

令和 4 年 6 月 9 日現在

機関番号：84501

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2021

課題番号：19K16222

研究課題名（和文）実現ニッチの進化を説明する新たなモデル

研究課題名（英文）A novel model of realized niche evolution

研究代表者

京極 大助（Kyogoku, Daisuke）

兵庫県立人と自然の博物館・兵庫県立人と自然の博物館・研究員（移行）

研究者番号：00771875

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：植食性昆虫の資源利用パターンは生理的な制約では説明できないことが多い。本研究では近縁な種どうしの中で生じる交雑等が棲み場所（食草の種類など）の選好性を進化させ、結果として利用する資源の幅が決まる可能性を、数理モデルによって示した。またモデルの仮定（生理的な制約の度合い）の生物学的な妥当性を検討するために文献調査を行った。また文献から得られたデータを統合して解析するための数理的な手法の開発を行った。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物の資源利用や生息地利用が決まる仕組みを理解することは生態系の管理や制御を行う上で重要である。たとえば農地における害虫の管理や、絶滅危惧種の保全も、資源利用・生息地利用の生態学的、進化学的な理解を必要とする。本研究は資源や生息地の利用パターンが進化する仕組みについて新たな概念を提案することで生態系の成り立ちを理解することに貢献する。また、このような理解は応用上の課題を解決する上での基礎理論となることが期待される。

研究成果の概要（英文）：Resource utilization patterns of herbivorous insects are often inexplicable by their physiological constraints. By simulation modeling, this study showed that hybridization (or other forms of costly interspecific mating interactions) between closely related species can limit the diversity of resources they use, as a result of the evolution of habitat (e.g. host plant) preferences to avoid interspecific encounters. A literature survey was also carried out to examine the biological plausibility of a model assumption (the degree of physiological constraints). In addition, mathematical formulae to analyze the data compiled from the literature were developed.

研究分野：進化生態学

キーワード：数理モデル 繁殖干渉 実現ニッチ 進化

1. 研究開始当初の背景

限られた資源のみを利用するスペシャリスト種から様々な資源を利用するジェネラリスト種まで、なぜ様々な資源利用(実現ニッチ)幅が存在するかという問いは、進化学・生態学の古典的な問題である。この問題に対してこれまでは、ある資源への特殊化により別の資源への利用効率が落ちるとするトレードオフ仮説や、食植性昆虫における宿主植物 - 昆虫間の対抗適応による特殊化を仮定した軍拡競争仮説などが提案されてきた。これらの仮説は大きな系統スケールでは有効だと考えられる(昆虫のチョウのストロー状の口器は咀嚼には向いていないし、モンシロチョウを含む *Pieris* 属のチョウはアブラナ科の植物の二次代謝産物に対する特殊な適応を示す)。しかし、形態や生理が互によく似た近縁種間でトレードオフが検出されることは稀であり(Futuyma & Moreno 1988)、近縁種が異なる資源に特殊化している事例の説明は困難である。例えば食植性昆虫では、近縁種が利用する宿主植物を幼虫は生理的には利用でき、母親の産卵選好性により宿主が規定されていることが多い(e.g. Ohsaki & Sato 1994; Friberg et al. 2015)。資源競争による説明にも、食植性昆虫では資源が余っていることなど問題がある(e.g. Strong 1982)。これらのパタンは、幼虫期よりも成虫期にかかる選択圧の重要性を示唆する。

配偶シグナルが似ている近縁種間ではしばしば種間求愛などが起こり、適応度が低下する(繁殖干渉)。食植性昆虫などでは、宿主植物は幼虫の餌資源であるとともに、成虫の配偶場所になっている場合がある(Noriyuki et al. 2015)。したがって、繁殖干渉を避ける適応として棲み場所の特殊化・棲み分けが生じることで、結果的に資源利用の実現ニッチが決まる可能性ある(Noriyuki et al. 2012; Friberg et al. 2013)。

2. 研究の目的

本研究の前半部分では数理モデルを作成し、繁殖干渉が他の要因(現実的なレベルの資源競争など)とともにスペシャリスト・ジェネラリストを含む実現ニッチの進化を駆動する条件を明らかにする。私のこれまでの理論研究(Kyogoku & Kokko 2020)から、繁殖干渉により棲み場所の特殊化が進化することが分かっている。このモデルを発展させ体系的な解析を行うことで、繁殖干渉がニッチ幅の進化を駆動する仕組みを明らかにする。特に、進化動態だけではなく個体群動態も考慮したモデリングを行うことで、進化動態と個体群動態の相互作用を明らかにする。例えば、繁殖干渉を避けるための棲み分けは同種個体を集合させ、結果的に種内競争を強める。このため繁殖干渉による棲み分けは資源利用能力に差がない2種(棲み分けが無ければ生態学的浮動により安定共存できない)の地域的な共存を促進する効果がある(Kyogoku & Kokko 2020)。

本研究の後半部分では文献調査を行う。繁殖干渉によるニッチ幅の進化は、種間の実現ニッチの違いを説明する上で基本ニッチ(生理的な特殊化など)の違いを必要としない。いっぽう、主要な古典モデルは基本ニッチの違いを仮定する。したがって、基本ニッチに関する仮定はモデル間の重要な違いである。近縁種が似たような基本ニッチを示すことは珍しくないにも関わらず、そうした認識は必ずしも一般的ではない。この原因のひとつは系統スケールの軽視にある。すなわち、属や科の間で見られる形質の差異はトレードオフによる基本ニッチの違いを生じるだろうが、属内の種間差はその限りではないだろう。本研究では体系的な文献調査を行うことで、基本ニッチの種間差の系統スケール依存性を定量的に明らかにし、古典モデルの仮定が細かい系統スケール(属内など)では成立しないことを示す。

3. 研究の方法

数理モデルについては、Kyogoku & Kokko (2020)のモデルを改変し、R言語を用いたシミュレーションモデルを作成した。具体的には、2種類の食草が生えている空間において、2種の昆虫が二次的に接触し、食草への選好性を進化させるモデルを作成した。CPU 32コアを搭載したワークステーションによる並列計算により、広範なパラメタ領域において、各パラメタの組み合わせあたり100回のランを行うことで確率的な帰結がどのようにパラメタに依存するのかを検討した。まず繁殖干渉をする2種の昆虫のパラメタが対称な場合について、資源競争にかかる競争係数と繁殖干渉の強さを変化させ、安定平衡点が複数存在するかどうか、特にスペシャリストとジェネラリストへの進化が生じるかを検討した。続いて、2種の昆虫が2種類の食草に対して異なる

る生理的適応を示す場合について同様のシミュレーションを行った。ここでは古典的に仮定される対称なトレードオフの他にも、いくつかの異なる生理的適応を仮定し(図1)それぞれの仮定がスペシャリストとジェネラリストの進化にどのように影響するかを検討した。

文献調査についてはメタ解析を行うために、ISI Web of Science によるキーワード検索を行った。またタイトルとアブストラクトから研究目的に合致しない研究のふり落としを行った。さらにメタ解析の方法論について関連書籍を通読し、解析法について検討を行うとともに、トレードオフを定量する方法(統計量の導出)について検討を行った。

4. 研究成果

数理モデルのシミュレーション結果から、昆虫2種間でパラメタが対称な場合であっても多くの安定平衡点が出現しうること(特にスペシャリストとジェネラリストの進化が生じること)が明らかとなった(図2A)。またパラメタが種間で非対称な場合には、スペシャリストとジェネラリストの進化が(少なくともシミュレーションに用いた初期遺伝子頻度では)ほぼ決定論的に生じる領域があること、そうした領域が比較的広いパラメタ領域で生じることなどが明らかとなった(図2B)。またスペシャリスト・ジェネラリストの進化が1に近い競争係数と弱い繁殖干渉の組み合わせ(すなわち、生物学的に合理的な条件)で生じることが明らかとなった。

文献調査については7000を超える文献がヒットした。タイトルと要旨から関係のない文献を振り落としスクリーニングの一回目を終えた。この一回目のスクリーニングは緩い条件で行ったため、数百を超える文献が第2スクリーニングの対象として残った。現実的に処理可能な文献数に絞り込むため、現在、より厳しい条件での絞り込みを進めている。解析の方法としては分類スケールまたは系統距離を共変量とし、応答変数を標準化されたトレードオフの程度とする一般化線形モデルを用いる方針が定まった(必要に応じて階層化モデルを用いる)。トレードオフを表す統計量としては、昆虫種内での食草間でのパフォーマンスの差の、昆虫種間での積を用いることを基本的な方針とすることが決まった。

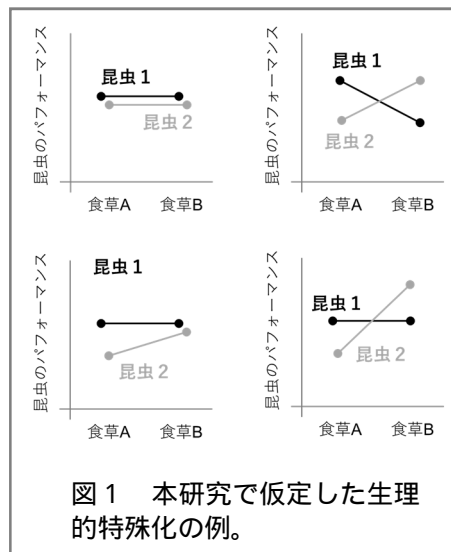


図1 本研究で仮定した生理的特殊化の例。

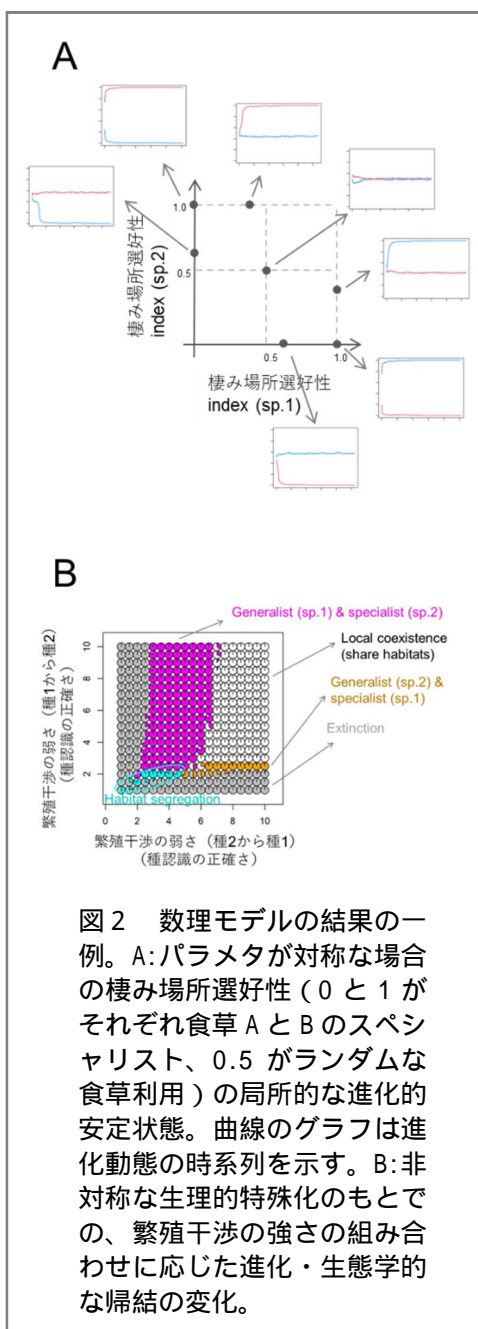


図2 数理モデルの結果の一例。A: パラメタが対称な場合の棲み場所選好性(0と1がそれぞれ食草AとBのスペシャリスト、0.5がランダムな食草利用)の局所的な進化的安定状態。曲線のグラフは進化動態の時系列を示す。B: 非対称な生理的特殊化のもとでの、繁殖干渉の強さの組み合わせに応じた進化・生態学的な帰結の変化。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Gomez-Llano Miguel, Germain Rachel M., Kyogoku Daisuke, McPeck Mark A., Siepielski Adam M.	4. 巻 -
2. 論文標題 When Ecology Fails: How Reproductive Interactions Promote Species Coexistence	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Trends in Ecology & Evolution	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.tree.2021.03.003	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Kyogoku Daisuke, Kokko Hanna	4. 巻 89
2. 論文標題 Species coexist more easily if reinforcement is based on habitat preferences than on species recognition	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Animal Ecology	6. 最初と最後の頁 2605 ~ 2616
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2656.13321	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Kyogoku Daisuke, Wheatcroft David	4. 巻 33
2. 論文標題 Heterospecific mating interactions as an interface between ecology and evolution	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Evolutionary Biology	6. 最初と最後の頁 1330 ~ 1344
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jeb.13687	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Yamamichi Masato, Kyogoku Daisuke, Iritani Ryosuke, Kobayashi Kazuya, Takahashi Yuma, Tsurui-Sato Kaori, Yamawo Akira, Dobata Shigeto, Tsuji Kazuki, Kondoh Michio	4. 巻 35
2. 論文標題 Intraspecific Adaptation Load: A Mechanism for Species Coexistence	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Trends in Ecology & Evolution	6. 最初と最後の頁 897 ~ 907
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.tree.2020.05.011	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kyogoku Daisuke	4. 巻 62
2. 論文標題 When does reproductive interference occur? Predictions and data	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 196 ~ 206
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1438-390X.12041	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kyogoku, D.	4. 巻 62
2. 論文標題 When does reproductive interference occur?	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Population Ecology	6. 最初と最後の頁 196-206
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/1438-390X.12041	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

[学会発表] 計2件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 Daisuke Kyogoku, David Wheatcroft
2. 発表標題 Heterospecific mating interactions as an interface between ecology and evolution
3. 学会等名 個体群生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Daisuke Kyogoku, David Wheatcroft
2. 発表標題 Heterospecific mating interactions as an interface between ecology and evolution
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

京極大助/Daisuke Kyogoku
<https://sites.google.com/site/dkyogoku/home>

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
スイス	チューリッヒ大学			
スウェーデン	ストックホルム大学			
カナダ	プリティッシュコロンビア大学			