

# 迅速な進化が促進する振動依存の多種共存

山道 真人

地球上の生物はなぜこんなにも多様なのだろうか。単一の資源をめぐる競争では、一種のみが存続し他の種は絶滅するとされる（競争排除則）にもかかわらず、野外では資源を共有する多くの種が安定的に共存しているように見える。この「プランクトンのパラドックス」を解決するために、群集生態学者は数理モデルを用いてさまざまな共存メカニズムについての研究を進めてきた。本稿では、特に時間的に変動する環境に依存した共存メカニズムについて解説し、さらに種内の遺伝的多様性が変動環境に応じて迅速な進化を起こすことで多種共存を容易にするという最近の研究について紹介する。

キーワード：共存理論、相対的非線形性、表現型可塑性

## 1. はじめに

人類が享受しているさまざまな生態系サービスには生物多様性 (biodiversity) が不可欠であるにもかかわらず、人間活動の影響によって地球上の生物多様性は減少しつつある。このような状況で生物多様性の減少を食い止めるためには、そもそも地球上になぜこれほど莫大な数の生物種が維持されているのか、というメカニズムを理解することも重要となる。単一の資源を共有する種が競争すると、どちらかの種が絶滅するという競争排除則 (competitive exclusion principle) [1] にもかかわらず、野外の生態系ではなぜ多くの種が共存しているのだろうか。これは、水中に限られた資源をめぐる競争する植物プランクトンにちなんで「プランクトンのパラドックス」(paradox of the plankton) と呼ばれ [2]、群集生態学の中心的な課題として研究されてきた [3–5]。競争排除について、連続時間の微分方程式を用いて考えてみよう。単一の資源をめぐる、線形 (Holling の I 型) の機能的反応 [6] をもつ  $S$  種の消費者が競争しているとき、資源量  $R$  と消費者  $i$  の個体群密度  $N_i$  の動態は、

$$\frac{dR}{dt} = R \left[ r \left( 1 - \frac{R}{K} \right) - \sum_{i=1}^S a_i N_i \right], \quad (1)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i (c_i a_i R - d_i), \quad i = 1, 2, \dots, S,$$

と書くことができる。ここで、 $r$  は内的自然増加率、 $K$  は環境収容力、 $a_i$  は消費率、 $c_i$  は変換効率、 $d_i$  は死亡率

である。消費者がいない場合、資源はシグモイド型のカーブを描いて増殖し (ロジスティック増殖)、消費者は資源量に応じて線形に個体あたり増殖率が増えていく (Holling の I 型の機能的反応：図 1a)。このモデルでは、増殖率がゼロとなる資源量  $R^* = d_i / (c_i a_i)$  がもっとも小さい消費者が存続し、他の  $S-1$  種は絶滅することになる (図 1b)。これが  $R^*$  ルールと呼ばれる、競争排除の結末を理解するための基本的な法則である [7]。

## 2. 振動依存の共存メカニズム

それでは、どのような状況で競争排除が起こらず、複数の種の共存が可能になるのだろうか。資源の種類が消費者の種数よりも多く、消費者が資源分割をしている場合や、種ごとに異なる天敵が存在している場合には、ニッチ分割によって共存が可能になる。これらのメカニズムは均一な環境でも働くが、時間的に変動する環境では、二つのメカニズムが共存を促進するとされる [3]。この振動依存の共存メカニズムが、ストレージ効果 (storage effect) [8] と相対的非線形性 (relative nonlinearity) [9–11] である。空間的な環境変動のもとでは、さらに三つのメカニズム (空間的なストレージ効果・空間的な相対的非線形性・増殖-密度共分散 (growth-density covariance)) がある [3, 4] が、本稿では詳説しない。

ストレージ効果 (貯蔵効果) では、外部から時間的な環境変動が加わったとき、ある種にとって良い時期に生産した休眠種子・卵などの世代重複によって「貯蔵」し、悪い時期を乗り切ることで、時間的なニッチ分割を実現して共存が可能になる。この過程は、ロッタリーモデル [8] で表現されることが多い。世代重複がない場合には、環境変動のもとで幾何増殖率ももっとも大きい種が残り、他の種は絶滅する。これは個体群密度が低いときの増殖率 (侵入増殖率) が環境変動に対

やまみち まさと  
School of Biological Sciences, The University of Queensland  
St. Lucia, Brisbane, Queensland 4072, Australia  
m.yamamichi@uq.edu.au

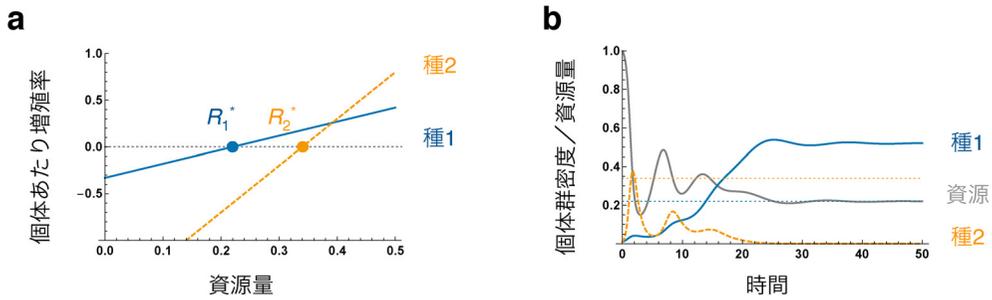


図1 競争排除  
 (a) 資源に対する個体あたり増殖率  $dN_i/N_i dt$  が線形 (Holling の I 型の機能的反応) の 2 種の競争. 種 1 (青実線) の方が種 2 (橙破線) よりも  $R^*$  が小さい. (b) 競争排除の結果, 種 2 が絶滅して種 1 が残り, 資源量 (灰色実線) は種 1 の  $R^*$  (青点線) に漸近する. パラメータ値は,  $a_1 = 1.5, a_2 = 5, d_1 = 0.33, d_2 = 1.7, r = K = c_i = 1$  としたため, 種 1 の  $R^*$  は 0.22, 種 2 の  $R^*$  は 0.34 となる.

して線形であるため, 良い時期と悪い時期の生産量が相殺されるためである. しかし世代重複がある場合には, 環境変動に対する侵入増殖率が下に凸となる非線形性を示すため, 少数派が有利となる負の頻度依存性 (negative frequency-dependence) が働いて共存が可能になる [5]. ストレージ効果は, 砂漠・草原・森林の草本・木本や湖沼の動物プランクトンなどのさまざまな系で調べられ, その重要性が広く認識されてきた [12].

一方, 相対的非線形性では, ある種 1 が系を不安定化し個体数の振動を引き起こす一方, 別の種 2 が動態を安定化するという状況で, 種 1 は安定な環境で競争優位になる ( $R^*$  が小さい) が, 種 2 は振動環境で競争優位になると, 少数派が有利となる群集レベルの負の頻度依存性が生じて, 2 種が安定的に共存する (図 2 の左上と右下の種間関係). これはつまり, 競争する 2 種が互いに競争相手の好む振動環境を作り出すことで共存していると見ることもできる. 相対的非線形性は先程と同様に,

$$\frac{dR}{dt} = R \left[ r \left( 1 - \frac{R}{K} \right) - \sum_{i=1}^2 \frac{a_i N_i}{1 + b_i R} \right], \quad (2)$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left( \frac{c_i a_i R}{1 + b_i R} - d_i \right), \quad i = 1, 2,$$

といったモデルで考えられる. ここで, 非線形性パラメータ  $b_i$  が正のとき ( $b_i > 0$ ) には, 消費者は Holling の I 型ではなく II 型の機能的反応を示すため, 資源量が増えたときに個体あたり増殖率が飽和する (図 3a). 種 1 が II 型 ( $b_1 > 0$ ) の, 種 2 が I 型 ( $b_2 = 0$ ) の機能的反応を示すとき, 2 種は振動を介して安定的に共存することができる (図 3b). 種 2 のみが存在する系には, より小さい  $R^*$  をもつ種 1 が侵入できる. 一方, 種

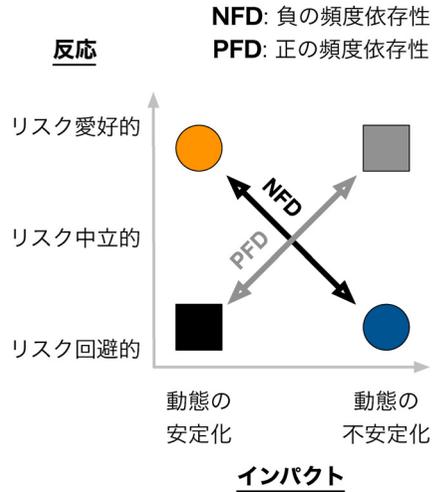
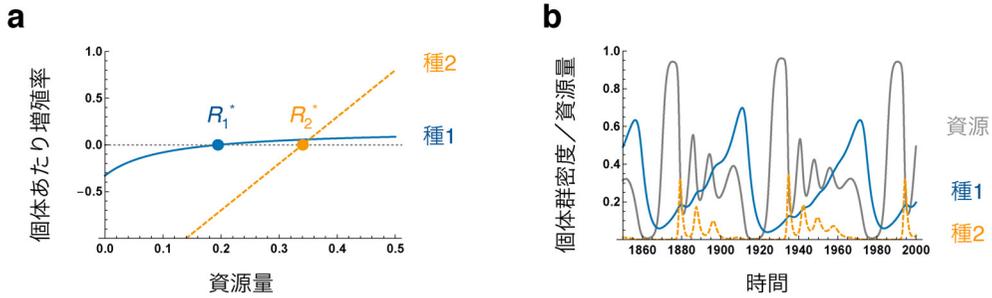


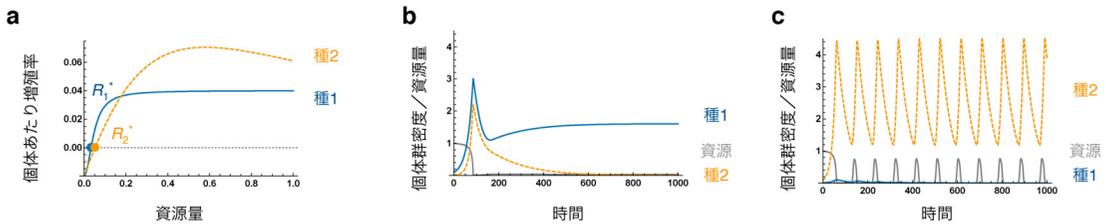
図2 相対的非線形性による振動を介した負・正の頻度依存性

振動環境で競争劣位になる (リスク回避的) にもかかわらず, 動態を不安定化する右下の種 (青丸) と, 振動環境で競争優位になる (リスク愛好的) にもかかわらず, 動態を安定化する左上の種 (橙丸) は, 負の頻度依存性 (NFD) により安定的に共存する (図 3). 振動環境で競争劣位になり, 動態を安定化する左下の種 (黒四角) と, 振動環境で競争優位になり, 動態を不安定化する右上の種 (灰色四角) は, 正の頻度依存性 (PFD) により代替安定状態と先住効果を示す (図 4).

1 のみが存在する系では, 資源量が振動し, 個体あたり増殖率が相対的に下に凸である消費者が優位になる (イェンセンの不等式). そのため, 上に凸な種 1 よりも線形な種 2 の方が競争優位となり, 侵入増殖率が正となって負の頻度依存性が働くことになる. 消費者における  $R^*$  と最大増殖率の間のトレードオフ (図 3a) は, 「落ち穂拾い」と「日和見主義者」のトレードオフ (gleaner-opportunist trade-off) とも呼ばれる [13].



**図 3** 相対的非線形性による 2 種の共存  
 (a) 資源に対する個体あたり増殖率  $dN_1/N_1 dt$  が飽和する (Holling の II 型の機能的反応) の種 1 (青実線) は  $R^*$  が小さく、個体あたり増殖率  $dN_2/N_2 dt$  が線形 (Holling の I 型の機能的反応) の種 2 (橙破線) は最大増殖率が高いという「落ち穂拾い」と「日和見主義者」のトレードオフがある。(b) 資源量 (灰色実線) の振動が大きいときには種 2 が増え、小さいときには種 1 が増えて、安定的に共存する。ここでは  $a_1 = 5, b_1 = 10, b_2 = 0$  とし、他のパラメータ値は図 1 と同じものを使った。



**図 4** 相対的非線形性による先住効果  
 (a) 資源に対する個体あたり増殖率  $dN_i/N_i dt$  がシグモイド型 (Holling の III 型の機能的反応) で、 $R^*$  が小さい種 1 (青実線) と、特殊な II 型の機能的反応の種 2 (橙破線) との間の競争。(b) 初期条件で種 1 の方が多いとき、種 2 が絶滅して種 1 が平衡値に近付いていく。(c) 初期条件で種 2 の方が多いとき、種 1 が絶滅して種 2 がリミットサイクルを示す。パラメータ値は、 $a_1 = 27, a_2 = 0.402, d_i = 0.02, b_1 = 450, b_{21} = 0.99, b_{22} = 2.97, r = K = c_i = 1$  とし、初期値は多数派の種を 0.1、少数派の種を 0.01 とした。

それでは、逆の状況、つまり安定な環境で競争優位な種 1 が系を安定化し、振動環境で優位な種 2 が不安定化するときにはどうなるだろうか (図 2 の右上と左下の種間関係)。その際には、群集レベルの正の頻度依存性 (positive frequency-dependence) による代替安定状態 (alternative stable states) が生じるため、どちらの種が先に系に侵入したかに依って群集の状態が決まるといふ、先住効果 (priority effect) が起こる [14] (図 4)。この状況は、以下の微分方程式で表現できる [14]。

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= R \left[ r \left( 1 - \frac{R}{K} \right) - \frac{a_1 R N_1}{1 + b_1 R^2} - \frac{a_2 N_2}{1 + b_{21} R + b_{22} R^2} \right], \\ \frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left( \frac{c_1 a_1 R^2}{1 + b_1 R^2} - d_1 \right), \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 \left( \frac{c_2 a_2 R}{1 + b_{21} R + b_{22} R^2} - d_2 \right). \end{aligned} \quad (3)$$

ここで、種 1 はシグモイド型 (Holling の III 型) の機能的反応を示し、種 2 は資源量が多いときに増殖率が減少するという特殊な II 型の機能的反応を示す (図 3a)。III 型の機能的反応は個体群動態を安定化する傾向があるため、消費者密度の初期値に応じて、より小さい  $R^*$  をもつ種 1 の平衡値に漸近する場合 (図 3b) と、種 2 がリミットサイクルを示す場合 (図 3c) のどちらかの動態を示すことになる。

上記のような相対的非線形性による共存が起こるパラメータ条件は限られているために、従来の群集生態学では、ストレージ効果に比べて相対的非線形性が果たす役割は限定的だと思われてきた。しかしその一方で、最近の実証研究では、相対的非線形性が他の共存メカニズムと同様に重要であることが、培養実験の酵母や草原の草本などで示されており [15–17]、その重要性が見直されている。それでは、どのようなときに相対的非線形性が重要になりうるだろうか。

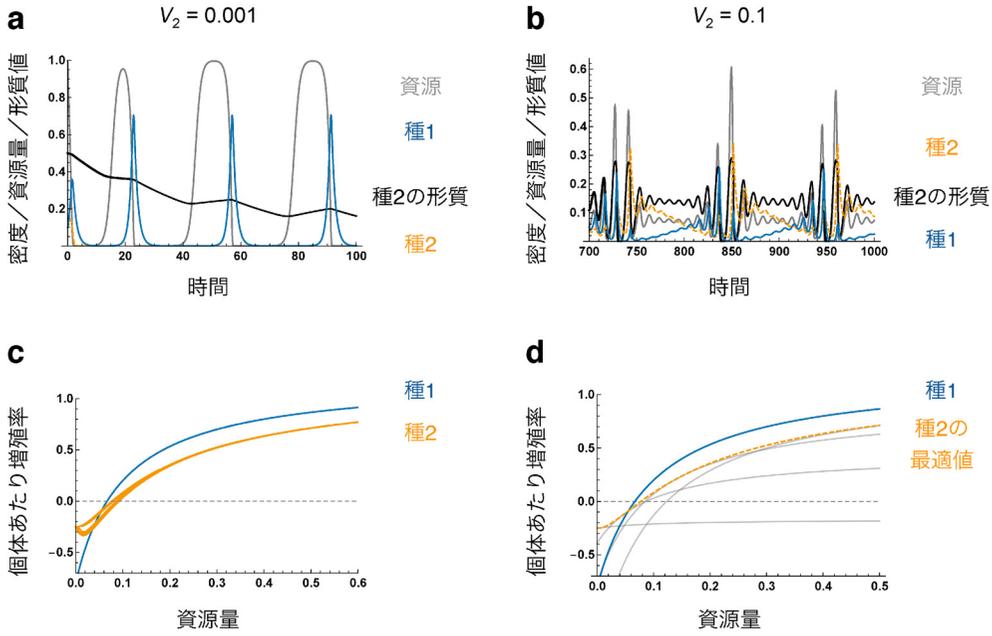


図5 迅速な進化と相対的非線形性  
 (a) 相加遺伝分散が小さく ( $V_2 = 0.001$ ), 進化が遅いときには種2 (橙破線) が絶滅し種1 (青実線) が残る. (b) 相加遺伝分散が大きく ( $V_2 = 0.1$ ), 進化が速いときには相対的非線形性によって共存する. (c) 共存するシミュレーション (b) における個体あたり増殖率. 種1の方が  $R^*$  が小さく, 最大増殖率も大きい一方, 種2の形状はシグモイド型 (III型の機能的反応) に似る. (d) 形質値がさまざまな値を取ったときの個体あたり増殖率 (灰色実線) は飽和型である一方, 資源量に対して最適な形質を取ったときの個体あたり増殖率 (橙破線) はシグモイド型に似る. パラメータ値は,  $a_1 = 20, \alpha_2 = 84, d_1 = 0.8, \delta_{02} = 0.25, \delta_{12} = 0.2, \delta_{22} = 12, b_i = 10, r = K = c_i = 1$  とした.

### 3. 進化・可塑性と相対的非線形性

われわれは, 生物の種内遺伝的多様性が振動環境に対応して迅速な進化 (rapid evolution) を起こすことで, 相対的非線形性を促進する, という可能性について数理モデルを使って調べた [18]. これは, 迅速に進化する消費者は個体群動態を安定化し, さらに進化によって変動環境に素早く対応できるため, 図2の左上の位置を占めることができるのではないかと, というアイデアである. ここでの進化とは, 環境変動に応じて集団中の遺伝的な構成が変わることによって起こる小進化 (microevolution) であることに注意されたい. 量的形質  $x$  が大きくなると, 消費率が上がる ( $a_i(x_i) = a_i x_i$ ) と同時に死亡率も増加する ( $d_i(x_i) = \delta_{0i} + \delta_{1i} x_i + \delta_{2i} x_i^2$ ) と仮定すると, 式 (2) は以下のように書ける.

$$\frac{dR}{dt} = R \left[ r \left( 1 - \frac{R}{K} \right) - \sum_{i=1}^2 \frac{a_i(x_i) N_i}{1 + b_i R} \right],$$

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left[ \frac{c_i a_i(x_i) R}{1 + b_i R} - d_i(x_i) \right], i = 1, 2,$$

$$\frac{dx_i}{dt} = V_i \frac{\partial}{\partial x_i} \left( \frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} \right), i = 1, 2.$$

ここで,  $V_i$  は相加遺伝分散である. 量的形質  $x$  は適応度勾配に従って, 個体あたり増殖率  $dN_i/N_i dt$  を増加させる方向に変化していき, 相加遺伝分散が大きいほどその変化が速くなる [19–22]. ここでは消費率と死亡率の間にトレードオフがあり, 資源量が多いときには死亡率を上げてでも消費を行い, 資源量が少ないときには消費率と死亡率を下げると, という形質の変化が適応的になる状況を仮定した. たとえばこれは, 資源量に依存して休眠を行うような状況に相当する. 今回のようなトレードオフのもとでの消費者の迅速な進化は, 系を安定化する効果がある [23]. その結果として, 種1の  $R^*$  が小さく, 種2のみが進化する ( $V_1 = 0, V_2 > 0$ ) 場合, 進化が遅い場合には共存しない系 (図5a) であっても, 進化が速い (相加遺伝分散が大きい) ときには共存が可能になることが明らかになった (図5b). これは, 種2の個体あたり増殖率がシグモイド型 (HollingのIII型機能的反

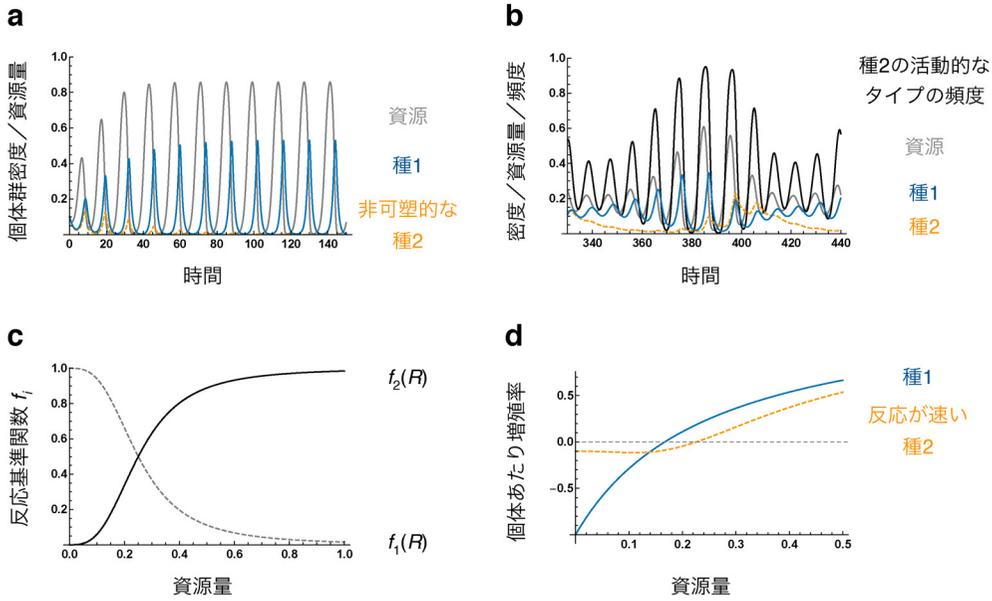


図6 資源に応じた表現型可塑性と相対的非線形性  
種2において、資源量が小さいと非活動的になり、大きくなると活動的になる反応基準(c)を仮定すると、活動的なタイプのみでは絶滅する(a)ときでも、表現型可塑性によって共存する(b)。可塑性な反応が速いときには、種2の個体あたり増殖率は資源量に対して下に凸の関数に近づく(d)。パラメータ値は、 $a_i = 10$ ,  $b_i = 4$ ,  $d_{21} = 1.05$ ,  $d_{22} = 0.1$ ,  $g = 0.25$ ,  $e = 3$ ,  $r = K = c_i = d_1 = 1$ とした。

応)に近づき(図5c, d), 下に凸の部分をもつようになるために相対的非線形性が働くためであると考えられる。

集団中に遺伝的多様性がない場合でも、生物は表現型可塑性(phenotypic plasticity)によって適応的に形質を変化させる場合がある。資源依存的な表現型可塑性としては、資源量が減るほど活動レベルを落として休眠状態になるといった状況が考えられる。これも資源量が多いときに消費率を増やし、資源量が少なくなると消費率を減らすという負のフィードバックによって個体群動態を安定化する傾向があることが知られている[24]。たとえばこれは、

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= R \left[ r \left( 1 - \frac{R}{K} \right) - \frac{a_1 N_1}{1 + b_1 R} - \frac{a_2 N_{21}}{1 + b_2 R} \right], \\ \frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left( \frac{c_1 a_1 R}{1 + b_1 R} - d_1 \right), \\ \frac{dN_{21}}{dt} &= N_{21} \left( \frac{c_2 a_2 R}{1 + b_2 R} - d_{21} \right) \\ &\quad - f_1(R) N_{21} + f_2(R) N_{22}, \\ \frac{dN_{22}}{dt} &= f_1(R) N_{21} - f_2(R) N_{22} - d_{22} N_{22}, \end{aligned} \quad (4)$$

と書ける。ここで、 $N_{21}$ は活動的に消費・繁殖を行うタイプの、 $N_{22}$ は非活動的な(休眠状態の)タイプの

個体群密度である。非活動的なタイプは増殖しない代わりに、死亡率が低く( $d_{21} > d_{22}$ ), 反応基準(reaction norm)の関数は、 $f_1(R) = 1/[1 + (R/g)^e]$ と $f_2(R) = 1 - f_1(R)$ と仮定し、資源量が多いときには活動的なタイプへ、少ないときには非活動的なタイプへ形質を変化させる状況を考えた(図6c)。活動的なタイプが種1と共存できない場合(図6a)であっても、資源の振幅が大きいときに可塑性な種2が、振幅が小さいときに種1が増えることで、表現型可塑性と振動を介した共存が可能になる(図6b)[25]。これは迅速な進化と同様に、表現型可塑性によって個体あたり増殖率が資源に対して下に凸となり、相対的非線形性が働くためであると考えられる(図6d)。

2種が資源ではなく捕食者を共有するときにも、見かけの競争(apparent competition)[26]が働くために一方が絶滅することが知られている。見かけの競争では、増殖率がゼロとなる捕食者密度 $P^*$ が大きい種が残り、他の種が絶滅することが期待される( $P^*$ ルール)が、捕食に対する表現型可塑性(誘導防御(inducible defense))も個体数振動を安定化する働きがあるために、同様に相対的非線形性を介した共存が可能になる。このモデルは、

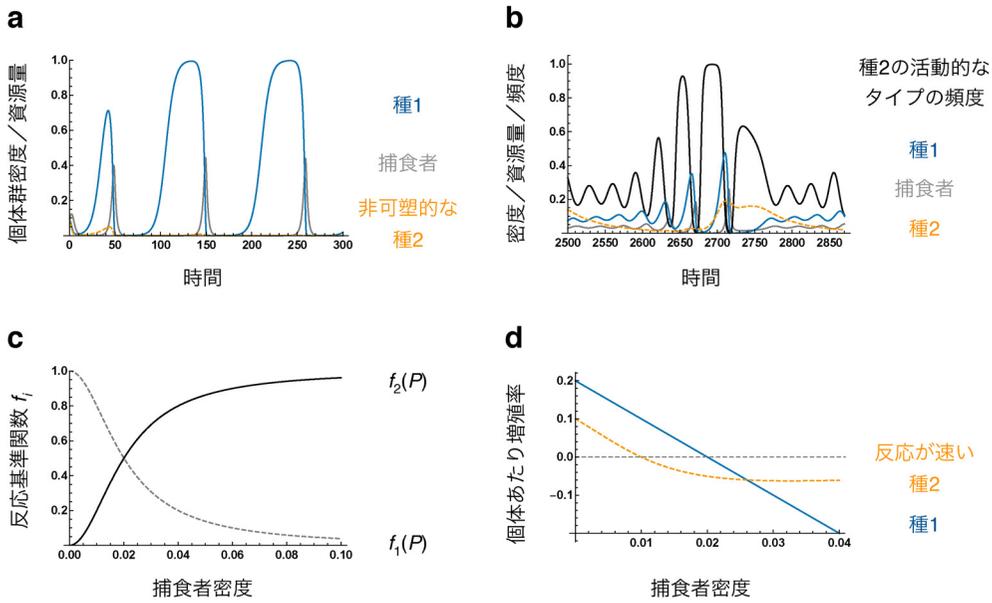


図7 捕食に応じた表現型可塑性（誘導防御）と相対的非線形性  
種2において、捕食者密度が小さいと活動的になって増殖し、大きくなると非活動的（防御的）になる反応基準(c)を仮定すると、活動的なタイプのみでは絶滅する(a)ときでも、表現型可塑性によって共存する(b)。個体数がゼロ( $N_i = 0$ )で可塑性な反応が速いときには、種2の個体あたり増殖率は捕食者密度に対して下に凸の関数に近づく(d)。パラメータ値は、 $r_1 = 0.2$ ,  $r_2 = 0.1$ ,  $a_i = 10$ ,  $b_i = 10$ ,  $d_1 = 0.5$ ,  $d_2 = 0.001$ ,  $g = 0.02$ ,  $e = 2$ ,  $K_i = c_i = 1$ とした。

$$\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= P \left[ \frac{c_1 a_1 N_1 + c_2 a_2 N_{21}}{1 + b_1 N_1 + b_2 N_{21}} - d_1 \right], \\ \frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left[ r_1 \left( 1 - \frac{N_1}{K_1} \right) - \frac{a_1 P}{1 + b_1 N_1 + b_2 N_{21}} \right], \\ \frac{dN_{21}}{dt} &= N_{21} \left[ r_2 \left( 1 - \frac{N_{21} + N_{22}}{K_2} \right) - \frac{a_2 P}{1 + b_1 N_1 + b_2 N_{21}} \right] - f_2(P) N_{21} + f_1(P) N_{22}, \\ \frac{dN_{22}}{dt} &= f_2(P) N_{21} - f_1(P) N_{22} - d_2 N_{22}, \end{aligned} \quad (5)$$

と書ける。  $P$  は捕食者密度、  $N_{21}$  は活動的な非防御型密度、  $N_{22}$  は非活動的な防御型密度を表す。  $P$  が大きいほど防御型 ( $N_{22}$ ) が増えるという反応基準 (図 7c) をもつとき、活動的なタイプが見かけの競争により種 1 と共存できない状況 (図 7a) でも、誘導防御により共存が可能になる (図 7b)。これは表現型可塑性によって個体あたり増殖率が捕食者密度に対して下に凸となり、相対的非線形性が働くためであると考えられる (図 7d)。

#### 4. おわりに

本稿ではここまで、迅速な進化や表現型可塑性といった適応的な形質の変化が、振動を介した共存メカニズムである相対的非線形性を促進する可能性を紹介してきた。古典的な個体群・群集生態学では、生物の形質の種内変異は小さく、その平均値も短期間では変化しないと仮定してきた。しかし近年になって、実際には種内変異と迅速な進化が個体群・群集動態に重要な影響を与えるという実証例が増えてきている [27–29]。個体群・群集生態学のさまざまな動態を、迅速な進化というレンズを通して見直すことで、捕食者-被食者の逆位相の個体数振動 [30] や、性的・社会的な種内相互作用を介した多種共存の可能性 [31] などをはじめとした、生物多様性の新たな展望が開きつつある。今後も数理モデルと実証研究を組み合わせることで、生態学と進化生物学の統合が進み、生物多様性の創出・維持機構の包括的な理解が進んでいくことが望まれる。

謝辞 本稿を執筆する機会をいただいた日本オペレーションズ・リサーチ学会と吉村仁先生、伊東啓先生に心より御礼申し上げます。

## 参考文献

- [1] G. Hardin, “The competitive exclusion principle,” *Science*, **131**, pp. 1292–1297, 1960.
- [2] G. E. Hutchinson, “The paradox of the plankton,” *The American Naturalist*, **95**, pp. 137–145, 1961.
- [3] P. Chesson, “Mechanisms of maintenance of species diversity,” *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, pp. 343–366, 2000.
- [4] G. Barabás, R. D’Andrea and S. M. Stump, “Chesson’s coexistence theory,” *Ecological Monographs*, **88**, pp. 277–303, 2018.
- [5] 篠原直登, 山道真人 “群集生態学における共存理論の現代的統合,” 日本生態学会誌, **71**, pp. 39–63, 2021.
- [6] C. S. Holling, “The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly,” *The Canadian Entomologist*, **91**, pp. 293–320, 1959.
- [7] D. Tilman, *Resource Competition and Community Structure*, Princeton University Press, 1982.
- [8] P. L. Chesson and R. R. Warner, “Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems,” *The American Naturalist*, **117**, pp. 923–943, 1981.
- [9] A. L. Koch, “Competitive coexistence of two predators utilizing the same prey under constant environmental conditions,” *Journal of Theoretical Biology*, **44**, pp. 387–395, 1974.
- [10] S. B. Hsu, S. P. Hubbell and P. Waltman, “A contribution to the theory of competing predators,” *Ecological Monographs*, **48**, pp. 337–349, 1978.
- [11] R. A. Armstrong and R. McGehee, “Competitive exclusion,” *The American Naturalist*, **115**, pp. 151–170, 1980.
- [12] 山道真人 “変動環境のもとで多様性を維持するストレージ効果,” 日本数理生物学会ニュースレター, **81**, pp. 18–19, 2017.
- [13] J. P. Grover, “Resource competition in a variable environment: Phytoplankton growing according to Monod’s model,” *The American Naturalist*, **136**, pp. 771–789, 1990.
- [14] P.-J. Ke and A. D. Letten, “Coexistence theory and the frequency-dependence of priority effects,” *Nature Ecology & Evolution*, **2**, pp. 1691–1695, 2018.
- [15] A. D. Letten, M. K. Dhami, P.-J. Ke and T. Fukami, “Species coexistence through simultaneous fluctuation-dependent mechanisms,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **115**, pp. 6745–6750, 2018.
- [16] L. M. Hallett, L. G. Shoemaker, C. T. White and K. N. Suding, “Rainfall variability maintains grass-forb species coexistence,” *Ecology Letters*, **22**, pp. 1658–1667, 2019.
- [17] V. Zepeda and C. Martorell, “Fluctuation-independent niche differentiation and relative non-linearity drive coexistence in a species-rich grassland,” *Ecology*, **100**, e02726, 2019.
- [18] M. Yamamichi and A. D. Letten, “Rapid evolution promotes fluctuation-dependent species coexistence,” *Ecology Letters*, **24**, pp. 812–818, 2021.
- [19] Y. Iwasa, A. Pomiankowski and S. Nee, “The evolution of costly mate preferences II. The “handicap” principle,” *Evolution*, **45**, pp. 1431–1442, 1991.
- [20] M. L. Taper and T. J. Case, “Models of character displacement and the theoretical robustness of taxon cycles,” *Evolution*, **46**, pp. 317–333, 1992.
- [21] P. A. Abrams, H. Matsuda and Y. Harada, “Evolutionarily unstable fitness maxima and stable fitness minima of continuous traits,” *Evolutionary Ecology*, **7**, pp. 465–487, 1993.
- [22] 大槻久 “Adaptive Dynamics 入門 (2) —適応度地形を登る—,” 日本数理生物学会ニュースレター, **80**, pp. 16–19, 2016.
- [23] M. H. Cortez and S. Patel, “The effects of predator evolution and genetic variation on predator-prey population-level dynamics,” *Bulletin of Mathematical Biology*, **79**, pp. 1510–1538, 2017.
- [24] T. Nakazawa, T. Ohgushi and N. Yamamura, “Resource-dependent reproductive adjustment and the stability of consumer-resource dynamics,” *Population Ecology*, **51**, pp. 105–113, 2009.
- [25] Z.-X. Tan, J. M. Koh, E. V. Koonin and K. H. Cheong, “Predator dormancy is a stable adaptive strategy due to Parrondo’s paradox,” *Advanced Science*, **7**, 1901559, 2020.
- [26] R. D. Holt, “Predation, apparent competition, and the structure of prey communities,” *Theoretical Population Biology*, **12**, pp. 197–229, 1977.
- [27] N. G. Hairston Jr., S. P. Ellner, M. A. Geber, T. Yoshida and J. A. Fox, “Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time,” *Ecology Letters*, **8**, pp. 1114–1127, 2005.
- [28] A. P. Hendry, *Eco-Evolutionary Dynamics*, Princeton University Press, 2016.
- [29] R. D. Bassar, T. Coulson, J. Travis and D. N. Reznick, “Towards a more precise – and accurate – view of eco-evolution,” *Ecology Letters*, **24**, pp. 623–625, 2021.
- [30] T. Yoshida, L. E. Jones, S. P. Ellner, G. F. Fussmann and N. G. Hairston Jr., “Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system,” *Nature*, **424**, pp. 303–306, 2003.
- [31] M. Yamamichi, D. Kyogoku, R. Iritani, K. Kobayashi, Y. Takahashi, K. Tsurui-Sato, A. Yamawo, S. Dobata, K. Tsuji and M. Kondoh, “Intraspecific adaptation load: A mechanism for species coexistence,” *Trends in Ecology & Evolution*, **35**, pp. 897–907, 2020.