，国外にはあまり知られていないと思われる．

筆者は 1980 年から 2006 年までは本種についてのフィールドワークを続けたが，その後は文献や諸氏の情報を見るだけになっている．ただ，マーキング活動の初期の成果は福田（1991，2009）にまとめ，さらに 2006 年には日本昆虫学会鹿児島大会のシンポジュウムで，アサギマダラの移動を，経過も含めてレビュウして紹介した（福田，2009）．また，2019 年の日本鱗翅学会第 66 回大会（大阪）のシンポジュウムでもこのチョウの移動について話題を提供した．

本稿で記述したいのは，日本列島での生活史をもとに，現在知られている季節的移動の概要を総説し，このような習性の起源についての仮説，すなわち大陸から日本列島に移り棲んだアサギマダラが，どのようにして現在の移動習性を発達させたかという問題について検討する．なお，この地域における本種の長距離移動の知見については，多数のアマチュアの愛好者たちによって蓄積されたマーキング調査などの膨大な情報に基づいたものである．

059_CW6_AX042D02.indd　59　2021/11/25　9:41:35

1. アサギマダラの分布と日本列島への侵入

現在の分布

アサギマダラ類の起源について，Smith（2014）は，アフリカ大陸起源の *Amauris* 属の祖先種が 720 万 ± 80 万年前にアジアに入り，*Parantica* 属（40 種を含む），*Ideopsis* 属（4 種），*Miriamia* 属（1 種）に分化したという．そして，現在 *Parantica* 属の多くの種は熱帯アジアに分布し（Ackery and Vane-Wright, 1984），その中でアサギマダラは最も北方に分布する種になっている（森下，1981；Tshikolovets and Sreltzov, 2019）（Fig. 1）．

アサギマダラが越冬, 定着しているのは暖帯の照葉樹林帯で, 温暖期には温帯の落葉広葉樹林帯まで生息域を拡大している．この定着域はヒマラヤから中国南部を経て台湾，日本列島に細長く広がり，ここに 3 亜種，ssp. *tytia*（Moore，1885）

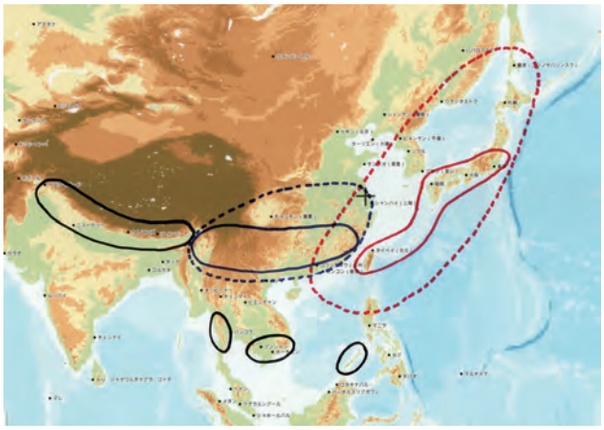

Fig. 1．アサギマダラの亜種とその分布．
ヒマラヤからアジア大陸南部を経て日本列島に至る照葉樹林帯が主要な分布域であり，ここに 3 亜種，その南に 3 亜種が隔離分布する．日本・台湾亜種を囲む赤色の点線域はこの亜種の移動範囲を示す．同じく，青色の点線は推定される中国亜種の移動範囲である．
A: ssp. *tytia*（Moore），B: ssp. *sita*（Kollar），C: ssp. *niphonica*（Moore），D: ssp *ethologa* Swinhoe, E: ssp. *melanosticta* Morishita, F: ssp. *oblita* Tsukada & Nishiyama．日本，台湾亜種は独立の別種とする意見もある．

Fig. 1. Subspecies of *Parantica sita*（Kollar,［1844］）and their distributions.
The dotted red area surrounding Japan and Taiwan indicates the range of movement of this ssp. *niphonica*. Similarly, the dotted blue line represents the estimated range of movement of the Chinese subspecies. A: ssp. *tytia*（Moore）, B: ssp. *sita*（Kollar）, C: ssp. *niphonica*（Moore）, D: ssp. *ethologa* Swinhoe, E: ssp. *melanosticta* Morishita, F: ssp. *oblita* Tsukada & Nishiyama. Some regard those in Taiwan as a subspecies different from that in Japan.

（ネパール，インド北部），ssp. *sita*（Kollar，1844）（中国，インドシナ半島北部），ssp. *niphonica*（Moore，1883）（日本，台湾，朝鮮半島）を産する（森下，1980，1981）．この他にマレー半島に ssp *ethologa* Swinhoe, 1899，インドシナ半島南部に ssp *melanosticta* Morishita, 1994，フィリピンのパラワン島に ssp *oblita* Tsukada and Nishiyama,1980 が分布している．これら南方に隔離分布している 3 亜種は，最終氷期に陸地化したスンダランドの時代の遺存種と推定される（森下，1980）．

なお，日本，台湾産亜種 ssp. *niphonica* を独立種とする見解も出ており（新川ら，2007；Hu and Wang，2019；長田，2019，2020a, b），筆者も新川ら（2007）の著者の一人であったが，本稿では亜種のままとして記述した．その理由は，日本から大陸に移動した個体と大陸産個体の交雑の問題，大陸やルソン島産の近縁種（シッキムアサギマダラ *P. pedonga*，タイワンアサギマダラ *P. swinhoei*, ガラスマダラ *P. vitrina* など）を加えた遺伝子解析，大陸産の生活史の情報が未詳なことで，これらのデータも加えて判断したいからである．ちなみに，上記 3 種を含むアジア産 *Parantica* 属 7 種の生活史（幼虫，蛹の写真など）は、五十嵐・福田（1997，2000）に出してある．

中国での様子は後述するが，北朝鮮の情報は入手していない．韓国では，Kwon *et al.*（2012）による 1937 年～2011 年の分布変動図と，Kim *et al.*（2012）による 1996 年～2011 年の総括分布図がある．これらによると，中央部には少ないものの，ほぼ全土で記録され，済州島を含む南部に多いことが分かる．宮武ら（2005）は 2004 年 8 月 6～8 日，半島南部の茂朱の徳祐山の標高 1,430～970 m 地域のヒヨドリバナ群落などで，169 頭をマーク放チョウしているが再捕獲例はない．

日本列島への侵入・定着

日本本土は 2500 万～1500 万年前（古第三期漸新世末～新第三紀中新世前期），日本海の拡大によって，大陸から切り離されて孤島になった．その時点で暖帯林（照葉樹林）と温帯林（落葉広葉樹林）は日本本土に存在しており（植村，2006），この時，大地と共に移ったいくらかの昆虫（マイマイカブリなど）も知られている（大澤・蘇，2015）．しかし，上記の Smith（2014）の説によれば，アサギマダラはこの時点では，まだ種としては出現しておらず，日本列島への侵入・定着も，720 万 ± 80 万年前以降となる．もし本種が陸地伝いに侵入・定着したとすれば，例えば，中新世後期の 1000 万～500 万年前，西日本が朝鮮半島を介して大陸と繋がった時期だったかも知れない．これはアサギマダラ属が多数の種に分化した時期であり，気候は寒冷化に向かっていたが，現在とほぼ同じ温暖な時代であったという（植村，2006）．

059_CW6_AX042D02.indd 60 2021/11/25 9:41:40

もちろん，その後，陸橋を渡り，あるいは海を渡って飛来，定着した可能性も否定できず，侵入年代の解明には遺伝子情報などを加えたさらなる検討が必要であろう．Hu *et al.*（2020）は遺伝子で有効なマーカーを見つけたらしいが，いずれにせよ，注目したいことは，アサギマダラが日本本土に移り住んだ時には，すでに照葉樹林と温帯林が存在していたことである．

南西諸島とくに中琉球は，大陸から分離した時代が，1000〜600万年前（Okamoto, 2017），200万年前（大塚ら，2014），155万年前（遅沢，2012）の諸説があり，これらはアサギマダラも侵入可能な時期かも知れない．しかし，亜熱帯という高温環境に定着できたかが問題として残る．

なお，栗田（2013）は，祖先種が南北移動と高低移動をしていた；温暖化で南北移動が増え，生息地が北方に広がった；細長かった日本列島の陸橋が海進で島嶼化し，本種は海を渡って移動するようになったという．しかし，地史との関わりの記述には疑問点が多い．

金沢・青山（2015）および金沢（2015b）は以下のように推測している．祖先種は中国で高低移動をしていた．夏山の高地で過ごしていた個体が，温暖化の進んだ夏の暑い時に，南西風に乗って東シナ海を渡り，九州北部，本州南西部の山地に到着した．そこは訪花植物が豊富で，天敵も少ない楽園だった．秋には低地に下りてキジョランに産卵した．寒冷化が進むと，北東風に乗って中国南部に移動するようになった．やがて南北移動集団が多数派になり，高低移動集団を駆逐または飲み込んで，アサギマダラが完全に分化したのであろう．揚子江の南に広がる南嶺山地（最高2,143 m）がアサギマダラの故郷であり，現在の南下移動の目的地，北上移動への出発地かもしれない．しかし，この推測を支持する地史と気候変化についての知見は，現時点では不十分と思われる．

2. 日本列島での生活史

長距離移動もこのチョウの生活史の一部であるから，まずは生活史の解明が不可欠であるが，アジア大陸での生活史に関する知見はまだ少ない．日本での生活史は，福田ら（1982）に詳記してある．しかし，その後の知見も加えて，以下に概観しておきたい．ただし，防衛戦略，配偶行動，移動性にも関わる重要な植物群，すなわち幼虫の食餌植物，成虫の訪花植物などについては，化学的成分の解析や行動の進化を含めて，本田計一らの興味深い多くの論文がある（Honda *et al.*, 2016；他）．

幼虫の食餌植物

日本列島におけるアサギマダラの食草は，キョウチクトウ科 Apocynaceae の蔓性の草本で，常緑性 9 種，落葉性 17 種，計 24 種が知られる（福田，2003a，b；仁平，2004；比嘉・長嶺，2019；他）．

常緑の食草は，おもに亜熱帯から暖帯，すなわち南西諸島から九州，四国，本州の照葉樹林帯に生える．

（オオカモメヅル属 *Tylophora*）ツルモウリンカ *T. tanakae*，トキワカモメヅル *T. japonica*．

（サクララン属 *Hoya*）サクララン *H. carnosa* .

（キジョラン属 *Marsdenia*）キジョラン *M. tomentosa*（Fig. 2），タイワンキジョラン *M. formosana*，ソメモノカズラ *M. tinctoria*．

（シタキソウ属 *Stephanotis*）シタキソウ *S. japonica*，オキナワシタキソウ *S. lutchuensis*，マダガスカルジャスミン *S. floribunda*（外来種）

落葉性の食草は，温帯域すなわち九州，四国の高地，本州の山地に多いが，*印で示すものは亜熱帯，暖帯にも見られる．

（カモメヅル属 *Cynanchum*）イケマ *C. caudatum*，コイケマ *C. wilfordii*，ツクシガシワ *C. grandifolium*，ツルガシワ *C. macrophyllum* var. *nikoense*，リュウキュウガシワ *C. liukiuense**，イヨカズラ *C. japonicum*，ヒメイヨカズラ *C. matsumurae*，ナ



Fig. 2. アサギマダラの越冬北限と食草キジョランの分布．
日本・台湾亜種の越冬北限は，常緑食草キジョランの分布（●印）に一致する．福田（2003 b）に加筆して作成したが，堀川（1976）の「Atlas of Japan」の分布図とほぼ同じになった．

Fig. 2. Overwintering northern limit of *Parantica sita*（Kollar, [1844]）and distribution of feeding plants Metaplexis japonica.
The northern wintering limit of ssp. *niphonica* coincides with the distribution of the evergreen foodplant *Marsdenia tomentosa*（marked with ●）.

ンゴクカモメヅル *C. austrokiusianum**，コバノカモメヅル *C. sublanceolatum*，ヨナクニカモメヅル *C. yonakuniense**，クサナギオゴケ *C. katoi*，ヤマワキオゴケ *C. yamanakae*.

（*Tylophola* 属）コカモメヅル *T. nikoensis*，トサカモメヅル *T. floribunda*，オオカモメヅル *T. aristolochiodes**

（ホウライアオカズラ属 *Gymnema*）ホウライアオカズラ *G. sylvestre*.

（ガガイモ属 *Metaplexis*）ガガイモ *M. japonica*

例外的にキョウチクトウ *Nerium indicum* につくこともある．トウワタ *Asclepias curassavica* にも産卵することがあるが，幼虫は食べた後に死亡する．

成虫の訪花植物と吸汁植物

日本のアサギマダラは，海辺から耕作地，草地，森林，人里の農村，市街地，山岳地帯など，多様な環境に食物を求め，栽培種，逸出種，自生種，そして蔓性，草本，木本など多様な植物から栄養分を摂取する．この他，湿ったコンクリート，アスファルトなどからナトリウムなどの無機塩類を摂取している．汗ばんだ人の手などにもよく止まり口吻を伸ばす．訪花植物の種類は多く，筆者がメモしたものだけでも以下の 19 科にわたるが，花の好き嫌いは激しく，とくに♂はキク科，ムラサキ科に属する PA 植物（Pyrrolizidine alkaloid を含む植物）を強く求める（本田，2002；本田・本田，2007；本田・吉岡，2011；本田，2021）．これらは移動の開始やルートなどにも関わる重要な植物群で，花蜜だけでなく，生きた茎葉や幹，半枯れ，あるいは枯れた植物体などからも吸汁するものがある．

（キク科 Asteraceae）フジバカマ（野生種）*Eupatorium japonicum*，コバノフジバカマ *E. fortunei*（園芸種），シマフジバカマ *E. lutchuense*，ヒヨドリバナ *E. chinense* var. *oppositifolium*，または *E. makinoi*（変種ヨツバヒヨドリ *E. chinense* var. *sachalinense*），ヤマヒヨドリ *E. variabile*，ノアザミ *Cirsium japonicum*，ハルジオン *Erigeron philadelphicus*，ツワブキ *Farfugium japonicum*，ノボロギク *Senecio vulgaris*，ハンカイソウ *Ligularia japonica*，スイゼンジナ *Gynura bicolor*，ムラサキカッコウアザミ *Ageratum houstonianum*，シロノセンダングサ *Bidens pilosa* var. *radiata*，ミズヒマワリ *Gymnocoronis spilanthoides*（環境省の特定外来生物），コウテイダリア *Dahlia imperialis*，コスモス *Cosmos bipinnatus*，ナルトサワギク *Senecio madagascariensis*，コウヤボウキ *Pertya scandens*.

（ムラサキ科 Boraginaceae）スナビキソウ *Messerschmidia sibirica*，オオルリソウ *Cynoglossum zeylanicum*，ハナイバナ *Bothriospermam tenellum*，モンパノキ *Heliotropium foertherianum*.

（バラ科 Rosaceae）サクラ *Prunus* × *yedoensis*，カンヒザクラ *P. campanulata*，ナナカマド *Sorbus commixta* ビワ *Eriobotrya japonica*，ヤマシグレ *Viburnum urceolatum*.

（ユキノシタ科 Saxifragaceae）ウツギ *Deutzia crenata*，ノリウツギ *Hydragea paniculata*，ヤハズアジサイ *Hydrangea sikokiana*，トリアシショウマ *Astilbe odontophylla* var. *odontophylla*，テリハアカショウマ *Astilbe thunbergii* var. *kiusiana*.

（ツバキ科 Theaceae）サザンカ *Camellia ssanqua*，イジュ *Schima wallichii liukiuensis*.

（モクセイ科 Oleaceae ）イボタノキ *Ligustrum obtusifolium*，ネズミモチ *Ligustrum japonicum*.

（サクラソウ科 Primulaceae）オカトラノオ *Lysimachia clethroides*.

（シソ科 Lamiaceae）テンニンソウ *Comanthosphace japonica*.

（タデ科 Polygonaceae）ソバ *Fagopyrum esculentum*.

（セリ科 Apiaceae）ノダケ *Angelica decursiva*.

（クマツヅラ科 Verbenaceae）タイワンウオクサギ *Premna corymbosa* var. *obtusifolia*.

（リンドウ科 Gentianaceae）アケボノソウ *Swertia bimaculata*.

（ウコギ科 Araliaceae）コシアブラ *Eleutherococcus sciadophylloides*.

（エゴノキ科 Styracaceae）エゴノキ *Styrax japonicus*.

（ツツジ科 Ericaceae）ハクサンシャクナゲ *Rhododendron brachycarpum*.

（クスノキ科 Lauraceae）シロダモ *Neolitsea sericea*.

（クロウメモドキ科 Rhamnaceae）イソノキ *Rhamnus crenata*.

（ミカン科 Rutaceae）ミカン *Citrus* sp.

（ホルトノキ科 Elaeocarpaceae）ホルトノキ *Elaeocarpus sylvestris*.

以上の訪花植物については，地域毎に季節毎に観察された例は多いので，そのいくらかを以下に紹介する．

神奈川県相模原市では，春はキク科のノアザミ（67.1 %），ハルジオン（31.7 %）のほか，樹木の 3 種，秋はアザミ類（17.7 %），ビワ（6.9 %）のほか 21 種の花にきた．総合して科別にみると，キク科が 82.1 % と断然多く，ほかに 14 科の花を利用した（嶋崎，2019）．富士山麓では，6 月はヨツバヒヨドリの茎葉から吸汁，7 月下旬から新個体が出現し，こんどは同種の花から吸蜜した（橋本，2020）．四国の徳島県ではスイゼンジナを植栽することで，マーキング調査の効率が格段に上がった（大原，2020；大原・山田，2010）．屋久島ではスイゼンジナ，ムラサキカッコウアザミ，ミズヒマワリ，ヤマヒヨドリ，シマフジバカマ，シロノセンダン

059_CW6_AX042D02.indd 62 2021/11/25 9:41:43

グサが最もよく利用され，マーキング調査の成果はこれらの盛衰に大きく左右される（久保田，2019a，2020c）．ただし，ヤマヒヨドリ以外はすべて外来の栽培種や逸出種で，これらがなかった時代には，当然他の自生種のみを利用していたものであろう．

現在は全国各地でフジバカマ属などの花を植えて，アサギマダラを集め，マーキングだけでなく，花壇として観光などに活用しているところもある（田原，2020；他）．一方，自然状態では，ヒヨドリバナ　など草本が生える環境は，放置すれば植生遷移で次第に減少していく．また，近年はシカの食害で減少しているところも少なくない．

成虫の行動

羽化した♂は早くて 3 日後，普通は 6〜18 日後からＰＡ植物を訪花し，性ホルモンをつくり（本田，2021），2 週間後から配偶行動を始める（本田・八木，2008）．鹿児島県本土で 11 月に羽化した成虫を 25℃，長日条件（13L11D）で飼育すると，♀の成熟卵は羽化後 1 週間後から認められ，2 週間目に急増する（福田，1989）．同様な例は紀伊半島でも認められ（Hirai and Ishii，1997），これは多摩動物公園のインセクタリウム内の配偶行動の開始日，羽化後 7〜10 日（本藤，1975）とほぼ一致する．これはまた，南下移動の開始時期にも相当する（栗田，2013；2014）．

探雌行動は，♂が飛び回って♀を捜す行動が主となるが（多田，2013；本田，2021），樹冠などに止まって待ち伏せ型の行動もとる（伊藤，1992；他）．これはアゲハチョウ類などでも知られる複合探雌行動と思われる（本田，2021）．♂が少ない状況では，♀が交尾相手の♂を求める待ち伏せ行動も報告されている（窪田・窪田，2017）．

マダラチョウ類の配偶行動，すなわち求愛行動から交尾に至る過程を，本田（2015）は 3 パターンに分けている．アサギマダラはＣ型で，♂が♀の近くでホバリングを行わず，♀を追飛しながら♀の周りを下から上に 1，2 回旋回して，ヘアペンシルを呈示し，♀のランダム逃避飛翔後に交接する．初回の交尾は♂で 15〜25 日齢，♀は 10〜35 日齢で，生涯交尾回数は♂で 1〜3 回（最大 8 回），♀は 1〜3 回程度で，この間約 15％が再交尾したという（本田，2021）．

藤野（2020）は，本州中部 4 地点および瀬戸内海淡路島，四国高知県で，南下個体の交尾率を調べ，9 月の移動開始と共に配偶行動が盛んになり，南下するにつて交尾率が高まること，♂が先行して♀を待ち受けることで交尾率を高めている可能性もあること，♀は産卵しつつ移動することを報告した．

成虫の寿命は，秋に南下して冬に入った個体では長くなり，長野県（8 月 11 日）から南下した個体は 160 日後に石垣島（1 月 8 日）で再捕獲された（島田，2017b）．屋久島では 12 月から 4 月にかけて，147 日，135 日などの生存記録がある（久保田，2006）．

天敵

アサギマダラが季節的移動をする原因のひとつとして，天敵回避の可能性もあるので（冨永，1998；平井，2002；Hirai and Ishii，2002.），天敵のデータは重要である．しかし，断片的な記録は多いものの，種名まで明示した記録は少なく，各地での生命表はまだ作成されていない．

成虫の捕食者としては鳥類がその筆頭で，スナビキソウに訪花中の個体がカラス（ハシボソガラス *Corvus corone*？），イソヒヨドリ *Monticola solitarius* に相当数が捕食される．このほか，トンボ，ムシヒキアブ，カマキリ，スズメバチ，クモ，ムカデ，ヤドカリなどによる捕食の記録がある．ただし，ジョロウグモ *Nephila clavata* には PA 毒性が効いて，クモ は網にかかったアサギマダラを食わず，網糸を切って逃がしてしまう（本田，2015）．卵はアリ類に捕食され（吉本，2020），幼虫もアシナガバチ類（久保田，2015b，2017；他），蛹はハリブトシリアゲアリ *Crematogaster matsumurai* に食われる（大原，2011）．

寄生者としては，日本各地に分布し寄生率の高いマダラヤドリバエ *Sturmia bella*（Hirai and Ishii，1995：平井，1997，2002；他）のほか，アサギハリバエ *Phryxe nemea*（Shima，2006），ワモンコマユバチ *Aphrastobracon tibialis*，ハエヤドリアシブトコバチ *Brachymeria minuta*（金井，2000a, b；他）．キアシブトコバチ *Brachymeria lasus*，（金井，2000a, b；大原，2011；金田，2013；他）の事例がある．

和歌山県橋本市のキジョランで，6 月〜8 月に飼育したアサギマダラ幼虫は，蛹化した 208 個体のうち 68 個体（33％）が，マダラヤドリバエの寄生を受けており，このヤドリバエには 2 次寄生者としてキスジセアカカギバラバチ *Poecilogonalos fasciata* が寄生していた（平井，1997）．ちなみに，これら両種の卵はキジョラン葉表に産み付けられ，アサギマダラ幼虫の摂食により体内に入る．屋久島ではマダラヤドリバエなどの初夏の寄生率は高いが年変動が大きい（久保田，2013，2014b）．アサギマダラがこれらを回避するための，特別な行動をとっているという報告はない．もし移動性発現の原因が天敵回避であれば，日本では捕食者でなく，寄生者が問題になるかもしれない．

3. 日本列島での周年経過と移動

越冬世代と北方への移動

越冬態　日本列島の暖帯や亜熱帯で越冬するアサギマダラは休眠性を持たず，いろいろなステージで冬を迎え，南西諸島では最寒月（1〜2 月）でも卵，幼虫，蛹，ときに残留の成虫や新羽化成虫も見られる．しかし北になるにつれ若齢幼虫での越冬が主になる．1〜2 月の低温や寒暖の不

059_CW6_AX042D02.indd　63　2021/11/25　9:41:43

規則な急変のもとで，脱皮・変態がスムーズに行われるかが問題である．

越冬北限の栃木県では 9〜11 月に産卵された世代は，最寒月を 2 齢で経過するものが春に羽化する（長谷川，2019）．静岡県では 2〜3 齢で越冬（清，1998），三重県では 9 月中旬までの卵は年内に羽化し，越冬に入るのはその後の卵からの 1〜2 齢幼虫である（阿部，2013）．南九州の薩摩半島では，最寒月を 1〜3 齢で過ごした幼虫が 4 月に新成虫として羽化する（中峯，2002a）．屋久島では秋の 11〜12 月に平地，低山に産まれた卵は，各齢で越冬し，2〜3 月に蛹化，3 月下旬から 4 月に羽化する（久保田，2012，2018，2019b）．喜界島では，秋の卵から新成虫が羽化するのは年末の 12 月から翌年の 1 月〜4 月に及ぶ（福島，2018）．このような経過は標高によっても異なり，紀伊半島の 3 地区（標高 20 m，360 m，1,100 m）の状況は，南北の水平分布のそれに似ている（Hirai and Ishii，1997）．

移動　春〜初夏（3 月〜6 月）に羽化した成虫は，高標高地あるいは北方の温帯林に移動する．温帯林が殆どない南西諸島では，成虫の個体数のピークが北に行くほど遅くなり，これはその島での発生個体より北上移動個体が多いことを示唆する．屋久島では春の新成虫は長くは島に留まらず，直ぐに移動するらしいが，島の高標高地に留まる個体がいるかは未詳である．多数の訪花個体が数日以内に一斉に姿を消す例も多い（久保田，2012）．一方，この時期に南下する個体もいることを付記しておきたい．（例）喜界島（2004 年 3 月 5 日）→北大東島（4 月 9 日），喜界島（2003 年 5 月 7 日）→ 伊是名島（5 月 27 日）．九州，四国，本州における北上は後記する．越冬できない北海道では，南から移動成虫が到着するのは 5 月末〜6 月上旬である（対馬，2019a, b）．

第 1 世代のランダム方向移動と南下（Table 1）

第 1 世代成虫は，盛夏（7〜8 月）に羽化する．彼等の主な生活地である温帯性落葉広葉樹林には，豊富な食草（*Cynachum* 属，*Tylophola* 属など）や吸蜜植物（*Eupatorium* 属など）がある．しかし，例えば，屋久島では 4 月に低地，低山地の食草に産まれた卵やそれからの幼虫の生育は速く，次世代成虫が低地では 5〜6 月に，標高 400〜450 m の低山地では 6〜7 月に羽化する（久保田，2013）．

温帯林で生活する成虫も，この高温期にかなり移動している（細井，1996；内田・金田，1997；福田・中峯，2002；藤井，2006；他）．滋賀県では，5 km を隔てた比良山と蓬莱山の間で，マーク虫が互いに水平移動していることが確認された（内田，1998）．これらは好適な花を求める場合が多いらしい．方向は定まらない場合が多いので，筆者はこれを“ランダム方向移動”と言いたい．

この時期は涼しい高地にしかいないはずのアサギマダラが，暑いはずの低地に出現することは以前から知られていた．これについて金沢（1992）は次の 3 説にまとめている．

①遅れてやってきた成虫説：南方から 4〜5 月に北上する個体が遅れてきた．

②早く山降りした成虫説：秋に南下する成虫が，早く山を降りすぎた．

③食草に誘引されたとする説：低空を飛ぶのでキジョランがあれば産卵する．

九州低地では，この時期には成虫も幼生期もほとんど見られない．しかし，福岡県宗像市ではホルトノキの花に（西田，2019），鹿児島市では栽培ミズヒマワリに多数が訪花した（福田，2005）．これらから，筆者はランダム移動中の個体が花に誘引された説を加えたい．

南西諸島の低い島，例えば喜界島では，7〜8 月，アサギマダラのどのステージも見られない（福島，2018）．しかし，奄美大島の湯湾岳（694.4 m）では，成虫のほかキジョランで 8 月下旬に卵，若齢幼虫が確認されており（福田，1977），他にも 7 月上旬から 9 月上旬の最も暑い時期に，低地や山地に少数の成虫が見られている（福田，未発表）．沖縄では低地の那覇で，7〜8 月の最高気温約 32 ℃，最低気温約 26 ℃で，アサギマダラ成虫の生活に不適な地域が多くなる．しかし，高標高地は奄美大島と同様に残留する個体群がいるであろう．八重山諸島では盛夏にはほとんど姿を見ない（河野，2000）．

北海道南部では，北上個体の子孫，第 1 世代成虫が 8 月上〜中旬に羽化し，8 月後半から気温が低下するため，高地から低地へ移り，9 月下旬には低地から南下移動を始める（対馬，2019a, b）．本州の北部や高地でも，この世代の南下が多い．南部になるにつれ，次の第 2 世代の南下が増える．紀伊半島の 3 箇所で，ルートセンサス法により周年経過を調べたところ，江須崎（海抜 20 m）では越冬個体が多く，山田（360 m）は常発地域，和佐又山（1,100 m）では夏に個体数が多かったが，いずれの地域でも移動個体の存在が大きいと思われた（平井，2000）．温帯林の南限地，南九州の紫尾山では，第 1 世代成虫が 7 月上旬〜8 月下旬に出現する（Table 1）．しかし，南下個体はほとんどなく，次世代の第 2 世代が南下する（福田・守山，1989）．これは，九州の中央山地でこの時期に発生する個体も，北上することなく発生地で過ごし，9 月になって南下するという推測（大原，2013）にも合う．

暖地の第 2 世代の南下

西南日本の高地温帯林で 8 月〜11 月に羽化する第 2 世代成虫は，山の秋が深まるにつれ，低地に下り，さらに南下

059_CW6_AX042D02.indd 64 2021/11/25 9:41:43

Table 1. 鹿児島県紫尾山におけるアサギマダラの 5 月～ 10 月の経過．A（成虫），E（卵），L（幼虫），P（蛹）．小文字は推定を示す．
Table 1. Life stages of *Parantica sita* from May to October in 1988 at Mt. Shibi, Kagoshima Prefecture. A（adult）, E（egg）, L（larva）, P（pupa）; small letters indicate estimates.

Month	May		Jun.			Jul.			Aug.			Sep.			Oct.		
Date	16	30	6	13	24	10	20		3～4	12	24	4	16	26	3	11	20
Over wintering generation	A	A	A	A	a	a											
The 1st generation	E	E	E	E	e	E	E										
			L	L	L	L	l	l									
						P	P	p	p	p							
						A	A	A	A	A	A	a	a				
The 2nd generation								e	E	E	e						
										L	L	L	L				
													P	P			
													A	A	A	A	A
The 3rd = Over wintering generation														E			
															L		

する．紫尾山の第 2 世代は 9 月下旬から移動を始めるが，低地の暖帯林で羽化する少数の個体も南下すると思われる．移動の最盛期は 10 月中旬で，11 月まで続く．

4. 季節的長距離移動の概観

季節的移動には近隣地域への分散・移動から 2,000km を超える長距離移動まであり，両者は同じ連続した行動かもしれず，移動距離を限定して区別は出来ない．ここでは各地の最長距離移動記録に焦点をあてて北上と南下移動を概観したい．

移動図の作成　1980 年～2019 年の 40 年間に多数のマーク虫の移動が確認されており，それらは有志によりコンピュータに集積されている．しかし，それらを使った年や地域に限った総括や論議はあっても，全体を総括した論文はまだない．筆者は全移動記録の総括はできないので，長距離移動の全体的傾向を見るために，アンケートを実施した．選んだ地域は，地理的な位置も配慮して，比較的データが揃っていて，それを提供してもらえる 10 地域（10 人：氏名は謝辞欄に記す）である．それらは北から順に，本州 （石川県，三重県），四国 （徳島県），九州（宮崎県，鹿児島県），南西諸島（種子島，屋久島，喜界島，沖縄本島） から台湾に及ぶ．

問い合わせたデータは，①その地域に北上してきた記録の最長地点（1～3 位）と東西に最もぶれた記録地（各 1 位），さらに，②同地から北上した最長地点（1～3 位）と東西にぶれた記録地（各 1 位）である．南下についても，同様な記録を提示していただき，それらを地図上にプロットし，線で結んで移動範囲の多角形を描いてみた（Figs 3，4）．このほか北海道への北上・南下図（Fig. 3-1）は対馬（2020）より作成，Fig. 4-2 の福島県北塩原町からの移動図は，栗田（2013）からの転記，Fig.4-11 は　2015 年の台湾まで南下した個体の移動図で，田原（2016）の記録をもとに筆者が転写した．

もちろん，これらは調査精度，年数などの差があり，“ 例外的な記録 ” も含まれる可能性がある．しかし，移動の概観は可能であろう．これらを補う意味で，報告された各地の移動データ，移動図も参考にした．例えば，長野県〈北上・南下〉（田原，2018，2019），山梨県富士山麓〈南下〉（三枝ら，2018），三重県名張市〈北上・南下〉（阿部，2016），京都府鷲峰山〈南下〉（小田・小田，2020），兵庫県武庫川流域〈南下〉（渡辺，2014），山口県西部（日本海側）〈北上・南下〉（福村，2020a, b），九州の九重山系〈北上・南下〉（福村，2020c）などである．南西諸島では屋久島，喜界島での記録が突出して多く，とくに屋久島は同島在住の久保田義則が 2003 年から今日（2020 年）まで，毎年，移動や生態などの詳細な記録を報告しており（久保田，2006，2012，2013；，2014a, b；，2015a, b，2017，2018，2019a, b，2020a, b），抜群の情報量を誇る．

北上長距離移動（Fig. 3）

マーク虫の最南の出発地は台湾北部の陽明山国家公園の大屯山（1090）で，ここから本州中部まで移動している．沖縄本島，喜界島および屋久島では南方から到達した個体は少なく，最南の出発地は八重山諸島からである．これは 3 島以外の南西諸島の島々でのマーク，放チョウ数が少ない

059_CW6_AX042D02.indd　65　2021/11/25　9:41:44

ことも一因であろう．台湾からの飛来記録がないのは，Fig. 4-11 で見ると，台湾発の個体は島づたいでなく，一気に海を越えて移動している可能性が考えられる．上記 3 島からの北上は島内で羽化した個体を主とし関東山地まで達しており，その東西のぶれは，東は太平洋沿岸，西は九州西部となる．沖縄本島と喜界島からの北上ルートは台湾からと同じく九州を経由しないで海上を移動するかもしれない．2018 年春の屋久島から本州，四国への北上も，前半は海上移動と思われる（久保田，2018）．2017 年に 1 ♂が種子島（4 月 25 日）から八丈島（伊豆諸島：5 月 5 日）へ移動した記録（森地ら，2018）も，海上移動だけの可能性が高い．

鹿児島県本土では，2000 年 7 月 2 日，薩摩半島高地（鹿児島市千貫平：標高 577 m）で，台湾からの北上個体（6 月 9 日放チョウ）1 ♂が日本で最初に再捕獲された（中峯，2002b）．しかし，他の南西諸島からの北上個体は発見されていない．宮崎県日南市には，沖縄県大東島からの飛来があり，宮崎県からの北上例としては石川県までの記録がある．

四国の徳島県へ北琉球から北上してくる個体は，九州（陸上）を通過するかも知れないし，太平洋側の気流による海上移動も考えられる．徳島県からの北上個体は，総じて本州中部に留まる．ただし，ここから北海道西南部の奥尻島への記録がある．本州南端の山口県からの北上個体は関東山地までが多く，最北の新潟県粟島までの記録は，海上移動による可能性を示唆する（福村，2020a, b）．石川県の記録は，日本海側の非越冬地域からの例で，南西諸島北部及び九州からの北上個体はある．しかし，ここからの北上個体は近距離に留まる．三重県には，中琉球からの到達個体の記録はあるものの，ここからの北上例はまだない．栃木県奥日光では 8 月～9 月上旬に多数の個体がみられる．しかし，7 月頃，高地のイケマに食痕がなく，キジョランに幼虫がいることから，これらは 6 月に北上して来た個体群の子孫というより，栃木県南部の低地キジョランで発生した可能性が高い（長谷川，1990）．北海道南部への北上は，九州の大分県姫島，四国の徳島県阿南市からの記録があり，北海道内の記録としては，奥尻島から中北部の上川町へ移動している．

これらの北上個体は，総体的に日本列島に南方からの迷チョウをもたらす気流，南西季節風を利用して移動していることを示唆する．これは筆者が“迷チョウ風”呼ぶもので，暖かくて強い気流である．迷チョウには北への定位性はないとみられるから，北上アサギマダラもそれと同様に移動している個体が多いかもしれない．タイワンアサギマダラ，ウスコモンマダラなど台湾からの迷チョウも，アサギマダラに交じって飛来し，しばしば同じ花園で吸蜜している．

北上の季節でも，例外的な 5 月の南下例，喜界島から沖縄諸島の伊是名島へ，長崎県から宮崎県への記録がある．また，長崎県五島列島で同じ日（2009 年 5 月 15 日）に放した個体の内の 1 ♂は，北西北の韓国江原道桂芳山（6 月 15 日）へ（Choi *et al.*，2010），別個体は北東の大分県姫島に移動した．しかし，この長崎県の個体は中国南部から来た可能性もあるという（金沢，2015）．

櫻井（2019）は，2018 年の奄美大島，屋久島，種子島から本州への北上記録から，第 1 ステップとして，本州中東部へは海上移動（太平洋コース）で到着し，さらに第 2 ステップの内陸コースで北関東まで北上したという．他に北九州から日本海沿岸を北上し石川県までの日本海コースを想定した．

南下長距離移動（Fig. 4）

日本国内と台湾への南下記録　マーク虫の最北の出発地は，北海道南部（函館）である．しかし，その到着地は本州南端（山口県）までに留まっている（福村，2020b）．福島県からは台湾への長距離南下記録がある．ここ福島県北塩原町（スキー場）からの移動図（Fig. 4-2）は，栗田昌裕が 2004～2010 年の 6 年間，毎夏に 1ヶ月間ここに滞在して，一人で 63,667 頭にマーク，放チョウした超人的データの総括（栗田，2013）を転写したものである．この個体群は付近の食草イケマで発生した個体と北方から移動して来た個体が，ヨツバヒヨドリの群落に集まったものという．ただし，この 6 万頭を超えるマーク個体の南下移動経路は“臨機応変に変化し，特定のルートはない”（栗田，2013）．長野県からの 2013 年，2014 年の南下は，島田（2014）によると太平洋側，本州中央，日本海側と，ほとんど列島全域になるというのも栗田説を裏付ける．しかし，富士山麓からの南下には日本海ルートがない（三枝ら，2018）．

石川県，三重県，徳島県では，ここに南下してくる個体は少なく，東北地方からの狭い範囲に限られている．しかし，その地域は，ここからの長い南下記録とほぼ直線上の方向で，同じような北東風を利用している可能性を強く示唆する．この直線的な移動方向は，宮崎県（南下例は少ない），鹿児島県本土，さらに屋久島，喜界島，沖縄本島（南下例は少ない）でもあまり変わることはない．屋久島では，久保田（2015a，2020a）の記録をみると，2014 年秋，四国，九州東部からの南下，2019 年の本州，四国から屋久島への南下（12 頭）も北東風による移動と思われる．しかし，山口県からはおそらく九州を縦断して南下している．

喜界島は，太平洋側を南下すれば、地理的に発見されやすい位置にあるのか，北東風の吹き抜けるルートにあるのか，多数の南下個体が立ち寄る補給基地である．再捕獲率も高く，本州で放した自分のマーク虫を，先回りして喜界島で再捕獲したという人までいる．この小島は面積 57 km^2 標高

059_CW6_AX042D02.indd 66 2021/11/25 9:41:44

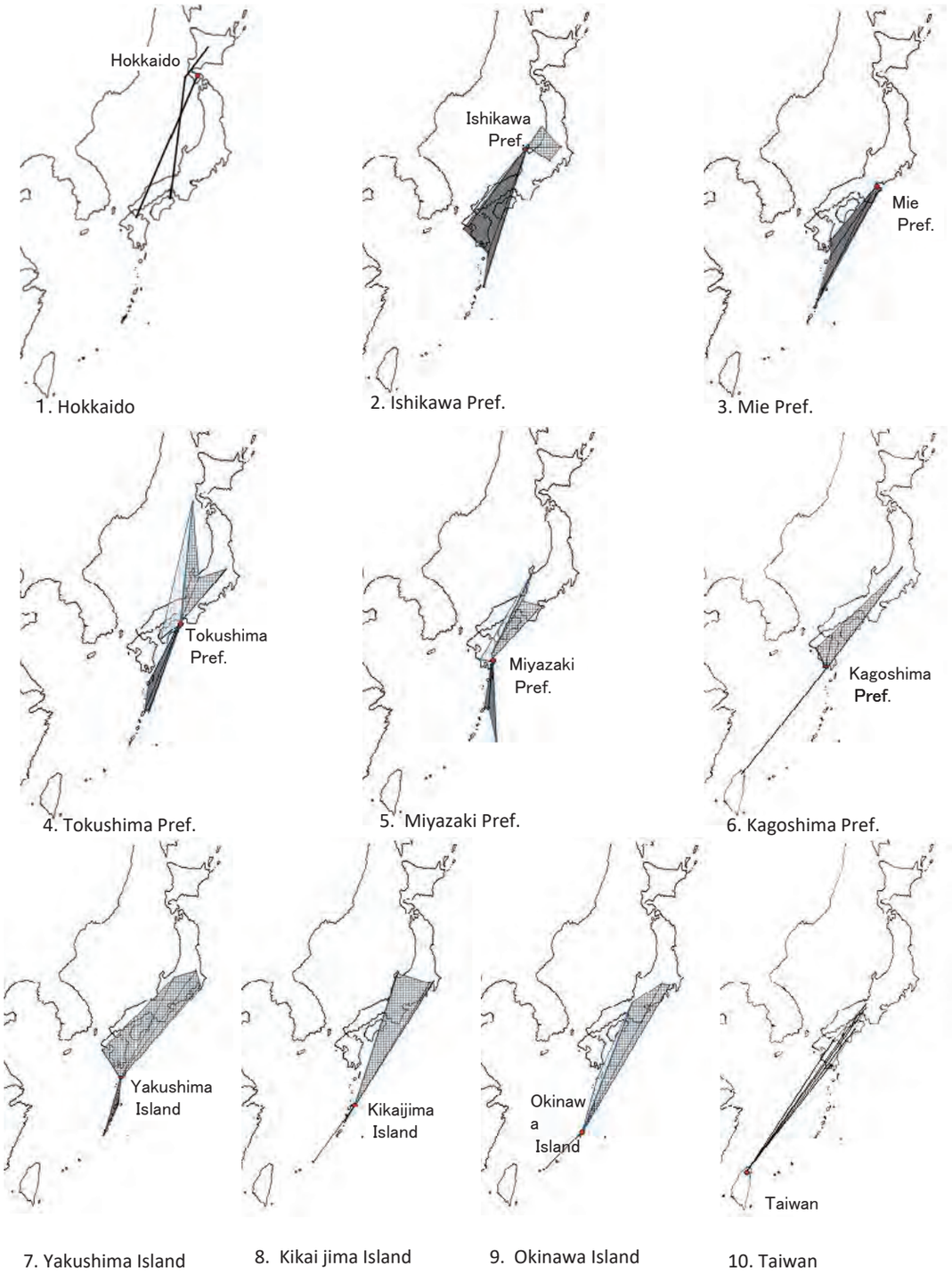

Fig. 3. 北方への移動図.

Fig. 4 と共に，アンケート結果から作図した．地域は北から順に，本州 （石川県，三重県），四国 （徳島県），九州（宮崎県，鹿児島県），南西諸島（種子島，屋久島，喜界島，沖縄本島）および台湾である．全体的に，南西風，南南西風による移動を示唆している．

Fig. 3. Moving northward.

Overall, this suggests a southwesterly or south-southwesterly movement on winds.

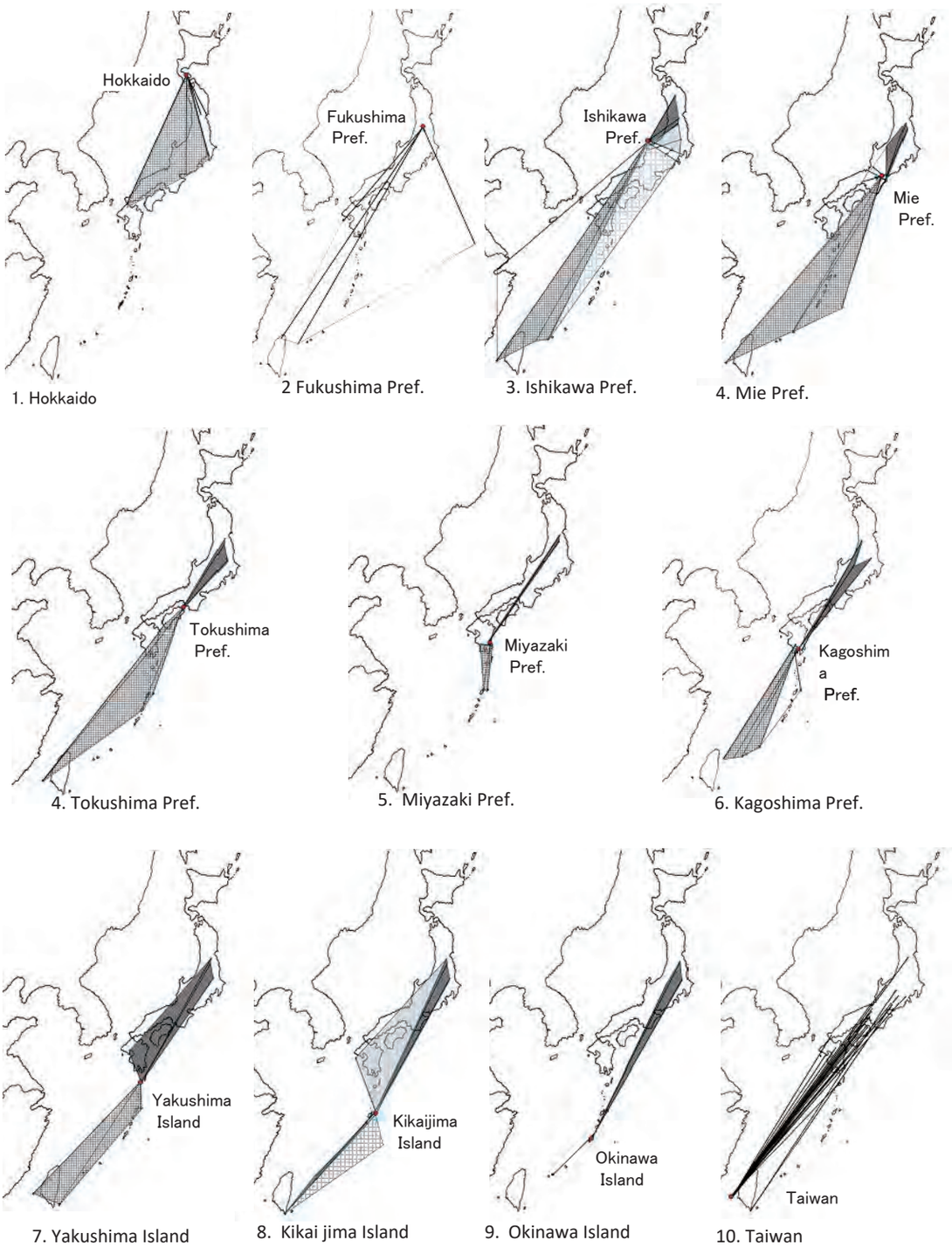

Fig. 4. 南方への移動図.

Fig. 3 と同じく，南下個体の移動範囲を示す．Fig. 4-2 の福島県北塩原町は栗田（2013）の，Fig. 4-11 の台湾まで南下記録は田原（2016）からの転写である．概して，北東風に乗る移動が主になると見られるが，北方の福島県，石川県からの南下は東西に大きくぶれる．台湾へは本州福島県以南の各地から南下している．

Fig. 4. Moving southward.

In general, the main movement is likely on the northeasterly wind.

059_CW6_AX042D02.indd 68 2021/11/25 9:41:45

214 m の低島で，吸蜜植物のヤマヒヨドリなどの群落があり，福島誠ら熱心なチョウ愛好者がおり，外来愛好者も多い．町当局も“チョウの島”としてチョウを大事にしている．隣の奄美大島での再捕獲例は少ないが，ここは森林が多く，訪花植物が分散して，調査も不十分ということもあり，実際は相当数が飛来しているのであろう（大原，2006）．沖縄本島では 1998～2018 年の 20 年間に，700 頭近い南下個体が再捕獲されており，最北は東北地方の山形市からである．しかし，ここからの南下は石垣島までの記録が一つしかない（比嘉，2020）．

台湾へは本州（福島県以南），四国，九州および屋久島，喜界島から南下している．2000 年台の初期までは，台湾本島での少数の再捕獲記録しかなかった．しかし，2006～2014 年には南東部の蘭嶼や緑島の記録が多く，さらに南方のバターン列島，フィリピンのルソン島北部（採集標本あり）での再捕獲も期待されている．蘭嶼は筆者も 1968 年 8 月 3～18 日に滞在したが，アサギマダラはまったく見ていない（福田・橋元，1975）．一方，2013 年からは台湾本島南西部沖の膨湖島で多数の再捕獲記録がでるようになった（金沢，2015a；他）．しかし年変動は大きく，2013 年ゼロ（台湾本島で 1 頭あり），2014 年 2 頭，2015 年 23 頭，2016 年ゼロ，2017 年 2 頭，2018 年秋には 21 頭（20 ♂ 1 ♀），2019 年は 7 頭が発見された．最北は栃木県日光市で，2,412 km の移動である（橋本・田原，2020）．ここは通過地域の一つで，中国大陸に渡る個体もかなりいると想定されている（金沢，2015）．

このように，台湾本島よりも，近くの小島で再捕獲記録が多いが，実際は台湾本島にもかなりの南下個体が到着していると思われる．これは前記の喜界島の例と同じく，好適な訪花植物の存在と，調査する人がいるからで，いわば‘小島嶼現象’とも言えよう．

中国大陸および太平洋の島々への移動（Fig. 5）

ここでは日本列島～台湾のルートから，東西にぶれた移動をみる．

中国への移動　日本列島から台湾を経由し，あるいは日本本土から直接，中国大陸東部に移動する個体がいる．次のような移動例がある（金沢，2015；他）．

石川県輪島市（2006 年 8 月 6 日）→浙江省平湖市（11 月 14 日），♂

和歌山県日高町西山（2011 年 10 月 10 日）→高知県香北町 2011 年 10 月 20 日→香港深水湾（12 月 31 日），♂

山梨県鳴沢村（2013 年 8 月 10 日）→　蘇州工業団地（10 月 15 日），♀

山口県下関市（2013 年 10 月 18 日）→　香港ビクトリアピーク（11 月 16 日），♂

山口県下関市（2014 年 10 月 10 日）→　浙江省舟山群島（11 月 2 日），♂

小笠原諸島への移動　秋～冬の到来を告げる北西季節風は，大陸から毎年日本列島へトンボ類は運んでくる．しかし，この時期，大陸のアサギマダラは少ないと思われるので，ここから飛来することはほとんど期待されない．しかし，日本列島のアサギマダラは太平洋に運ばれるらしく，小笠原諸島や大東諸島でマーク虫が発見されている．　小笠原諸島の父島は東京から約 1,000 km はなれた海洋島で，次の移動例がある．

愛知県田原市 2005 年 10 月 1 日→ 12 月 30 日，父島（♂）；福島県北塩原村 2006 年 8 月 24 日→ 12 月 10 日，父島（♂）・これは伊豆諸島経由の可能性があるという（栗田，2007）．このほか同諸島聟島への移動例；和歌山県串本町潮岬 2010 年 11 月 15 日→小笠原村聟島 12 月 2 日（♂）も

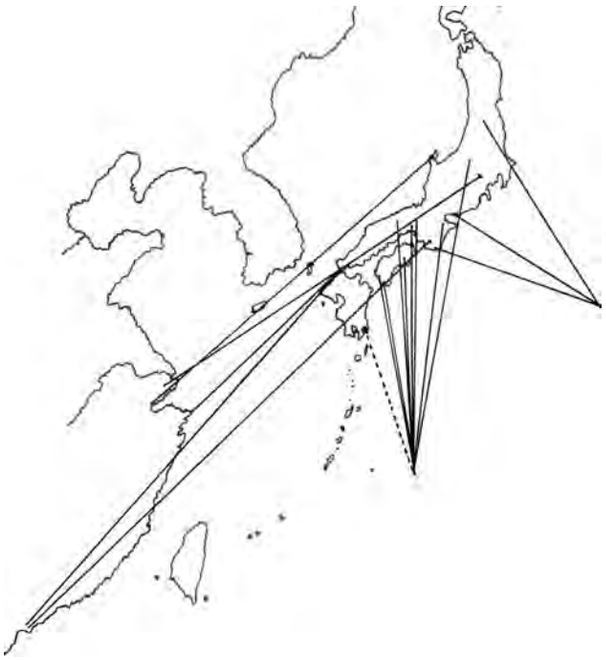

Fig. 5．西の中国，東の小笠原諸島，大東諸島への移動図．
実線は南下で，中国東縁が最も西側の移動先，東側は太平洋の 2 つの島で再捕獲された．点線は南大東島から宮崎県日南市への北上個体．

Fig. 5. Movements to China in the west, Ogasawara Islands and the Daito Islands in the east.
The solid lines indicate southward movements, on the eastern border of China being the westernmost migration point, and recaptures on two islands in the Pacific Ocean to the east. The dotted line indicates an individual traveling north from Minamidaitojima to Nichinan City, Miyazaki Prefecture.

059_CW6_AX042D02.indd　69　2021/11/25　9:41:46

ある．

大東諸島への移動　ここは沖縄本島から360km離れた海洋島で，太平洋側への移動を知るにはよい位置にあるが，長嶺邦雄は2002年4月から2005年3月まで南大東島に滞在してチョウ類を調べた（長嶺，2002，2003，2004，2005a, b, c）．それによると，アサギマダラは，秋（10月～11月）に南下してきた個体が，食草サクラランとケナシツルモウリンカに産卵し，その子孫が12月～翌年4月に羽化する（3月末～4月上旬がピーク）．そして，これらは北上するらしく，4月下旬に激減し，6月中旬には見られなくなる．北上例としては，2003年4月7日南大東島から1♂が，620 km離れた宮崎県日南市で5月1日に再捕獲された記録がある（福田・花宮，2005）．

その後，盛夏の7月～9月には姿を消し，10月から秋の南下個体が多く見られるようになる．2002年10月下旬～11月上旬には，愛知県，和歌山県，京都府から5♂，2003年10月中旬～11月中旬には，愛知県，三重県，和歌山県，兵庫県，徳島県，高知県から12♂5♀のマーク虫が再捕獲されている．他に，2005年秋も大阪府高槻市からも1♂が飛来した．これら秋の南下個体はこの島に卵を残し，翌年1月には見られなくなることから，大部分はさらに南下するらしい．しかし，その先のフィリピン諸島は余りにも遠いから，多くは海上で死滅する可能性が高い（ただし，ルソン島で採れたという本種の標本を見たことがある）．

北大東島では，2004～2007年4月上中旬のマーク放チョウ数は，2004年102頭（ハナイバナで吸蜜），2005年132頭（スイゼンジナで吸蜜），2006年91頭（喜界島からの南下1♂を含む），2007年58頭となっている（中西元男：未発表）．この島にはサクラランは多いがケナシツルモウリンカは少なく，アサギの発生は少ないと思われる．

5. 日本列島における長距離移動性の発現

中国における移動に関する知見

アサギマダラは日本列島に侵入する前に，中国大陸でどのような移動性を持っていたか．ここにも照葉樹林と温帯林が存在することから，おそらく季節的移動はあったと想定される．

Bascombe *et al.*（1999）は言う；「香港では1月～6月に少数が出現し，まれに10月～12月にも少数を見かける．8月に1♂も見たこともあり，飼育個体は9月に羽化した．1978年3月に3頭がPat Sin Rangeの標高500 mを南へ飛んでいくのを見た．また他の個体はMa On Shanの北斜面を登っていた．これらは多分移住中の個体で，香港の個体群は中国のずっと北部からの移動個体群で毎年，維持または補充される」．

Lu *et al.*（2020）は，標本ラベルの検討と若干の野外調査から，その出現期と分布を調べ，次のように推定する；104の生息地点のデータから，本種の生息に好適な地域は，雲南省の大部分，チベットのヒマラヤ南麓，貴州省西部，四川省中央部，重慶市の中央部と北部，甘粛省と陝西省の南部境界域と判明した．調査した環境要因の中では等温線と気温の季節性が最も重要であることが分かった．彼等が作成した分布図をみると，寒冷期（10月～3月）には照葉樹林帯で過ごし，温暖期（4月～9月）には甘粛省と陝西省の南部まで生息圏が広がる．

これらの西南地域は，日本人による調査も多く，例えば，小岩屋（1989）のアサギマダラの採集記録もこの地域にある．アサギマダラは恐らくここの低山地，照葉樹林帯に定着し，これらの地域から温帯林への近距離移動と長距離移動をしているのであろう．ここは秦嶺山脈を境に，北は砂漠・乾燥・寒冷地帯，南は比較的温暖，湿潤地帯，西はヒマラヤの東縁の山岳地帯で，中国の様々な生物が凝縮するグリーンベルトである（青山，1998）．しかし，金沢（1993, 2015b）は，1993年7～9月の四川省の調査から，北方や高山に落葉性食草が少ないなどの理由で，上下移動はあるが，北上個体がほとんどいないのではないかという．食草，幼生期，周年経過などの詳報が期待される．

日本列島で発現した移動習性

いずれにせよ，このチョウが現在，日本列島，台湾などで展開している季節的移動の習性は，彼等がこの弧状列島に侵入した後に，ここでの生活がもたらしたものに違いない．これには侵入後の気候とくに気温の変化，それによる植物群落の変遷，さらにヒトの撹乱による影響は無視できないと思われる．以下に幾らかの要因について検討する．

1）沖縄トラフの拡大で南西諸島が孤島化し，黒潮が日本列島の西側海域へも流入，北上するようになり，とくに九州と本州が温暖湿潤になった．アサギマダラの生息圏である照葉樹林帯も落葉広葉樹林帯も，夏季はかなりの高温になったが，その期間は短く雨も多くてひどい乾季にはならなかったので，アサギマダラは熱帯産マダラチョウ類のような夏眠あるいは乾季休眠をする必要はなかった．同様に本種は低温期も照葉樹林帯では休眠せずに過ごすことができた．彼等は休眠の代わりに移動によって気候の変化に対応した．

2）氷期の分布変動などはあったが，温暖化に伴い，植生帯も大陸に比べるとずっと北上し，現在，照葉樹林帯は本州中南部までに達している．これに伴い常緑食草のキジョランも北上したので，日本列島全体としてはアサギマダラの越冬可能域が広くなった．これは越冬世代成虫の数を増やし，北上個体の増加にもつながった．また，夏の生活の場となる温帯林は北海道まで広がり（南限は九州南部），秋の南下個体の増加を招いた．

059_CW6_AX042D02.indd 70 2021/11/25 9:41:47

3）日本本土は森林が多く国土の 2/3 を占める．これは樹林を休息場所とするアサギマダラにとっては好適であった．また，食草の大部分が林床や林縁に自生したことも幸いした．一方，山地が多く谷筋は複雑で，移動ルートは限られたが，上昇気流も起こりやすく，これに乗って高く舞い上がることは，風による長距離移動の機会が増した．

4）日本列島全体の地理的位置は，北海道から本州，四国，九州，南西諸島と，北東から南西方向にほぼ 1 列にならび，これがとくに春～初夏の南西季節風による北上を助けた．秋～冬の北西季節風は，アサギマダラを太平洋に運び，小笠原諸島や大東諸島への移動を可能にした．しかし，おそらく海上に落ちて死亡する個体も増えた．一方，頻度の高い北東風は多くの南下個体の移動を助けた．

5）列島全体としては，北部の北海道～九州はほぼ陸上移動となり，近距離移動をつないだ長距離移動も可能であるが，南半分の南西諸島はおもに海上移動となっている．海を渡るという移動は大陸時代にはなかった体験であるが，島間の距離は小さく，風も利用して容易に移動出来た．

6）一般に，孤島で生活する動物は飛翔性を失っているものが多い．しかし，日本列島は大陸に近く，南北に長く連なっているので，アサギマダラはここで特有の移動性を持つようになった．海上に飛び出した個体の多くが海面に落ちて死ぬであろう（後記：●頁参照）．しかし，このことが移動の定位性の獲得に関わっているのではなかろうか．定位性が遺伝的に獲得されるには，近隣の高地～低地の上下移動でなく，水平方向の移動が重要である．また，大陸のような陸地移動では，海上移動に比べて死亡率が低いであろう．日本列島は周りが海だから，飛び出して死ねばその遺伝子は残らない．秋の南下では，北西季節風で太平洋に出た個体より，北東風で列島を南下する個体が有利で，この風向きを読み取る遺伝子が出現して選択されると，南への定位性が獲得される可能性が高まる．北西風は冷たく北東風は暖かい，この気温を読み取れば移動には有利になる．南下例はアサギマダラが南西への（あまり強くない？）定位性を持っている可能性を示唆している．一方，北上個体の南西風に乗る移動は，片道切符の移動をする迷チョウの移動と類似している．彼等の移動ルートは主ルートの南西→北東からあまり外れないので，死亡率は低い．彼等の北東への定位性は未発達のように思われる．

7）日本列島にヒトが移り住んだのは 38,000 年前で，彼等は約 1 万年前から森林をオープンランドに変え始めた．しかし，これはアサギマダラの生活にはさほど大きな影響はなかったと思われる．歴史時代に入ってヒトの環境撹乱とくに森林伐採と耕作地，人里，都市が増加すると，食草，訪花植物，休息場所などの変動が激しくなり，いろいろな影響が出始めたであろう（中西，2020）．とくに近年のこのチョウの好む訪花植物が増えて，あるいはこのチョウを誘致するための花の栽培などは，彼等の移動にかなりの影響を及ぼしていると思われる（田原，2020；他）．

オオカバマダラとの比較　このようにして展開されるアサギマダラの移動は，北米とメキシコの間で季節的移動をしているオオカバマダラの移動（Brower，1995；他）とは，次のような点で異なる（福田 2003b，c；他）

オオカバマダラのメキシコ高地における大越冬集団が有名である．しかし，アサギマダラの成虫による集団越冬はない．春に北上するのは，アサギマダラは新成虫が，オオカバマダラは前年に南下，越冬した成虫である．初夏から夏の暮らし方は両種，似たようなものである．秋の南下はアサギマダラが各地の常緑食草に産卵しながら，あるいはそこに留まる個体を残して移動するのに対し，オオカバマダラは南への定位性と集合性が強く，生殖休眠の成虫がメキシコ山中の越冬地目指して南下し続々と集結する．

アメリカ大陸から太平洋へ分布を広げたオオカバマダラの個体群は，パラオ諸島やオーストラリアなどに定着し，台湾や日本でも発見されている．オーストラリア東部では，集団越冬と分散が見られる（Braby，2000）．筆者はグアム島，サイパン島，パラオ諸島で本種を観察したが，成虫の飛翔行動など，アサギマダラとの相違点が大きいと思われた（福田・二町，2001，2015，福田，2010）．

6. 移動の要因と残された課題

アサギマダラの長距離移動では，「なぜ，渡るか」という基本的な問いがあり，これについては以前から少数の議論はあった（冨永，1998；平井，2003；他）．より具体的には，北上でも南下でも，移動性や定位性がすでに遺伝的に備わっているかという問題がある．これについての筆者の仮説は前記の通りであるが，この確認にはフィールドでの観察の他に，実験的手法も入れた調査が必要で，これらはアマチュア愛好者の手に余ることが多く，まだほとんどなされていない．もちろん，次のようにいくつかの議論はあった．

平井ら（2002）は移動方向と地上風向との関連を 1981 年から 2001 年のデータで検討し，問題点を検討，指摘している．しかし，この時点ではまだデータが不足していた．長谷川（2005）は 2002 年，2003 年の全国の南下データを使い，日数と距離，移動開始日，調査地と移動経路，集団移動の可能性，再再捕獲例の移動経路などを検討した．そして，再捕獲時期が遅くなるほど，移動方向は南西方向に収斂し，移動距離は伸びる．大量に一斉に移動した可能性はあるが，結果として同じ地域を目指す可能性もある―など，いくつかの問題点を指摘した．しかし，その確認は更なる調査に持ち越しとなっている．栗田（2013，2014）は 2 冊の著書の中で，成虫の様々な行動を多くの観察例から

解明しようとしている．しかしまだ仮説，想像の段階に留めているものが多い．

本種の移動に関わる要因としては，気象要因の気温，気流，日長，植物要因の成虫の食物，休止場所，食草，動物要因の天敵などの外部要因と，自発的移動性（移動の衝動の発現），定位性，集合性などの内部要因が想定される．ここでは，移動を 3 段階，出発，移動，着陸に分けて，これらに関わる要因を検討したい．

出発

気温　アサギマダラ成虫の活動と気温の関係は，その個体の生理的状況の他，日齢，世代，場所，時期などで若干異なるであろう．おおまかには，活動可能温度が 12.5〜31 ℃，夏は 25 ℃を超えると配偶行動は出来ない（本田，2021）．快適温度は 15〜26 ℃（最適は 20〜23 ℃）あたりとなる（今給黎，1985；栗田，2013；阿部，2016；本田，2021）．金沢（2015b）は，最高気温の 3 日連続上昇が北上を，最低気温の 3 日連続降下が南下の引き金であると言い，増澤（2018）は，薩摩半島から喜界島への南下移動は，九州南部の最低気温が急激に低下したことが誘発したと言う．

北上の場合，‘暑すぎること’が移動の誘因になるか．そうであるとしても，どのようにして‘好適な気温’の地域を認知し，その方向へ飛ぶだろうか．野外では高温になると活動を休止する個体が多い．しかし，盛夏に九州低地に吸蜜に来ているから（●頁参照），飛べないのではなくて，飛ばない場合が多いのであろう．止まっていても暑すぎたらどうするか．長距離移動はむしろ快適温度の時に始めるのではなかろうか．観察例が期待される．

南下の場合，温帯林では 9 月に入ると気温の低下が始まり，吸蜜植物や食草は衰え，樹木も紅葉，落葉期に入る．アサギマダラの生活圏全体が，生活不適地に変貌を始める．本州中部の愛知県では，南下時期であるにもかかわらず，10 月中旬の気温上昇（真夏日の連続）が，アサギマダラを北上させた可能性があるという（増澤，2020）．でも，南大東島や台湾の膨湖島のような亜熱帯ですらまだ南下を続けることは，気温以外にも何かの要因があり，移動の衝動が続いていることを示唆する．

日長　日長を移動開始の要因とすれば，北上の場合は 3 月下旬の春分の日から 6 月下旬の夏至まで長日に向かう．例えば，鹿児島市では 4 月上旬に比べて 5 月下旬は約 1 時間昼が長くなる．しかし，これにより北上移動のスィッチが入るだろうか．一方，9 月下旬から始まる南下には，秋分の日以降の短日が関与しているかもしれない．いずれも実験的手法のよる確認が待たれる．

訪花植物　北上や南下を促す要因，あるいは移動の方向を決める要因として，訪花植物の重要性を示唆する例は多い．羽化成虫がまず食物を求めるのは自然の成り行きである．成虫はまず好適な蜜源を求めて飛び立つであろう．しかし，これにより近距離移動はあっても，これが長距離移動への出発のきっかけになるか．

気流　長距離移動には，それを助ける気流が必要である．これは自力飛翔不可能な強風下の‘風任せ移動’と，自力飛翔可能な移動に分けられる．しかし，実際は，むしろ両者の混合が普通かもしれない．

北上するアサギマダラがどのようにして南西風に乗るかはよく分からない．種子島では，5 月中旬，南風の吹く五月晴れの日が来ると，前日までスイゼンジナに訪花，乱舞していた個体群が忽然と姿を消してしまう（尾形，1998）．このような事例は各地の訪花個体群でも見られるのではなかろうか．

南下移動の場合は，秋の北西季節風に乗れば，太平洋に運ばれ，海に落ちて死亡する個体も多いと思われる．これによるのか，前記の通り，南への定位性らしいものが見られる．北東風は北西季節風より温暖で，アサギマダラは自力飛翔が可能な場合が多いかもしれない．

山地で発生する上昇気流は長距離移動のきっかけになるであろう．日本列島では，渡り鳥のタカ類がこれで舞い上がって，南下することが知られており，この時アサギマダラも同様な行動が見られたという報告は多い（内田，1993a；橋本，1998；阿部，2016；など）．

アサギマダラが自発的に海上に飛び出す習性を持っているのかは不詳である．和歌山県美浜町では，10 月 9 日（11：40），海からの風に逆らって海上に飛び出した個体が観察され，伊良湖岬などにも同様な例がある（長谷川，1995）．屋久島では 5 月 5 日，海岸沿いに飛んできた個体が，急に海上に出て，空高く舞い上がり，北方に飛んでいった（久保田，2018）．また，秋の南下シーズンに，喜界島（2016 年 11 月 6 日）から屋久島（12 月 10 日）に北上した個体は，穏やかな風にに乗って移動したと推定された（久保田，2017）．

平井（2003）は，移動記録と地上風および高層風（高さ 1,000 m 程度）の風向を検討し，もし本種が移動時に定位性を持っておれば，春〜初夏の北上は高層の一定の風向をもつ南西風に乗って一気に移動し，秋の南下は低地に多い北東風を利用して段階的に移動するのが効率的であると推定した．これは春の北上例が，秋の南下例より少ない原因のひとつかも知れないという．

移動

これは飛び立った個体が，次の着陸までの間，すなわち飛行継続中の問題で，方向とルート，あるいは単独飛行と集団移動，すなわち定位性や集合性が何によって発現してい

059_CW6_AX042D02.indd 72 2021/11/25 9:41:47

るかが問われる．しかし，これらの要因も，強風に乗って機械的に移動しているなら問題にならない．

強風で運ばれる移動　この風任せ移動には，夜間飛行も含まれて，これにより一気に遠距離を飛ぶことが可能であろう．これを目撃した事例はなく，どのような条件の時，夜間飛行に移行するのか未詳である．しかし，次のような海上での記録は夜間飛行を強く示唆する．

四国沖の南方定点（Tango；28°N，138°E）海上において，移動昆虫を調査していた気象観測船上で，アサギマダラ1♂が1968年10月17日午前7時40分に捕獲された．ここから最も近い陸地は種子島と足摺岬で，約450 km離れており，当日の日出は6時22分であるから，この個体が仮に日出前の6時頃飛び立ったとしても，この移動は不可能な速度で，夜間も飛び続けたことを示唆している．船に止まっていたとか，海上で休んでいた可能性はないらしい（朝比奈・鶴岡，1970）．

石川県能登半島沖約400 kmの日本海上（N38°3′，E134°55′）で，2007年5月25日朝，石川県の調査船上で1頭が収得された．これは夜間に灯火に飛来した可能性が高いという（松井ら，2009）．

2003年4〜5月，南大東島から南九州の宮崎県日南市への620kmの海上を1頭の♂が移動した．この記録は，流線解析図を使った検討で，夜間飛行をした可能性が推定された（福田・花宮，2005）．

屋久島（2013年11月18日）から沖縄本島（12月2日）に南下した1♂も，天気図，気流を検討すると，夜間飛行の可能性がある（久保田，2014a）．

海上移動になると，海面に落ちて死ぬ個体の問題がある．本種が海面に落ちることは，強風下の移動だけでなく，自力飛行の移動でも，いったん広い海に出ると，悪天候や，途中のエネルギー不足などで，かなり普通に起こっていると思われる（金田・佐藤，2017）．この確認は重要であるが観察例は多くない．

鹿児島県日置市の漁港では，2007年7月13日，翅は汚損のない1♀が，海面に瀕死状態で浮いていたので救出したが死亡した（早川，2008）．宮崎県串間市の漁港では，1992年11月29日，1頭が海面から飛び上がる動作を10回以上繰り返したが，脱出には成功せず，やがて視界から消えた（福田，2008）．季節などは不明ながら，韓国釜山の海岸で多数のアサギマダラが打ち上げられていたという話もある（宮武ら，2005）．海ではないが，びわ湖湖面で，風に飛ばされる状態で水面に落ちた個体が，翅を閉じて横倒し状態で浮いており，水面をころころと移動し，10秒程度でまた風に飛ばされて行った．このような行動を釣りボートの上から数回みた（奥山，2006）．

自力飛行による長距離移動　長距離移動と近距離移動との区別は困難な場合が多いが，近距離移動をいくつかつないで，結果として長距離移動という例と，一気に長距離を飛ぶ場合があろう．長距離移動は一定の方向にある高さを保つように飛ぶ有視界飛行が効率的かもしれない．移動ルートには，定位性の有無に拘わらず，風向，地形，そして吸蜜植物，食草などの外因が強く影響しているらしい．

風向は追い風でも向かい風でも，弱風なら必要に応じて選ぶ．地形は谷筋，河川沿いを選び，高い山を越えることもある．ただし，北アルプスでは，1995年8月9日，逆風に逆らって尾根を越えようとした個体約27頭のうち，風が弱まった時にトライした4頭のみが成功したという（大島，1995）．

食草が移動方向に関わった例はないが，吸蜜植物の影響が大きいことを示唆する事例は多い．これは各地のマーキングポイントとなっている花の群落や花壇の例で明らかである．

日本海側の福井県では，秋の南下シーズン中，1頭のアサギマダラが北寄りの風に逆らうように林道に飛来した．後をつけたところ，頂上目指して移動し，コシアブラの花に行き着いた．この花には何十頭ものアサギマダラが乱舞していた．彼等はこの花の匂いに誘引されて，南下移動を中断して北上し，この花に集まったものである（藤野，2017）．

マーク虫が再捕獲され，新マークが追記されて再放チョウされ，それがまた捕獲された例も増えてきた．この再再捕獲は移動ルートをより具体的に示す（Fig. 6）．離島への移動例では次のようなものがある（比嘉，2020；他）．

石川県（2017年9月23日）→京都市→（10月7日）→沖縄本島（11月3日））

福島県（2014年8月17日）→高知県（10月16日）→沖縄本島（11月15日）

山梨県（2014年8月13日）→愛知県（10月2日）→沖縄本島（11月23日）

長野県（2002年9月14日）→和歌山県（10月18日）→南大東島（11月2日）

山口県下関市（2016年10月9日）→屋久島（11月8日）→奄美大島（11月17日）

単独移動と集団移動　アサギマダラにはオオカバマダラのような大集団の移動例はない．台湾にも香港にも，アサギマダラの越冬集団はいない．しかし，小集団で花に飛来したとか，一斉にいなくなった（飛び立った）という観察例は多いし，小集団らしい個体群の移動の観察例もある（大島，2019）．また，アサギマダラは互いに引き合う習性があることもよく知られる（島田，2017a；他）．でも，これ

059_CW6_AX042D02.indd　73　2021/11/25　9:41:47

で集団が形成されて，集団行動をとって移動していると言えるか．いくつかの個体が，たまたま同じ気流に，同じように乗って，結果として数頭程度のまとまりになっているのかもしれない．

奄美大島南部の植物園では，盛夏の 1995 年 7 月 4 日～9 月 10 日に，マダラチョウ 3 種の集団（ウスコモンマダラ，コモンマダラ，リュウキュウアサギマダラが見られたが，これに近くにいたアサギマダラは加わらなかった．（福田・守山，2008）．沖縄本島の名護岳では 1982 年 4 月 17 日，夕暮れ近くになると 100 頭を超えるアサギマダラが，枯れ枝に集まって止まり，枯葉がついているように見えた（松村，1983）．

同様な習性は，1986 年，鹿児島県上甑島で，英国人 Leech（1887）による，次のような観察記録がある；

「この素晴らしい種は日本中で見られる．私は薩摩の沖合にある上甑島で，この蝶の不思議な習性を観察した．夕暮れ時，彼らは飛ぶのをやめ，それぞれがモミの木の小さな枯れ枝を選んで，翼を背中に折りたたんだ状態で幹の近くにぶら下がっていた．彼らの姿はとても見やすく，大きな枝や地上 15 フィート以上の高さの枝を選ぶことはないようだ．長い竹に網をかけて作業することで，私は非常に短い期間（5 月）で長いシリーズを手に入れることに成功した．8 月には函館でも採った．Preyer によると，日本の中部地方の山間部では非常によく見られるという」．

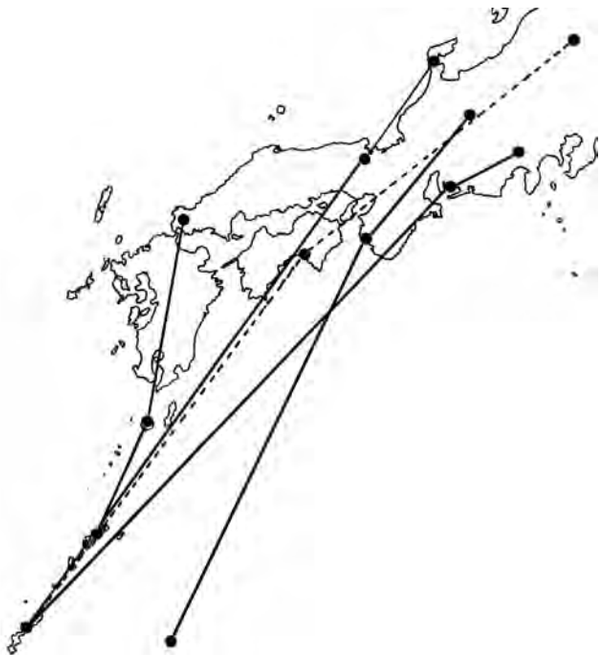

Fig. 6. 2 段階の南下移動ルート．
放チョウ地，再捕獲・再放チョウ地，再々捕獲地の例を示す．
Fig. 6. Two-step southward migration routes.
Examples of release sites, recapture and re-release sites, and re-recapture sites are shown.

大島（2019）は，2018 年の移動記録から，同じ放チョウ地からの 2～3 頭のマーク虫が，同じ場所で再捕獲された例を拾い出し，これらは一緒に来たと考えざるをえないという．長野県川上村で 2014 年 8 月 16 日に放たれた 2 頭の♂のうち，1 頭は滋賀県大津市で 9 月 27 日に再捕獲，再放されたが，11 月 22 日，屋久島で 2 頭とも捕獲された（久保田，2015a）．

山形県と福島県境の西吾妻山では，8 月 20 日過ぎ，次から次へと北から南に向かう本種を確認できた．蔵王山ではヨツバヒヨドリに立ち寄り，しばらくして，南の方へ飛んでいった（橋本，2020）．

栗田（2013）は，「群雲集団の南下」と表現している．南下する個体は，適温や好適な食物などを求め，全体としては“群雲”のように日本列島を覆うように移動するという．群雲（叢雲）は「群がり立つ雲」であるが，これは途中で南下を止めてそこに滞在する個体と，途中から新たに加わる個体がいる流動的な小集団という意味であろうか．屋久島では 2013 年は，10 月下旬から 1 日に数頭～数十頭しかマーク，放チョウ出来なかったが，11 月 12 日には 194 頭と急増し，この状況が 10 日余り続いた．ただし，2014 年秋はマークした個体の 82 ％は翌日には姿を消し，6 日目には 97.6 ％がいなくなった（久保田，2006，2014a，2015a）．

着陸

長距離移動の個体が着陸する場合は，外因としては，雨天などの悪天候や夕方に暗くなることなどが，内因は移動の衝動が止むとき，水分やエネルギー源補給，配偶行動や産卵，あるは疲労による休止などが想定される．強風で無理矢理着陸させられる場合もあろう．しかしその確認例はまだない．また，小島の花に多数の個体が飛来する現象も気になることで，花からの信号と，それを受容するチョウの行動なども知りたい問題である．

付記：移動に関するデータ

放蝶数　10 年単位でみると，1980 年の 400 頭で始まり，1980 年台は 15,000 頭，1990 年台は 78,000 頭，2000 年台に入ると，2001 年 38,826 頭，2002 年 26,779 頭，2003 年 77,710 頭，2004 年 36,000 頭となり，その後も増加を続け，近年は 1 年のマーク放チョウ数は約 10 万頭と推定される（金沢，2014）．

再捕獲率：福島県北塩原町で放された 6 万頭を超える個体は，1～2％が再捕獲される．近年は全国で 1/50（2％），台湾では 1/10 万（0.001％），大陸では 1/20 万—1/30 万（0.0001

059_CW6_AX042D02.indd 74 2021/11/25 9:41:50

～0.0003％）と推定される（金沢，2014）.

北上の最長距離：1,790 km（台湾→滋賀県），1,470 km（喜界島→宮城県）

南下の最長距離：2,513 km（福島県→膨湖島）

南下記録が北上記録より多い理由は，出発地となる温帯林での夏の発生個体数が多いこと，日本各地で花を求めて立ち寄る個体にマーキングする人が多いためでもあるが，この長距離移動には，他の要因もあると思われる.

性比：放チョウ，再捕獲とも♂が多いが，飼育などによる性比はほぼ 1 である.

前翅長：アサギマダラに季節型あるいは移動型があるのでないかと言うことから，前翅長が測定されている．しかし，まだ明確な型は確認されていない．グラフが正規分布にならず，短い方が多い山型になることもあるが，これは幼虫時代の食草による成長の差異も関わっている可能性がある（内田，1993b，2007）.

要　約

1. アサギマダラはアジアの照葉樹林帯に 6 亜種が生息するが，パラワン島を除く亜種の境界域は不詳である．大陸から日本に侵入した時期は，Smith 説（2014）が正しいとすれば，720 万年 ± 80 万年以降と思われる.
2. 長距離移動をもたらす日本列島での生活史，とくに食草，訪花植物，成虫の行動，天敵を概観した.
3. 周年経過と移動の関係は次の 3 つに分けられる．①亜熱帯，暖帯で越冬した越冬世代成虫が北上し，②温帯林で育った第一世代は“ランダム方向移動”を含む生活をしているが，③北方のものは 9 月から南下を始める．暖地で発生する第 2 世代も同時期に南下する.
4. 季節的長距離移動を 10 地区のアンケート調査をもとに移動図を作成し，北上では迷チョウを運ぶ南西季節風が重要であり，南下は北西季節風でなく北東風が利用されると推定した.
5. これらの移動習性が，大陸から日本列島に侵入したことによって形成されたものとし，それに関わる 7 つの要因―黒潮の流入による温暖化，植生と食草の北上，森林の多さ，列島の地理的位置，陸上移動と海上移動，気流と海上での死亡率，ヒトの撹乱―を検討した．とくに，移動性，定位性が遺伝的にどの程度獲得されているかが問題である.
6. 移動を出発，移動，着陸に分け，移動に関わる要因と今後の課題とくに実験的調査の必要性を指摘した.

謝　辞

本稿を草するにあたり実施した各地の移動データのアンケートには，李信德（台湾），比嘉正一（沖縄本島），福島誠（喜界島），久保田義則（屋久島），尾形之善（種子島），中峯敦子（鹿児島県本土），岩﨑郁雄（宮崎県），大原賢二（徳島県），中西元男（三重県），松井正人（石川県）の諸氏にご回答いただいた．また，大東諸島の記録は長嶺邦雄（沖縄本島），中西元男の両氏のご教示を得た．本田計一氏（広島大学名誉教授），平井規央氏（大阪府立大学）からは貴重な著作をご恵送いただき，多くのご教示を賜った．坂巻祥孝氏(鹿児島大学)にも文献の入手などでお世話になった．大原賢二氏（アサギマダラの会会長）には原稿をチェックして頂き，移動図の作成は小宮裕生氏（鹿児島市）のご協力によるものである．髙﨑浩幸氏（岡山理科大学）には英訳をしていただいたが，本稿についての多くのご指摘を得た．ここに改めて諸氏のご厚意に深謝の意を表したい.

さらに，この機会に，マーキング調査で最初から多大なご教示，ご協力を頂いた，大阪市立自然史博物館の日浦勇（故人），宮武頼夫，金沢至，大阪府立大学の石井実，京都府の藤井恒の諸氏，およびアサギマダラの会，鹿児島昆虫同好会の多くの方々に改めてお礼申しあげたい．また，台湾の朱耀沂（故人），陳文龍（故人），陳建志，徐堉峰，李信德，他の諸氏にも大変お世話になったことを記して，心よりお礼申しあげる.

引用文献

阿部好男，2013．三重県名張市におけるアサギマダラの生活史．アサギマダラ情報（271）：2-7.

阿部好男，2016．10 年間（2006-2015 年）の定点（名張市つつじが丘南）観察の結果からみえるもの．アサギマダラ情報（278）：8-16.

Ackery, P.R. and R.I. Vane-Wright, 1984. Milkweed Butterflies, 425pp. British Museum, London.

青山潤三，1998. 中国のチョウ．392pp. 東海大学出版会，東京 .

朝比奈正二郎・鶴岡保明，1970．南方定点観測船に飛来した昆虫　第 5 報．昆蟲，**38**（4）：318-330.

Bascombe, M.J., G. Johnston and F.S. Bascombe, 1999. The Butterflies of Hong Kong. 422pp. Academic Press. London.

Braby, F.M., 2000, Butterflies of Australia, Vol. 2, 976pp. CSIRO, Austoralia.

Brower,P.L.,1995. Understanding and misunderstanding the migration of the Monarch Butterfly（Nymphalidae）in North America: 1857-1995. *J. Lepid.. Soc.* **49**(4): 304-385.

Cheng, W.W., Pun H.S., Cheng O., T. Fukumura and I. Kanazawa, 2015. *Parantica sita niphonica*（Lepidoprera: Nymphalidae）migrated from Japan to Hong Kong southern China in 2013. *Bull. Osaka Museum Nat. Hist.* **69**: 25-28.

Choi, W-H., D-Y. Chae, C-M. Lee, H. Noshita and N. Hirai, 2010. First recorded migration of the butterfly, *Parantica sita*（Lepidoptera: Dnaidae）from Japan to South Korea. *Trans.*

Lepid. Soc. Jpn **61**(2): 120-122.
藤井　恒，2006．アサギマダラの移動調査―2005 年以降の動向と今後の展望―．月刊むし（428）：2-12.
藤野適宏，2017．越智山のアサギマダラ―南下移動時のいくつかの行動パターン．アサギマダラ情報（279）：3-6.
藤野適宏，2020．南下移動期の既交尾率の推移―アサギマダラの旅の目的は旅そのものにある―．*Parantica*　**6**(2)：2-11.
福田晴夫，1977．1976 年 8 月下旬奄美大島のチョウ類．*Satsuma*（73）：60-63.
福田晴夫，1989．アサギマダラ雌の内部生殖器系と卵巣成熟．鹿児島県立博物館研究報告(8)：1-6.
福田晴夫，1991．アサギマダラの季節的移動．インセクタリュウム **28**(12)：4-13.
福田晴夫，2003a．アサギマダラの食草に関する地域別の情報．アサギマダラ年鑑 2002：42-57.
福田晴夫，2003b．日本列島～台湾におけるアサギマダラの食餌植物．アサギマダラ年鑑 2002：58-70.
福田晴夫，2003c．アサギマダラとオオカバマダラの移動習性の比較．アサギマダラ年鑑 2002：86-87.
福田晴夫，2005．　盛夏に鹿児島市の低地に飛来したアサギマダラ．アサギマダラ年鑑 2003：69-71.
福田晴夫，2008．海面に落ちたアサギマダラ．　蝶研フィールド **23**(12)：90.
福田晴夫，2009．アサギマダラの移動調査をめぐって．月刊むし（456）：17-30.
福田晴夫，2010．サイパン島における 2008 年 5 月のチョウ類調査結果とチョウ相雑感．　*Butterflies*（55）：34-45.
福田晴夫・橋元祥一，1975．　紅頭嶼の蝶類．pp. 138-150　台湾・紅頭嶼蝶類調査報告書．鹿児島大学生物研究会.
福田晴夫･浜　栄一・葛谷　健･高橋　昭･高橋真弓･田中　蕃･田中　洋・若林守男・渡辺康之，1982．　原色日本蝶類生態図鑑Ⅰ．pp. 215-218，保育社，大阪
福田晴夫・守山泰司，1989．紫尾山頂における 1988 年夏のアサギマダラ調査資料．*Satsuma*(101)：1-11.
福田晴夫・二町一成，2001．グアム島で 2000 に見られた蝶類とその蝶相の変遷．*Butterflies*（30）：25-35.
福田晴夫・中峯浩司，2002．2001 年マーキングによる移動記録からの考察．アサギマダラ年鑑 2001：22-29.
福田晴夫・花宮廣務，2005．2003 年 4 月南大東島から宮崎県に飛来したアサギマダラ．アサギマダラ年鑑 2003：72-77.
福田晴夫・守山泰司，2008．奄美大島で盛夏に見られたマダラチョウ 3 種の集団．やどりが（217）：37-46.
福田晴夫・二町一成，2015．パラオ諸島の 1984 年および 2010 年のチョウ類(2)．*Butterflies*（68）：31-49.
福村拓己，2020a．山口県西部の日本海沿いにおける春の北上アサギマダラの標識調査（2010-2019）．*Parantica*　**6**(1)：11-17.
福村拓己，2020b．山口県西部における南下アサギマダラの標識調査（2009-2019）．*Parantica* **6**（2）：12-19.
福村拓己，2020c．真夏の大分・九重山系におけるアサギマダラの標識調査．昆虫と自然 **55**(5)：16-19.
福島　誠，2018．喜界島のアサギマダラについて(1)―標識調査から何がみえてきたか―．*Satsuma*(160)：15-26.
長谷川順一，1990．アサギマダラの晩秋の羽化．インセクト **41**(2)：134.
長谷川順一，2019．北関東でのアサギマダラの越冬．アサギマダラ情報（284）：12-15.
長谷川政興，1995．アサギマダラのマーキング報告．アサギマダラ情報（174）：9-12.
長谷川政興，2005．アサギマダラ長距離移動の特徴，2002 年・2003 年，全国再捕獲資料のまとめ．アサギマダラ年鑑 2003：39-68.
橋本　肇，1998．各地での取り組み―長野県松本市―．昆虫と自然 **33**(9)：16-17.
橋本定雄，2020．富士山のアサギマダラ，最新情報．昆虫と自然 **55**（5）: 8-11.
橋本定雄・田原富美子，2020．2019 年秋の日本から台湾への移動について．アサギマダラ情報（287）：17.
早川美保子，2008．海面で瀕死のアサギマダラを採集．蝶研フィールド **23**(12)：90.
比嘉正一，2020．沖縄のアサギマダラの移動調査南下個体の記録（1998～2018）．昆虫と自然 **55**(5)：24-27.
比嘉正一・長嶺邦雄，2019．改訂・沖縄県の蝶―記録された島と食草―．pp. 182，沖縄昆虫同好会，那覇.
平井規央，1997．卵から育てたアサギマダラから現れた 2 種の寄生者．昆虫と自然 **32**(5)：28-30.
平井規央，2000．紀伊半島の 3 生息地におけるアサギマダラの生活史．昆虫と自然 **35**(6)：23-26.
平井規央，2002．アサギマダラ幼虫の摂食部位とヤドリバエの産卵位置．昆虫と自然 **37**(6)：17-20.
平井規央，2003．海を渡るアサギマダラの航法と飛翔高度．昆虫と自然 **38**(8)：6-9.
Hirai, N. and M. Ishii, 1995. Host relationship of the tachinid fly, *Sturmia bella*（Diptera: Tachinidae）, and the trigonalyid wasp, *Poecilogonalos fasciata*（Hymenoptera: Trigonalyidae）, parasitizing the chestnut tiger butterfly, *Parantica sita*（Lepidoptera: Danaidae）. *Appl. Entomol. Zool.* **30**: 241-244.
Hirai, N. and M. Ishii, 1997. Seasonal occurrence of the chestnut tiger butterfly, *Parantica sita*（Lepidoptera: Danaidae）, at 3 habitats in the Kii Peninsula, central Japan. *Tranc. lepid. Soc. Jpn*. **48** : 223-233.
Hirai, N. and M. Ishii, 2002. Egg placement of the tachinid fly S*turmia bella* on leaves of the evergreen milkvine *Marsdenia tomentosa* and the feeding habit of its host butterfly *Parantica sita*. *Entomol. Sci*. **5**: 153-159.
平井規央・山本博子・石井　実，2002．アサギマダラの移動方向と地上風向との関係．アサギマダラ年鑑 2001：45-51.
本田計一，2002．チョウの訪花行動．昆虫と自然 37(13)：2-4.
本田計一，2015．植物毒を利用するマダラチョウ：pp. 92-107. 日本昆虫科学連合編：昆虫科学読本．pp. 286，東海大学出版会，東京.
本田計一，2021．アサギマダラの配偶システム．昆虫と自然 **56**(3)：10-15.
本田計一・本田保之，2007. アサギマダラの繁殖を支える植物．昆虫と自然 **42**(1)：15-18.
本田計一・八木　済，2008．マダラチョウの配偶行動と性フェロモン．昆虫と自然 **43**(2)：14-19.
本田計一・吉岡弥生，2011．アサギマダラはどのようにして

059_CW6_AX042D02.indd　76　2021/11/25　9:41:50

アルカロイドを探り当てるか．昆虫と自然 **46**(4)：18-22.
Honda, K., Y. Honda, J. Matsumoto, Y. Tsuruta, W. Yagi, H. Omura and H. Honda. 2016. Production and sex-pheromonal activity of alkaloid-derived androconial compounds in the danaine butterfly, *Parantica sita*（Lepidoptera:Nymphalidae: Danainae）. *Biol. J. Linn. Soc.* **119**: 1036-1059.
細井孝昭，1996．日本の四季から見たアサギマダラの移動について．アサギマダラ情報（184）：17-18.
Hu, P. and R. Wang, 2019. The complete mitochondrial genome of *Parantica sita sita*（Lepidoptera: Nymphalidae: Dnainae）revealing substantial genetic divergence from its sibling subspecies P. s. *niphonica*. *Gene*（686）: 76-84.
Hu, P., C.-L. Huang, M.-X. Luo, Y.-F. Hsu and R.-J. Wang, 2020. Development and characterization of novel microsatellite markers in chestnut tiger butterfly *Parantica sita sita*（Lepidoptera: Nymphalidae）using next –generation sequencing. *Appl. Enomol. Zool.* **55**: 281-286.
五十嵐邁・福田晴夫，1997．アジア産蝶類生活史図鑑Ⅰ．pp. 549．東海大学出版会，東京.
五十嵐邁・福田晴夫，2000．アジア産蝶類生活史図鑑Ⅱ．pp. 711．東海大学出版会，東京.
今給黎靖夫，1985．南薩アサギマダラ考．*Satsuma* **34**(93)：45-49.
伊藤ふくお，1992．アサギマダラ（♂）の占有飛翔．アサギマダラ情報（148）：614.
金井滋雄，2000a．群馬県に於ける幼虫飼育の食草と天敵．アサギマダラ情報（229）：3-4.
金井滋雄，2000b.「3 齢幼虫で成長が止まる」この不可解な現象について．アサギマダラ情報（230）：3-4.
金沢　至，1992．7・8 月の低地の成虫の謎．アサギマダラ情報（137）：424-427.
金沢　至，1993．中国四川省のアサギマダラ．アサギマダラ情報（160）：821-822.
金沢　至，2014．国外での再捕獲が急増！．アサギマダラ情報（273）：1.
金沢　至，2015a．台湾と日本の間の再捕獲が多発！．アサギマダラ情報（275）：1.
金沢　至，2015b．中国南部のアサギマダラの調査（2015 年 6 月 24～29 日）(1)．アサギマダラ情報（275）：3-6.
Kanazawa, I., S. Okuno, T. Takemoto, Y. Miyatake, T. Hosoi and M. Ohtsuki, 1993. Bionomics od the Chestnut Tiger, *Parantica sita*（Lepidoptera, Danaidae）in the western part of Japan--Results of researches from 1983 to 1989 by the Chestnut Tiger group--. *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.*, **47**: 47-59.
Kanazawa, I., Chen C. and Y. Hiyoshi, 2012. A Chestnut Tiger, *Parantica sita niphonica*（Nymphalidae: Danidae）, marked in Japan and recaptured in China in 2006. *News Lepid. Soc.* **54**(2): 38-39.
Kanazawa, I., Cheng W.W., H.S.F. Pum, Y. Sakiyama and H. Doi, 2015. First migration record of Chestnut Tiger, *Parantica sita niphonica*（Moore, 1883）(Lepidptera: Nymphalidae: Danidae) from Japan to Hong Kong and longest recorded movement by the species. *Pan-Pac. Entomol.* **91**(1): 91-97.
金沢　至・青山潤三，2015．アサギマダラの故郷？南嶺山脈をたずねて . 昆虫と自然 **50**(11)：19-22.
金田　忍，2013．京都市の市街地におけるアサギマダラの越冬観察とキアシブトコバチの寄生．アサギマダラ情報（272）：2-5.
金田　忍・佐藤　元，2017．京都府水尾から台湾膨湖島に移動したアサギマダラの推定される移動ルート．*Parantica* **4**(1)：4-8.
小岩屋敏，1989．中国蝶類研究(1) pp. 239，個人出版物，東京.
Kim, S.S., C.M. Lee, T.-S. Kwon, H.Z., Joo, and J.H. Sung, 2012. Korean Butterflies Atlas［1996～2011］, 479p. Korea Forest Research Institute. Seoul.
河野勝行，2000．八重山のアサギマダラ．昆虫と自然 **35**(6)：18-22.
窪田宜和・窪田由紀子，2017. アサギマダラ雌成虫の占有行動．*Parantica* **3**(1)：12-14.
久保田義則，2006．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(4)．*Satsuma*(134)：1-30.
久保田義則，2012．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(11)．*Satsuma*(148)：125-138.
久保田義則，2013．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(13)．*Satsuma*(150)：103-111.
久保田義則，2014a．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(14)．*Satsuma*(151)：52-73.
久保田義則，2014b．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(15)．*Satsuma*（152）：20-39.
久保田義則，2015a．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(16)．*Satsuma*(154)：53-77.
久保田義則，2015b．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(17)．*Satsuma*(155)：29-46.
久保田義則，2017．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(20)．*Satsuma*(158)：65-81.
久保田義則，2018．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(23)．*Satsuma*(161)：53-69.
久保田義則，2019a．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(24)．*Satsuma*(163)：89-104.
久保田義則，2019b．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(25)．*Satsuma*(164)：43-63.
久保田義則，2020a．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(26)．*Satsuma*(165)：61-70.
久保田義則，2020b．屋久島におけるアサギマダラのマーキング調査(27)．*Satsuma*(166)：51-68.
久保田義則，2020c．屋久島のアサギマダラ，春の移動について．昆虫と自然 **55**(5)：20-23.
栗田昌裕，2007．福島県から小笠原諸島・父島へのアサギマダラの移動例．アサギマダラ情報（255）：18-19.
栗田昌裕，2013．謎の蝶アサギマダラはなぜ海を渡るのか？．pp. 243．PHP エディターズ・グループ，東京.
栗田昌裕，2014．謎の蝶アサギマダラはなぜ未来が読めるのか？．pp. 255．PHP エディターズ・グループ，東京.
Kwon, T.-S., C.M. Lee, S.S. Kim and J.H. Sung, 2012. Distribution change of Korean butterflies 1937-2011. 257pp. Korea Forest Research Institute. Seoul.
Leech, J.H., 1887. On the Lepidoptera of Japan and Corea. Part 1; Rhopalocera. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **1887**: 398-431.
Lu, L., P. Hu, Y. Zhang, H. Zhang, D. Wang, S. Hu and R. Wang, 2020. Projecting the distribution range of the chestnut tiger

butterfly *Parantica sita sita*（Lepidoptera:Nymphalidae: Danaidae）in southern China. *Appl. Entomol. Zool.* **55**: 413-421.
増澤敏弘，2018．喜界島でのマーキング調査（2017/11/2～10）．アサギマダラ情報（281）：10-16.
増澤敏弘，2020．長野県・愛知県におけるアサギマダラの特異な移動例．*Parantica* **6**（1）：18-21.
松井正人・富沢　章・日吉芳郎，2009．2007 年に日本海海上で採集された昆虫．月刊むし（464）：40-43.
松村　徹，1983．アサギマダラ *Parantica sita* を追って（1982 年）．琉球の昆虫（7）：58-80.
宮武頼夫・村上　豊・金沢　至・白　種哲，2005．大韓民国におけるアサギマダラ調査（2004 年）．アサギマダラ年鑑 2003：85-90.
森地重博・蓑原　茂・尾形之善，2018．アサギマダラの種子島から八丈島への移動記録．やどりが（258）：12-14.
森下和彦，1980．アサギマダラ．ちょうちょう **3**（7）：3-35.
森下和彦，1981．マダラチョウ科．塚田悦造編．東南アジア島嶼の蝶 2．pp. 441-628. pls. 85-162．プラパック，東京.
本藤　昇，1975．アサギマダラの飼育・展示．インセクタリウム **12**（10）：4-7.
長嶺邦雄，2002．西表島と南大東島のアサギマダラ情報．アサギマダラ年鑑 2001：53-54.
長嶺邦雄，2003．沖縄県南大東島のアサギマダラ．アサギマダラ年鑑 2002：73-77.
長嶺邦雄，2004．南大東島の蝶（2002.4～2003.12）．琉球の昆虫（25）：9-28.
長嶺邦雄，2005a．南大東島の蝶（2004.1～2005.3）．琉球の昆虫（26）：1-13.
長嶺邦雄，2005b．南大東島のアサギマダラについて．琉球の昆虫（27）：5-12.
長嶺邦雄，2005c．南大東島の蝶．蝶研フィールド（232）：4-10.
中峯浩司，2002a 薩摩半島南部におけるアサギマダラの食草ツルモウリンカによる越冬状況．アサギマダラ年鑑 2001：57-61.
中峯浩司，2002b 台湾からきたアサギマダラと李さん．アルボ（105）：798-800.
中西元男，2020．神島はいつからアサギマダラの聖地になったか？．ひゃくとりむし（458）：1-5.
仁平　勲，2004．日本産蝶類幼虫食草一覧．102pp，個人出版物，東京.
西田迪雄，2019．ホルトノキに集まるチョウ．博多虫（21）：1-3.
小田　凜・小田健司，2020．京都府南部地域の霊峰「鷲峰山」のアサギマダラ . *Parantica* **6**（1）：22-31.
尾形之善，1998．周年経過：越冬状況と春から初夏の生態．昆虫と自然 **33**（9）：10-11.
大原賢二，2006．アサギマダラ移動に関する徳島県の記録（2005 年）．徳島県立博物館研究報告（16）：121-155.
大原賢二，2011．アサギマダラの調査から．（徳島県立）博物館ニュース（82）：2-3.
大原賢二，2013．九重山系から鹿児島市と薩摩川内市へ移動したアサギマダラ．*Satsuma*（149）：109.
大原賢二，2020．四国のアサギマダラ―春と夏の移動―．昆虫と自然 55（5）：12-15.
大原賢二・山田量崇，2010．アサギマダラ移動に関する徳島県の記録（2009 年）．徳島県立博物館研究報告（20）：55-72.
大澤省三・蘇　智慧，2015．分子系統樹にみる甲虫の進化様式．pp. 63-103．大場裕一・大澤省三・昆虫 DNA 研究会編，昆虫の不思議な世界．621pp．悠書館，東京.
大島新一郎，1995．1995 年 8 月 19 日　西南移動を試みるアサギマダラ集団の実態．アサギマダラ情報（180）：18-19.
大島新一郎，2019．2018 年アサギマダラの（仮称）群飛行動（北上＆南下）検証抜粋．アサギマダラ情報（284）：10-11.
大塚裕之・鹿野和彦・内村公大，2014．陸生脊椎動物化石と渡瀬線．pp. 24-28．；鹿野和彦・内村公大編，第 14 回特別展「現代によみがえる生き物たち―種子島にゾウがいた頃―」解説書：鹿児島大学総合研究博物館 News Letter（36）.
Okamoto, T. 2017. Historical biogeography of the terrestrial reptiles of Japan：A comparative analysis of geographic ranges and molecular phylogenies. pp.135-163. In M, Motokawa and H. Kajihara（eds）Species Diversity of Animals in Japan. Springer Japan, Tokyo.
奥山　太，2006．びわ湖の湖面で休憩するアサギマダラ．アサギマダラ情報（253）：8.
長田庸平，2019．アサギマダラ（チョウ目タテハチョウ科）の原名亜種と日本亜種の雄交尾器の比較. *Parantica* **5**（1）：1-3.
長田庸平，2020a．アサギマダラ（チョウ目タテハチョウ科）の原名亜種と日本亜種の外部形質の比較. *Parantica* **6**（1）：2-4.
長田庸平，2020b．アサギマダラの原名亜種と日本亜種の外部形質，♂交尾器および DNA バーコーディングに基づく比較．月刊むし（596）：45-49.
Osozawa, S., R. Shinjo, A. Amid, Y. Watanabe, T. Horiguchi and J. Wakabayashi, 2012, Palaeogeographic reconstruction of the 1.55 Ma synchronous isolation of the Ryukyu Islands, Japan, and Taiwan and inflow of the Kuroshio warm current. *Int. Geol. Rev.* **54**（12）: 1369-1388.
三枝博幸・杉本洋夫・橋本定雄，2018．2017 年富士山北側でのマーキングから．*Parantica* **4**（2）：6-12.
櫻井正人，2019．2018 年アサギマダラ北上ルート．アサギマダラ情報（284）：7-9.
清　邦彦，1998．各地での取り組み―静岡県―．昆虫と自然 **33**（9）：19-20.
Shima, H., 2006. A Host-parasite catalog of Japanse Tachinidae（Diptera）. Makunagi / Acta Dipterologica, Suppl. 2, 171pp.
島田武志，2014．長野県川上村秋山地区におけるアサギマダラの移動調査報告．*Parantica* **1**（1）：10-16.
島田武志，2017a 長野県川上村秋山地区におけるアサギマダラの移動と様々な行動．アサギマダラ情報（278）：2-7.
島田武志，2017b．アサギマダラの長寿最長記録達成．アサギマダラ情報（278）：14.
嶋崎えつ子，2019．アサギマダラの吸蜜花．アサギマダラ情報（286）：12-15.
Smith, D.A.S., 2014. African queens and their kin. pp. 812. Brambleby Books, UK
新川　勉・矢後勝也・中　秀司・金沢　至・福田晴夫・村上豊・宮武頼夫・野中　勝，2007．マダラチョウ科の分

059_CW6_AX042D02.indd 78 2021/11/25 9:41:51

子系統．昆虫と自然 **42**(1)：5-11.
多田たかね，2013．自然環境下におけるアサギマダラの配偶行動の一例．アサギマダラ情報（271）：2-5.
田原富美子，2016．台湾から日本へ・日本から台湾へ移動したアサギマダラの地図 2015．アサギマダラ情報（276）：1-2.
田原富美子，2018．長野県のアサギマダラ情報 2017．アサギマダラ情報（282）：2-6.
田原富美子，2019．長野県のアサギマダラ情報 2018．アサギマダラ情報（284）：20-22.
田原富美子，2020．遊休農地・荒廃農地を復興させてフジバカマを植栽してアサギマダラを呼ぶ：長野県小谷村店須坂市．アサギマダラ情報（287）：3-9.
冨永　脩，1998．アサギマダラは何故，渡る？　アサギマダラ情報（200）：26-28.
Tshikokovets, V.V. and A. Strelzov, 2019. The Butterflies of Russian Far East（Kahabarovskiy and Primorskiy Kray, Jewish Autonomous and Amur Regions), Sakhaline and Kuril Islands. 474 pp. 64 pls. Tshikolovets Publications.
対馬　誠，2019a．北海道南部のアサギマダラ（1999 年～2018 年）(1)．アサギマダラ情報（285）：10-15.
対馬　誠，2019b．北海道南部のアサギマダラ（1999 年～2018 年）(2)．アサギマダラ情報（286）：3-7.
対馬　誠，2020．北海道のアサギマダラ―近年の状況―．昆虫と自然　**55**(5)：4-7.
植村和彦，2006．日本列島の生い立ちと動植物相の由来．pp. 60-92　国立科学博物館編，日本列島の自然史．339pp.，東海大学出版会，東京.
内田　孝，1993a．1993 秋の箱舘山．アサギマダラ情報(159)：802-804.
内田　孝，1993b．アサギマダラの前翅長をめぐって．アサギマダラ情報（161）：854-858.
内田　孝，1998．周年経過：夏山での生活．昆虫と自然 33(9)：12-13.
内田　孝，2007．アサギマダラの前翅長―比良山個体群を中心として―．アサギマダラ年鑑 2004：86-97.
内田　孝・金田　忍，1997．比良・蓬莱間“夏の移動”調査．アサギマダラ情報（195）：2.
渡辺康之，2014．兵庫県宝塚市・尼崎市・西宮市武庫川沿岸のマーキング結果報告（2008～2014）．*Parantica*　**1**(1)：2-9.
吉本　武，2020．2019 年度滋賀県大津市での標識活動報告．アサギマダラ情報（287）：10-12.

Summary

1. Distribution of Chestnut Tiger and its entry to the Japanese Islands（Fig. 1）

If the species had entered the Japanese islands via a land corridor, this might have occurred 5-10 million years ago in the late Miocene, when western Japan was connected to the continent via the Korean Peninsula. Possibly, however, its entry was established after crossing a land bridge or the sea. Further examination, including genetic information, is necessary to clarify the entry date.

2. Life history in the Japanese Archipelago

Findings on the life history in Japan are described in detail in Fukuda *et al.*（1982）. For larval food plants and flowers visited by adults, many papers have been published by Honda and others, including analyses of chemical constituents and evolution of behavior（e.g. Honda *et al.*, 2016）. On these issues refer to the originals for details.

Larval foodplants:（see text p.*）Those are climbing herbs of the Apocynaceae, a total of 24 species comprising 9 evergreen species and 17 deciduous ones.

Flowers visited by adults:（see text p.*）They are very selective about flowers, and males strongly seek PA plants（containing pyrolizidine alkaloids）such as in Asteraceae and Boraginaceae. Recently, flowers of the genus *Eupatorium* have been planted all over Japan to attract Chestnut Tiger. On the other hand, in the natural state, in the environment where herbs such as *E. chinense* grow, the herb species gradually decline due to vegetation transition if left untouched. In addition, the herbal vegetation has been decreasing due to feeding damage by deer.

Behavior of adults: Emerged males spend about one week looking for nectar and begin to mate after two weeks. The main activity of searching for females is that the male flies around looking for females, including also some behaviors such as territorial behavior around tree tops. In situations where males are few, females seek mating partner males.

Adult longevity increased in those that moved south in autumn to meet winter. An individual that moved south from Nagano Prefecture（August 11）was recaptured 160 days later on Ishigaki Island（January 8）. Survival records of 147 days and 135 days from December to April were reported from Yakushima Island.

Natural enemies: Life tables in various places have not been made yet.

Predators: birds（*e.g. Corvus corone*, *Monticola solitarius*）, insects（*e.g.* dragonflies, mantises, wasps, ants）, spiders, centipedes, and hermit crabs.

Parasitoids: *Aphrastobracon tibialis, Brachymeria minuta, Gadus macrocephalus, Sturmia bella , Brachymeria lasusin, Gadus macrocephalus*.

3. Annual cycle and movements

Overwintering generation and northward travel

Chestnut Tiger overwinters in the warm and subtropical zones of the Japanese Islands (Fig. 2). It does not have diapause, and passes winter in various stages. In the Nansei Islands, eggs, larvae, pupae, and sometimes surviving adults and newly emerged adults are seen even in the coldest months. However, in the northern areas only younger larvae overwinter.

In Tochigi Prefecture, the northern limit of overwintering Chestnut Tiger, only those hatched from eggs laid from September to November spend the coldest month in the 2nd instar, and emerge in spring. On Kikaijima Island in the central Ryukyus, new adults grown from autumn eggs emerge from December to April.

Adults emerge from spring to early summer (March to June), and move to higher altitudes or to north temperate forests. Also note that some move southward during this period. In Hokkaido, where wintering is impossible, adults arrive from the south between late May and early June.

Random-oriented and southward movements of the 1st generation (Table. 1)

The 1st generation adults emerge in midsummer (July-August). Their main habitat, *i.e.* temperate deciduous broadleaf forests, has abundant foodplants. They also move widely during this period. However, the direction is often arbitrary: I call this "random-oriented movement".

They supposedly occur only in cool highlands in this season, but sometimes appear in hot low-lying areas. On this phenomenon, three theories have been proposed: (1) late arrival theory, (2) early mountain descent theory, and (3) attractant foodplant theory. I would like to add another theory that individuals in random oriented movement are attracted to flowers.

On the Nansei Islands, particularly low islands, from July to August, no stage of Chestnut Tiger can be seen. On Mt. Yuwan-dake (694.4 m) on Amami-Ôshima Island, however, a few adults were flying around, and eggs and young larvae were found on *Marsdenia tomentosa*. In Okinawa, also some populations may remain at high elevations.

In southern Hokkaido, descendants of northward travelers, i.e. the 1st generation adults, emerge in early to mid-August and move from highlands to lowlands as the temperature declines from late August, and then move southward from lowlands in late September.

Southward movement of the 2nd generation in the warm region (Table. 1)

The adults of the 2nd generation emerge in the temperate forests of the highlands of southwestern Japan from August to November, descend to the lowlands and further south as autumn deepens in the mountains. The southward movement peaks in mid-October and lasts until November.

4. Overview of seasonal long-distance movements

Mapping travel routes (Figs 3, 4)

I made a questionnaire to see the overall trends of long-distance travels. The selected 10 areas were: Honshu (Ishikawa and Mie Prefectures), Shikoku (Tokushima Prefecture), Kyushu (Miyazaki and Kagoshima Prefectures), the Nansei Islands (Tanegashima Island, Yakushima Island, Kikaijima Island, and Okinawa Main Island), and Taiwan, respectively, in order from the north. Besides, Hokkaido (Fig. 4-2), Kitashiobara Town in Fukushima Prefecture (Fig. 4-2) were added from the literature.

The data queried were (1) the longest recorded travels northward to the respective region (1st to 3rd) and the longest east-west movement record (1st), and (2) the longest recorded travels northward from the region (1st to 3rd) and the longest east-west movement travel (1st). Similar records of southward travels were collected and plotted on maps and connected by lines to draw polygons of the ranges of movements.

Northward long-distance travel (Fig. 3)

It is suggested that these northward travelers as a whole used the southwesterly monsoon, an air current that brings visiting butterflies from the south in the Japanese Archipelago. This is what I call "visiting butterfly wind", a warm, strong air current.

Southward long-distance movements (Fig. 4)

To Ishikawa, Mie, and Tokushima Prefectures, only a few individuals moved southward, and their departure points were limited to small areas in the Tohoku region. However, it is strongly suggested that the travelers used similar northeasterly winds in a nearly linear direction to the long southward points recorded from there. This straight line never deviates much in Miyazaki and

059_CW6_AX042D02.indd 80 2021/11/25 9:41:52

Kagoshima Prefectures, and on Yakushima Island, Kikaijima Island, and the main island of Okinawa.

From Fukushima: The movement chart from Kitashiobara Town（ski resort）in Fukushima Prefecture was prepared by Kurita, who stayed there every summer for one month for six years from 2004 to 2010. In his superhuman data he marked and released 63 , 667 butterflies by himself. His data is summarized in Fig. 4-2 after his chart. The travel routes of those marked individuals followed paths "flexible but without any specific courses"（Kurita, 2013.）.

To Taiwan: Until the early 2000s only a few recaptures were reported on mainland Taiwan island. However, records from 2006 to 2014 show that records from "Lan Hsu" and "Lu Tao" Islands became dominant. On the other hand, since 2013, a large number of recapture records have been from Pengchu Tao, an island located off the southwestern coast of the main island of Taiwan. Their annual fluctuations have been large: zero in 2013（there was one on the main island of Taiwan）, two in 2014, 23 in 2015, zero in 2016, two in 2017, 21 in autumn 2018（20 males and one female）, and seven in 2019. The northernmost record has been from Nikko City in Tochigi Prefecture, of 2412 km movement. This must be one of the transit areas, and it is assumed that a considerable number of individuals move to mainland China as well.

Movements to mainland China and Pacific islands（Fig. 5）

Here we see the east-west movement from the main route from Japan to Taiwan.

Movements to China: Some individuals move from the Japanese Archipelago via Taiwan or directly to eastern China. Examples of such movements are as follows :（♂）Wajima City in Ishikawa Prefecture（August 6, 2006）→ Pinghu City in Zhejiang Province（November 14）;（♂）Nishiyama, Hidaka Town in Wakayama Prefecture（October 10, 2011）→ October 20, 2011, Kahoku Town in Kochi Prefecture → Yangshan deep-water port in Hong Kong（December 31 ）;（♀）Narusawa Village in Yamanashi Prefecture（August 10, 2013）→ Suzhou Industrial Park（October 15）;（♂）Shimonoseki City in Yamaguchi Prefecture（October 18, 2013）→ Victoria Peak in Hong Kong（November 16）;（♂）Shimonoseki City in Yamaguchi Prefecture（October 10, 2014）→ Zhōushān Islands in Zhejiang Province（November 2）.

Movements to the Ogasawara Islands: The northwesterly monsoon carries the Chestnut Tiger of the Japanese Islands to the Pacific Ocean, and some of them（marked ones）have been found in the Ogasawara Islands.

Movements to the Daito Islands: Nagamine（2002-2005）stayed in Minamidaitojima from April 2002 to March 2005 to investigate butterflies there. According to his studies, those which have moved south in autumn（October to November）lay eggs on foodplants, i.e. *Hoya carnosa* and *Tylophola tanakae* var. *glabrescens*, and their offspring emerge between December and April of the following year（peak from late March to early April）. They likely move northward, decreasing sharply in number in late April, and disappear by mid-June. After that, they are not found in midsummer from July to September, and southward travelers in autumn from October can be seen more often.

5. Emergence of Chestnut Tiger's long-distance mobility in the Japanese Archipelago

Knowledge on movements in China

What kind of mobility did Chestnut Tiger have on the Chinese continent before it entered the Japanese Archipelago? As there were also evergreen broadleaf forests and temperate forests in China, presumably they showed seasonal movements.（cf. Bascombe *et al.*, 1999 ; Lu *et al.*, 2020）.

Northward and southward movements evolved in the Japanese Archipelago

The seasonal "migration" of this butterfly currently developing in Japan and Taiwan must have been brought about by the life of this species here after its entry to this archipelago. Some factors are discussed below.

1）With the expansion of the Okinawa Trough, the Nansei Islands became isolated, and the Kuroshio current began to flow into the western sea area of the Japanese Islands to move northward, resulting in warm and humid conditions especially in Kyushu and Honshu. In both evergreen and deciduous broadleaf forest zones in Chestnut Tiger's habitat, the summertime was quite hot, but the period was short. There was much rain, with no severe dry season. Chestnut Tiger did not have to undergo the same summertime or dry season diapause as tropical danaine species. Similarly, this species was able to spend the cold season without diapause in the evergreen broadleaf forest zone. The species responded to climate change by movements instead of dormancy.

059_CW6_AX042D02.indd 81 2021/11/25 9:41:52

2）Although the distribution of vegetation fluctuated during the glacial period, due to global warming, the vegetation zone moved northward in comparison with that of the continent, and the evergreen broadleaf forest zone now reached central and southern Honshu. Accompanying this, the evergreen foodplant *Marsdenia tomentosa* also moved northward, making the wintering range of Chestnut Tiger wider in the whole Japanese Islands. This led to the increase in the number of overwintering adults and in the number of northward travelers. Temperate forests, where the species lived in the summer, have been extended as far north as Hokkaido（the southern limit is southern Kyushu）, leading to the increase of southward travelers in the autumn.

3）On the Japanese mainland, forests occupied two thirds of the land area. This was suitable for Chestnut Tiger, which uses the forest as its resting place. It was also fortunate that most of the foodplants grew wild on the forest floors and fringes. On the other hand, there were many mountains, and valleys were intertwined, limiting the travel routes. However, updraft air currents easily occurred. The butterfly would ride on it, and soar high to move. This would increase the chance of traveling long distances.

4）The geographical location of the Japanese Islands as a whole consisted of Hokkaido, Honshu, Shikoku, Kyushu, and the Nansei Islands, which were arranged almost in a row from northeast to southwest, and this helped Chestnut Tiger using the southwesterly monsoon from spring to early summer to travel northward. The northwesterly monsoon from autumn to winter carried Chestnut Tiger to the Pacific Ocean, allowing them to travel to the Ogasawara Islands and the Daito Islands. However, the number of individuals to be fallen into the sea and die has increased. On the other hand, frequent northeasterly winds helped many southward travelers.

5）In the Japanese Islands as a whole, most of those in northern Japan（Hokkaido-Kyushu）could travel by land routes, and long-distance movements via chains of short-distance movements can be made possible, while the southern half of the islands in the Nansei Islands could be mainly traveled over the sea. Crossing the sea was not experienced in the continental period, but the distance between the islands was small and it was easy to travel by wind.

6）In general, many animals living on isolated islands have lost their flight ability. However, as the Japanese Islands are close to the continent and stretch north and south, Chestnut Tiger has developed its characteristic mobility. Many individuals that fly out to the sea will fall to the water surface and die. This may be related to the acquisition of oriented movement. Horizontal movement, rather than up-and-down movement between nearby highlands and lowlands, is important for the genetic acquisition of oriented movement. Land travel, i.e. on continents, will have a lower mortality than sea travel. The Japanese Archipelago is surrounded by the sea; if the butterfly flies out and dies, the gene will not remain. In the southward movement in autumn, those traveling south in the archipelago on northeasterly winds have an advantage over those traveling south in the Pacific on the northwesterly monsoon. When genes that read this wind direction appear and get selected, the butterflies are more likely to acquire southward orientation. The northwesterly wind is cold and the northeasterly wind is warm. If this temperature difference gets perceived, movement may be facilitated. The southward movement suggests that Chestnut Tiger may have a（not too strong）orientation to the southwest. On the other hand, northward individuals' dependence on southwesterly winds is similar to visiting butterflies' chance with one-way tickets. Due to scarce divergence from the main route of SW→NE, their mortality is low. Their northeast orientation could be less developed.

7）*Homo sapiens* entered the Japanese Islands 38,000 years ago and started changing forests to open lands about 10,000 years ago. However, this does not seem to have greatly influenced the life of Chestnut Tiger. During the historical period, environmental disturbances by humans, especially deforestation and increase in croplands, human settlements and cities, may have caused severe fluctuations in foodplants, flowers visited by butterflies for feeding and resting areas. In particular, the recent increase in the number of the butterfly's favorite flowers and the cultivation of flowers to attract them seem to influence their movements considerably.

6. Factors for movements and remaining challenges

Departure

Temperature: The temperature for Chestnut Tiger's activities is around 12.5-31℃, and the comfortable temperature is around 15-26℃.

In the case of northward movement, does the "condition of being too hot" cause movement? Even so, how do they recognize the "favorable temperature" zone, and do they

059_CW6_AX042D02.indd 82 2021/11/25 9:41:52

fly in any particular direction?

What should they do, if it is too hot even when they are inactive? Long-distance travel may begin at more comfortable temperatures. Related observations are awaited.

At high temperatures, many adult butterflies cease their activities. However, as they come to Kyushu lowlands in midsummer to suck nectar, most of them are not unable to fly, but instead just do not.

In temperate forests, when the temperature starts to drop in September and the entire habitat area of Chestnut Tiger begins to turn into an unsuitable place to live, their southward movements occur.

However, in subtropical regions such as Minamidaitojima and Taiwan's Hwanghu Island, continued southward movements suggest that there are other factors besides the temperature, and the urge to move persists.

Day length: As a factor for the start of northward movement, day length increases from the vernal equinox in late March to the summer solstice in late June. On the other hand, possibly the short days after the autumnal equinox are involved in the southward movement that starts in late September. Both are awaited to be confirmed by experimental methods.

Flowers visited by adults: Many examples suggest the importance of visited flowers as a factor promoting northward and southward movement or determining the direction of movements. Even though it causes a short-distance travel, does this trigger the departure for long-distance travel?

Airflow: Long-distance travel requires airflow to help it. This can be divided into "wind-driven movement" under strong wind where self-driven flight is impossible, and movement where self-driven flight is possible.

Movement

Movement carried by strong winds: This wind-driven movement will include night flights, which will allow the butterfly to fly far away at a stretch. Some examples suggested night flight.

In cases of travel over the sea, there is the problem of butterflies falling to the sea and dying. Confirmation of this is important, but there are only a few observations.

Long-distance travel by self-driven flight: Long-distance travel may be efficient in visual flight, where the insect flies to maintain a certain height in a certain direction. The travel route appears to be strongly influenced by wind direction, topography, and external factors such as plants visited for sucking and foodplants regardless of orientation. More and more marked butterflies have been captured and re-released with addition of new marks. The resulting re-recapture records show the travel route more concretely（Fig. 6）.

Solo and gregarious movements: Chestnut Tiger does not move in large groups such as are known for the Monarch. However, many observed that individuals have flown into flowers in small groups but have disappeared altogether （flew away）. Possibly some butterflies occasionally happen to ride on the same air current in the same way, resulting in a mass of several butterflies together.

Landing

When long-distance traveling butterflies land, the external causes are assumed to be bad weather or dark in the evening, and when the urge to move stops, shortage of supply water and energy sources, mating or oviposition, or rest due to fatigue. Strong winds may force landing. However, no confirmation has been made.

Appendix notes: Basic statistics on movement studies

Number of butterflies marked and released: The number of released butterflies per 10 years: the number started in 1980 with 400, and in the 1980s with 15,000, in the 1990s with 78,000, and in the 2000s; in 2001 with 38,826, in 2002 with 26,779, in 2003 with 77,710, and in 2004 with 36,000. The number has been increasing since then, and in recent years the number of marked and released butterflies in 1 year is estimated to be about 100,000.

Recapture rate: In recent years, the figure is estimated to be 1/50 nationwide, 1/100,000 in Taiwan, and 1/200,000 to 1/300,000 in mainland China.

The longest distance to the north: 1,790 km（Taiwan → Shiga Prefecture）, 1,470 km（Kikaijima Island → Miyagi Prefecture）

Maximum southward travel distance: 2,513 km（Fukushima Prefecture → Songhu Island）

Forewing length: No differing types （seasonal or migratory forms）have been confirmed.

（Received May 3, 2021. Accepted August 30, 2021）.

059_CW6_AX042D02.indd 83 2021/11/25 9:41:52