

南の生物と時間

武方 宏樹^{1,a}☒, 相場 慎一郎², 中林 雅³, 野津 了⁴,
古川 真央⁵, 田中 良弥⁶, 潮 雅之^{7,b}☒

1 琉球大学戦略的研究プロジェクトセンター、2 北海道大学大学院地球環境科学研究院、3 広島大学
大学院先進理工系科学研究科、4 熊本大学大学院先端科学研究部、5 琉球大学
熱帯生物圏研究センター、6 名古屋大学大学院理学研究科生命理学専攻、7 京都大学白眉センター

本総説は、2021年11月20-21日に開催された第28回日本時間生物学会学術大会でのシンポジウム「南の生物と時間」の内容をまとめたものである。日本からみて南に位置する低緯度地域には、熱帯林やサンゴ礁といった多様性の高い生態系が広がっている。それらの地域では、昼夜や季節といった比較的短いスケールの時間変動、数十年スケールのより長期的な気候変動、更には他種・他個体からの影響などの要因が複雑に絡み合い、その結果として生物群集の時間動態が生じ、多様性の高い生態系が維持されている。本シンポジウムでは、行動など数十分・数時間単位の短い時間スケールから森林の形成といった数十～数千年単位以上の非常に長い時間スケールまで、南の生物が示す様々なスケールの時間動態について紹介され、生物リズムの多様性や進化・生態学的な意義について議論する貴重な機会となった。

1. はじめに

2021年11月20-21日、沖縄県市町村自治会館において第28回日本時間生物学会学術大会が開催された。初の沖縄開催には沖縄らしいシンポジウムをとということで『南の生物と時間』が企画された。沖縄の特色といえば、やはり豊かな自然環境である。亜熱帯の気候の下で育まれる多様性の高い生態系は、生物学者にとっても魅力的な研究テーマの宝庫となっている。本シンポジウムも熱帯・亜熱帯の生物多様性を象徴するような、多種多様な生物や研究内容を含んだものにしよう、と、あえて時間生物学が専門ではない5名の先生方に、“時間”と“南の生物”をキーワードにご講演いただいた。

2. 講演1：南西諸島の原生的森林の地理的変異を地史と気候から説明する（相場）

屋久島と奄美大島の間にあるトカラ海峡は日本の生物相を南北に二分し、生物分布境界線としては渡瀬線と呼ばれる。トカラ海峡は気候の境界域でもあり、日本の森林帯区分でも、屋久島以北が温帯林（暖温帯林・冷温帯林など）、奄美大島以南が亜熱帯林とされる。しかし、この森林帯区分の根拠とされるのは植物相の違いである。植物相は地史と気候の両方の影響により形

成されるものなので、この温帯林と亜熱帯林の区分が気候と植物相のどちらに基づくのか、必ずしも明らかではない。

演者らのグループは、冷温帯から亜熱帯までの気候を含む九州南部から南西諸島北部にかけての19か所の原生的森林に樹木調査区を設定してきた。さらに、この地域には環境省モニタリングサイト1000の老齢林もしくは高齢二次林の樹木調査区も5か所に存在する。これら24か所の毎木調査データに基づき、地史と気候に着目して、この地域（九州南部・屋久島・奄美大島・徳之島・沖縄島）の森林帯構造の解明を試みた研究について紹介した¹⁾。

樹木群集組成のクラスター分析によると、本地域の森林は、まず気候の違いを反映して、九州～屋久島の山地に分布する冷温帯林（針葉樹もしくは落葉広葉樹が優占）と九州～屋久島の低地から沖縄島にかけて分布する常緑広葉樹林とに二分された。次に、後者の常緑広葉樹林は、渡瀬線を境に、九州～屋久島低地と奄美大島～沖縄島に二分され、その群集組成の差は現在の気候よりも、アジア大陸から南西諸島が分離したとされる約150万年前からの地史を反映すると考えられた（図1）。

講演では、このような地史より短い時間スケールで

☒ a: takekata@lab.u-ryukyu.ac.jp b: ong8181@gmail.com

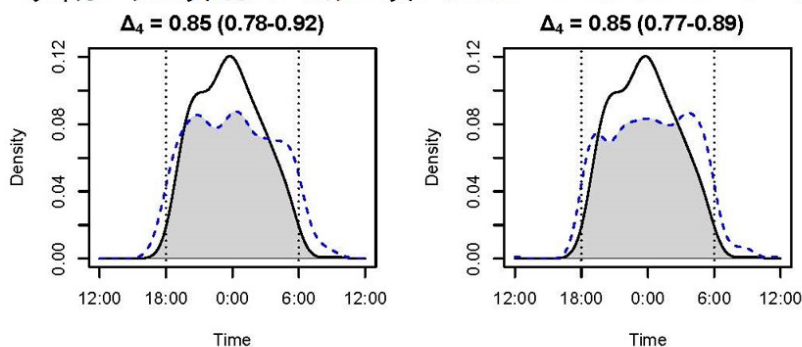


図1 九州南部～南西諸島北部に存在する3タイプの原生的森林 (A九州南部～屋久島山地の冷温帯林、B九州南部～屋久島低地の暖温帯常緑広葉林、C奄美大島～沖縄島の亜熱帯常緑広葉樹林)の写真。AとBは霧島山、Cは奄美大島で撮影。



図2. 撮影された食肉目の一部。左上から右下に、マレーグマ *Helarctos malayanus*、マーブルキヤット *Pardofelis marmorata* ssp. *marmorata*、マライヤマネコ *Prionailurus planiceps*、ベンガルヤマネコ *Prionailurus javanensis*、ハダシイタチ *Mustela nudipes*、キエリテン *Martes flavigula*、ピロードカウソ *Lutrogale perspicillata*、チビオマンガース *Urva brachyura*、ビントロング *Arctictis binturong*、パームシベット *Paradoxurus philippinensis*、マレーシベット *Viverra zangalunga*、タイガーシベット *Hemigalus derbyanus*、ボルネオヤマネコ *Catopuma badia*、スنداウンピョウ *Neofelis diardi*、オビリンサン *Prionodon linsang*、スダスカクアナグマ *Mydaus javanensis*。

タイガーシベットvsパームシベット タイガーシベットvsマレーシベット



パームシベットvsマレーシベット ベンガルヤマネコvsマーブルドキャット

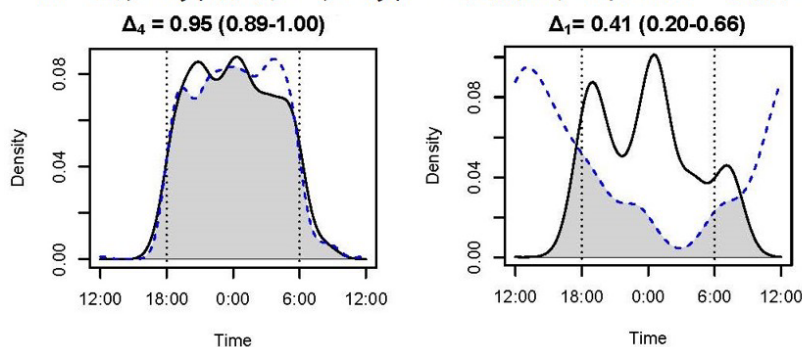


図 3 カーネル密度推定法によるシベット3種(タイガーシベット *Hemigalus derbyanus*、パームシベット *Paradoxurus philippinensis*、マレーシベット *Viverra tangalunga*)とネコ2種(マーブルキャット *Pardofelis marmorata* ssp. *marmorata*、ベンガルヤマネコ *Prionailurus javanensis*)の日周活動パターンと比較。種名の下に重複係数と信頼区間を示した。太線はvsの前、点線はvsの後に記載されている種の日周活動パターンを表す。灰色の部位は日周活動の重複を表す(参考文献20より改変)。

作用する、火山と人為による攪乱の影響についても議論した。このうち火山による攪乱は地史の要素の一つではあるが、南西諸島全域の気候変動や地殻変動を反映した100万年スケールの地史よりも、局所的で短い時間スケール(数万年以内)であることから、区別して考えた。具体的には、約3万年前の始良カルデラ噴火や7300年前の鬼界カルデラ噴火のことであり、屋久島や九州南部の樹木群集組成に影響している可能性がある²⁾。

一方、奄美以南の南西諸島で重要なのは、ヒト居住後に始まった人為攪乱であり、この地域の森林のほとんど全ては伐採の影響を受けた二次林であると考えられる。ただし、台風などによる強風攪乱の影響との区別は困難であり、今後、人為攪乱と強風攪乱を分離した研究が必要である。

3. 講演2：ボルネオ島の同所性食肉目の時間的ニッチ分割と共存機構の発表を終えて(中林)

同所性近縁種の共存機構の解明は、生態学の大きなテーマのひとつだ。近縁種は基本的に似通った形態、生理、行動、生態を持つので、同所的に生息する近縁種の間では活動時間、利用空間、食物など差異が見られ、種間競争の緩和につながると考えられている³⁾。そうした動物の間では活動時間、利用空間、食物など差異が見られ、種間競争の緩和につながると考えられている³⁾。食肉目は食物に適応した分類群で、すべての種に共通して肉食に適した形態を持つため⁴⁾、食物をめぐる競争が生じる

と考えられる。体サイズや獲物のサイズが似た同所性食肉目の種間では、時間的ニッチ分割が生じていると報告されている⁵⁾。東南アジア熱帯には、アフリカ熱帯、新熱帯よりも圧倒的に多種の同所性食肉目が生息している⁶⁾。そこで本研究は、東南アジアのボルネオ島の熱帯雨林に同所的に生息する食肉目の共存機構を、時間的ニッチ分割の観点で考察した。

ボルネオ島(マレーシア・サバ州)の3か所の保護区(ダナンバレー自然保護区、キナバタンガン川下流域野生生物保護区、タピン野生動物保護区)で2010年から2016年にかけて自動撮影カメラ計73台を設置し、計1,263枚の食肉目の写真(図2)を解析に用いた。10枚以上撮影された食肉目9種を対象とし、撮影された時間帯で活動時間帯を夜行性、薄明薄暮性、昼行性、周日行性の4つに定義した。活動時間帯の重複度の評価には重複係数(Δ_1 と Δ_4)を用いた。解析の結果、9種のうち6種(シベット3種、ネコ1種、スカンク1種、リンサン1種)が夜行性、2種(ネコ1種、イタチ1種)が昼行性、1種(クマ)が周日行性であった。夜行性の6種のうち5種間で活動時間帯の重複度が大きかったが、昼行性の2種間では中程度だった。

夜行性の種のうち純肉食性は2種で、他の4種は雑食性が強く、利用食物の幅が広い⁷⁾。したがって、夜行性の種は時間的な要因よりも、食物の違いが共存に影響していることが考えられる。科ごとでは、シベット3種間の重複が極めて大きかった一方で、ネコ2種間の

重複は小さく(図3)、この2種は時間的に棲み分けていると考えられる。本研究により、いくつかの種間で時間的ニッチ分割があることが示唆されたが、夜行性の種間では基本的に活動時間帯が重複する。これらの種間で直接的な干渉など、生存に不利となる相互作用があるのかは分かっていない。時間的ニッチ分割は種間競争を緩和するのに最も効果的な機構のひとつなので、これらの種間ではそもそも競争が生じないか、他の生態的な差異が共存に強く影響する可能性が考えられる。

本大会では、時間を通して他分野の研究を知る貴重な機会になりました。細胞、個体、種では扱う時間単位はまったく異なりますが、様々な角度から研究することで「生物」に肉薄する重要性を知ることができました。時間生物学会での発表にご招待いただいた武方宏樹さん、潮雅之さん、拙発表をご清聴いただいた皆様、会場運営に携わっていただいた方々、編集委員の皆様にご心より感謝申し上げます。

4. 講演3：長期間を要するサメの性成熟と繁殖の季節性(野津)

サメ類の多くは世界的な保護対象となっており、近年では保全に対する機運の高まりから効果的な保全策が求められている。飼育下繁殖は有効な保全策になると考えられており、沖縄美ら海水族館ではジンベエザメ *Rhincodon typus* を対象とした取り組みも行われている。一方で、サメ類は性成熟や繁殖サイクルに時間を要する種も多く、飼育下繁殖の実現や効率化には、繁殖に関する時間スケールを理解することが重要となる。このように長期的なモニタリングが必要と想定されるサメ類を研究対象とするには設備・技術を有する水族館の存在は欠かすことができない。沖縄美ら海水族館はジンベエザメのオス個体を20年以上に渡り飼育し、詳細な観察により性成熟に至ったことを報告している⁸。本講演では、長期間を要した本種オスの性成熟過程を観察データに基づき概説した。また演者らは、ジンベエザメと近縁種であるトラフザメ *Stegostoma tigrinum* がジンベエザメのモデルになり得ると着目しており、本種の繁殖周期性を調べた事例を紹介した。

観察対象個体のオスのジンベエザメは1995年から飼育が始まり、当時の全長は約4.6mであった(推定年齢10歳)。飼育開始から約17年後の2012年には全長が8.5mに達した(図4A)。2011年から2012年に掛けて交接器の伸長が観察され、この伸長に伴い先端の形態がカリフラワー状へと変化した。これら交接器の変化は約11ヶ月で完了し、この間に血中の性ホルモ

ン濃度の上昇が認められた。交接器の伸長後には、交接器の内転や交差などの新たな動きが見られた(図4B)。この交接器の特徴的な運動は繁殖行動の一つと考えられている。さらに、繁殖行動の一つとされる、メス個体を追いかける行動も2014年頃から観察された。これらの観察に基づき、このオス個体は全長8.5m、年齢25歳程度で性成熟に達したと結論づけている。

上述のように、オスのジンベエザメの繁殖学的情報は蓄積されてきている一方、メスに関する情報は皆無であった。そこで、既に飼育下繁殖が成功しているトラフザメのメスをモデルに繁殖の周期性を検証し、繁殖に関する基礎知見の収集を試みた。その結果、本種は冬～春が卵胞発達期、春～夏が産卵期、夏～冬が休止期という明確な繁殖年周期を示すことが明らかとなった。加えて、その繁殖状態を反映するように性ホルモン濃度が季節変動していることが示された⁹。この結果から性ホルモン動態のモニタリングは将来的には飼育下におけるジンベエザメの繁殖適期の把握に役立つ可能性が示唆されている。

本シンポジウムは“南の生物”と“時間”がキーワードということで、個体レベルでは比較的時間スケールが長いジンベエザメを主に取り上げた。時間スケールの長さは時として研究対象から敬遠する要因となる。実際、ジンベエザメの飼育下繁殖に向けた取り組みは世界的に見ても皆無である。この実現に向けて、水族館が主体となり取り組む姿と、その現在地を紹介する機会を頂けたことに感謝している。最後に、本発表の共著者である沖縄美ら海水族館の村雲清美さん、松本瑠偉さんにもお礼申し上げます。

5. 講演4：ヤッコミドリイシの生殖と種分化に関する研究(古川)

ミドリイシ属サンゴはサンゴ礁を構成するイシサンゴ類の中で最も種多様性に富む代表的なグループである(図5)。ミドリイシ属サンゴは放卵放精型の生殖様式をとり、ほとんどの種が初夏の満月前後の夜に同調した産卵を行う(多種同調産卵)。様々な種由来の配偶子が混在した中で受精が行われるため、自然環境下において多種同調産卵は交雑が起こりやすい生殖様式であると言える。また、配偶子を用いた繁殖研究ではいくつかの種が交雑すること(配偶子の互換性)¹⁰⁻¹³や、作出されたF1雑種が親種と戻し交雑を行うことが報告されている¹⁴。さらに、ゲノム比較解析では過去に交雑を介した遺伝子浸透が起こっていたことも示唆されている¹⁵。これらの結果は、多種同調産卵や交雑を介した遺伝子浸透がミドリイシ属サンゴの種多様性を

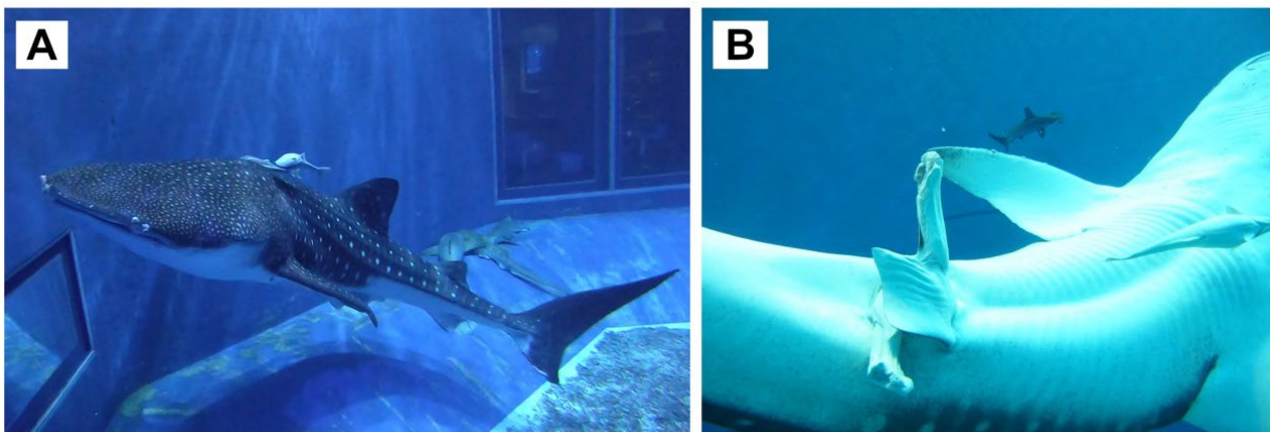


図4 沖縄美ら海水族館にて飼育されているオスのジンベエザメ *Rhincodon typus* (A) と交接器運動の様子 (B)。



図5 沖縄県本島北部に位置する国頭村のサンゴ礁。



図6 沖縄県瀬底島周辺で同所的に生息する2タイプのヤッコモドリイシ *Acropora divaricata*。2タイプは群体形がよく似ているが頂端ポリプの直径と枝の太さが異なり識別可能である。



図7 野外におけるクワズイモショウジョウバエ *Colocasiomyia alocasiae* の群れの様子。クワズイモ *Alocasia odora* の花の仏炎苞上に複数の個体が集まり群れを形成する。琉球大学西原キャンパスにて撮影。

生み出してきたことを示している。実際に、カリブ海に生息するミドリイシ属サンゴにおいて交雑を介した遺伝子浸透が起きていると考えられているが¹⁶、配偶子の互換性がどのように種分化や雑種形成に関与しているかは更なる検証が必要である。しかし、多種同調産卵を行うミドリイシ属サンゴの場合、どの種間で配偶子の互換性が見られるのかが分かりにくく実験が複雑になってしまう。そこで本研究では、多種同調産卵をせず8~9月頃に産卵を行うヤッコミドリイシ *Acropora divaricata* に着目した。沖縄県瀬底島には形態が異なる2タイプのヤッコミドリイシが同所的に生息しており(図6)、頂端ポリプの直径と第一枝の太さで識別可能である。ヤッコミドリイシ2タイプは2015年に同調して産卵したが、2019年には産卵日が数日ずれ同調しなかった。受精実験においてヤッコミドリイシ2タイプは形態の相違に関わらず受精し配偶子の互換性を持つことが明らかになったが、集団遺伝解析の結果2タイプのヤッコミドリイシは異なる集団構造を持ち、野外で2タイプ間での受精はほとんど起きていないことが推察された。さらに、ミトコンドリアDNAのコントロール領域を対象とした分子系統解析の結果、2タイプは異なるクレードに含まれたことから2タイプのヤッコミドリイシは遺伝的に別種であると推察された。これらの結果から、2タイプのヤッコミドリイシは配偶子の互換性があるものの、2019年にみられたような産卵日のずれが種分化を促した要因であると考えられた。

この度「南の生物と時間」で講演をさせて頂き、自然

の中には様々な時間スケールが混在しているのだと感じました。種分化のように非常に長い時間スケールを持つ現象も、クワズイモショウジョウバエで見られるような数秒の接触やミドリイシ属サンゴで見られる数分~数日の産卵タイミングのずれなどの短い時間スケールの蓄積に起因するのだと改めて実感しました。最後になりますが、「南の生物と時間」で講演をさせて頂く貴重な機会を下さった座長の武方先生と潮先生、大会実行委員会の皆様、大会に携わった全ての方々に深く御礼申し上げます。

6. 講演5：クワズイモショウジョウバエの群れ形成における時間動態(田中)

群れ形成は多くの動物でみられる重要な生存戦略であり、採餌効率の上昇や捕食者の回避に寄与することが知られている¹⁷。一方で、時間の経過とともに群れ形成がどのように起きるのか、その時間動態に近縁種間でどのような違いがあるのかについては不明な点が多い。

クワズイモショウジョウバエ *Colocasiomyia alocasiae* は南西諸島から東南アジアにかけて生息するショウジョウバエ科昆虫の1種である。本種は産卵・発生から成虫の活動場所に至るまで、ライフサイクルの全ての段階において宿主植物であるクワズイモ *Alocasia odora* の花に依存している^{18,19}。沖縄本島では、春から初夏のクワズイモが開花する時期に、成虫が花の中に集まり群れを形成する姿が観察される。一般的にショウジョウバエの仲間は餌場において群れを

形成することが知られているが、クワズイモショウジョウバエの群れはそれらと比較しても個体密度が非常に高い。体サイズの小さなショウジョウバエは、実験室に持ち込みやすく、群れの形成メカニズムを研究するのに適している。そこで演者らは、クワズイモショウジョウバエが他のショウジョウバエ種とは異なる群れ形成パターンを示すのではないかと考え、実験室において行動観察を行った。

クワズイモショウジョウバエの集団を、実験室内でシャーレに入れ行動を観察したところ、観察開始から5分ほどで密な群れを形成し、その後も群れを維持することがわかった。比較対象として、モデル生物であるキイロショウジョウバエでも同様の実験を行ったところ、密な群れは見られず、一時的に小さな群れを形成するにとどまった。この結果は、クワズイモショウジョウバエが餌の存在に関わらず群れを形成する性質を持ち、群れ形成の時間動態には種間で違いがあることを示した。講演では、この違いを生み出す要因として、個体の行動特性の時間的変化が挙げられることを紹介した。

昆虫の行動に関する本講演は、シンポジウム「南の生物の時間」のなかで最も短い時間スケールを扱うものであった。一方、クワズイモショウジョウバエの顕著な群れ形質は宿主植物に依存した生活史と密接に関連しており、その獲得は壮大な時間スケールのなかで生じたと考えられる。熱帯林の変遷などの多様な時間スケールを扱う本シンポジウムへの参加を通して、生物現象を多様な時間スケールで調べることの重要性を改めて認識した。今後は、至近・究極要因の双方に目を向けて、群れ形質の多様化をもたらすメカニズムに迫りたい。

最後に、講演の機会をいただいた座長の武方宏樹さん、潮雅之さん、そしてシンポジウムに参加いただいた皆様にお礼申し上げます。

7. おわりに

本シンポジウムでは、ここで紹介されたように様々な系・研究対象における非常に多様な時間スケールにまたがる研究が紹介された。それぞれ非常に洗練された研究ではあるが、一見、各研究にあまり繋がりは無さそうに思えたかもしれない。しかし、“時間”をキーワードとすることで非常に魅力的な繋がりが見えてきた。すなわち、短い時間スケールの現象も、長い時間スケールの現象も、今まさに目の前に見える自然の中に同時に存在しているのである。長い時間スケール（季節性・気候変動など）は短い時間スケールの現象（行動など）に影響を与えるであろうが、逆はないのであろう

か？ある生物のリズムと他の生物のリズムはどのような関係にあるのだろうか？

このような感じでシンポジウムの各講演の繋がりを考えているうちに、様々な生物のリズムと、それらの相互作用を扱う「多種時間生物学」が可能かもしれない、と思った。時間生物学ではおなじみかもしれないが、個々の時系列データの周期成分はフーリエ解析やウェーブレット解析といった時系列解析によって分解・抽出できる。様々な生物から取得された一つの時系列データは様々な周期成分の時間変化として分解することができる。これらの関係を解析することで、これまで見えなかった「時間スケール間の相互作用」が見えるかもしれない。例えば、数十年スケールの森林動態の時系列から抽出した数日スケールの周期成分は森林に住む哺乳類の数日スケールの現象に影響を与えているのかもしれない。様々な生物の様々な時間スケールの現象を一つの枠組みの中で研究することで、これまで分からなかった自然生態系での時間スケールの秘密を解き明かせるのかもしれない。そんな気づきを得られたシンポジウムであった。

同日に行われた座談会のなかで、京都大学の沼田英治先生から、本シンポジウムについて「行動を記載するだけの学問だった行動学は、ティンバーゲンが至近要因や究極要因を調べることの重要性を示したことで、他分野を巻き込み更なる発展を遂げた。本シンポジウムにはそれに通じるところがあり、“時間というキーワードが関わっていれば時間生物学”という姿勢は、時間生物学のさらなる発展に繋がるのではないか」とのご講評をいただいた。企画の段階では、そこまでの深い考えはなかったのだが、図らずも本シンポジウムが、生物リズムの至近要因である時計などのメカニズムだけでなく、進化・適応といった究極要因、さらには異なる生物間・時間スケール間の相互作用についても思いを巡らせるきっかけになれば幸いである。

最後に、第28回大会の開催にあたってご協力いただいた、各委員会をはじめとする関係者の皆様に心より感謝いたします。コロナ禍において、ちょうど第5波が落ち着いたタイミングと重なり、現地で開催できたことは、大変な僥倖としかいいようがありません。また、本総説執筆の機会をいただきました編集委員の先生方にも、厚く御礼を申し上げます。

参考文献

1. Aiba, S. *et al.* Latitudinal and altitudinal variations across temperate to subtropical forests from southern Kyushu to the northern Ryukyu Archipelago, Japan. *J. For. Res.* **26**, 171-180 (2021).

2. 井村隆介. 南九州の巨大噴火と環境変化. *日本生態学会誌* **66**, 707-714, (2016).
3. Pianka, E. R. *Evolutionary ecology*, 2nd edn. (Harper & Row, 1978).
4. Stevens, C. E. & Hume, I. D. *Comparative physiology of the vertebrate digestive system*. (Cambridge University Press, 1995).
5. Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E. & Paviolo, A. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecol.* **36**, 403-412 (2010).
6. Corlett, R. T. What's so special about Asian tropical forests? *Curr. Sci.* **93**, 1551-1557 (2007).
7. Yasuma, S. & Andau, M. *Mammals of Sabah, part 2, habitat and ecology*. (Japan International Cooperation Agency and Sabah Wildlife Department, 2000).
8. Matsumoto, R. *et al.* Sexual maturation in a male whale shark (*Rhincodon typus*) based on observations made over 20 years of captivity. *Fish. Bull.* **117**, 78-86 (2019).
9. Nozu, R. *et al.* Changes in sex steroid hormone levels reflect the reproductive status of captive female zebra sharks (*Stegostoma fasciatum*). *Gen. Comp. Endocrinol.* **265**, 174-179 (2018).
10. Hatta, M. *et al.* Reproductive and genetic evidence for a reticulate evolutionary history of mass-spawning corals. *Mol. Biol. Evol.* **16**, 1607-1613 (1999).
11. Fukami, H. *et al.* Ecological and genetic aspects of reproductive isolation by different spawning times in *Acropora* corals. *Mar. Biol.* **142**, 679-684 (2003).
12. Wolstenholme, J. K. Temporal reproductive isolation and gametic compatibility are evolutionary mechanisms in the *Acropora humilis* species group (Cnidaria: Scleractinia). *Mar. Biol.* **144**, 567-582 (2004).
13. Willis, B. L., van Oppen, M. J. H., Miller, D. J., Vollmer, S. V. & Ayre, D. J. The Role of Hybridization in the Evolution of Reef Corals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **37**, 489-517 (2006).
14. Isomura, N., Iwao, K., Morita, M. & Fukami, H. Spawning and fertility of F1 hybrids of the coral genus *Acropora* in the Indo-Pacific. *Coral Reefs* **35**, 851-855 (2016).
15. Mao, Y., Economo, E. P. & Satoh, N. The Roles of Introgression and Climate Change in the Rise to Dominance of *Acropora* Corals. *Curr. Biol.* **28**, 3373-3382 (2018).
16. Vollmer, S. V. & Palumbi, S. R. Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science* **296**, 2023-2025 (2002).
17. Jens, K. & Graeme, D. R. *Living in Groups* (Oxford Series in Ecology and Evolution). (Oxford University Press, 2002)
18. Yafuso, M. Life history traits related to resource partitioning between synhospitalic species of *Colocasiomyia* (Diptera, Drosophilidae) breeding in inflorescences of *Alocasia odora* (Araceae). *Ecol. Entomol.* **19**, 65-73 (1994).
19. Takano-Takenaka, K. *et al.* Phylogeny, taxonomy and flower-breeding ecology of the *Colocasiomyia cristata* species group (Diptera: Drosophilidae), with descriptions of ten new species. *Zootaxa* **5079**, 1-70 (2021).
20. Nakabayashi, M. *et al.* Temporal activity patterns suggesting niche partitioning of sympatric carnivores in Borneo, Malaysia. *Sci. Rep.* **11**, 19819 (2021).