

生物の繁殖をめぐる進化ゲーム

小林 和也

生物の特徴として繁殖は欠かせない。特に多くの動植物は有性生殖という繁殖様式をとるため、同じ種類の他の個体と相互作用する必要がある。この繁殖様式に起因して、生物は複雑で多様な色や形、行動を進化させており、これらは一見すると生存率や繁殖の効率、すなわち増殖率を損なっているように見える。一般に弱肉強食と呼ばれるような過酷な自然環境の中で、増殖率を落とすような性質がなぜ進化できたのだろうか。ここでは増殖率を損なう進化が生じるメカニズムを概説し、さらに多様な生物が安定して共存できるメカニズムとして機能している可能性について紹介する。

キーワード：有性生殖，ゲーム理論，性比理論，配偶時嫌がらせ，ムダの進化，生物多様性

1. 行動生態学に馴染みのない方のために

1.1 生物の繁殖

繁殖しない生物はいない。地球上に存在する多種多様な生物は、それらの生物の祖先が死ぬ前に繁殖に成功し、子孫を残し続けてきた末裔である。われわれが普段目にする多くの動植物は有性生殖と呼ばれる繁殖様式を採用しており、一部の細胞を精子や卵子といった配偶子に分化させ、二つの配偶子を接合させて次世代の新しい個体を形成する。この繁殖様式のおかげで生物は親と異なる組み合わせの遺伝子セットをもった子を残すことができる。遺伝的に異なる個体の間で、生存率や産仔数に違いがあれば、より生き残りやすく子を多く残しやすい遺伝子セットがそうでないセットよりも集団中に広がっていき、集団中の遺伝子頻度に変化する。この世代間の遺伝子頻度の変化を進化と呼ぶ。

哺乳類を始めとした脊椎動物や昆虫のような動物では、一般に個体はオスあるいはメスのいずれかで、有性生殖を行うためには異性との配偶が必要となる。オスはメスとの配偶成功率を高める機能をもったさまざまな性質を進化させており、クジャクは極端に派手な色彩の羽を使って求愛し [1]、カブトムシは他のオスを餌場から排除することで餌場を訪れるメスとの配偶成功率を高める [2]。植物では雄株と雌株がある雌雄異株の種は少数派で、多くの場合、同一個体が雄蕊と雌蕊の両方をもつ雌雄同株である [3]。雌雄同株の植物であれば、自分で作った花粉と胚珠から次世代の種子を形成することもできそうに思えるが、不思議なことに多

くの植物ではわざわざ他個体由来の配偶子を利用するためのメカニズムをもつ。たとえば、雌蕊に雄蕊から花粉が届いても同じ遺伝子をもつ同一個体由来の花粉であれば受精させなかったりする [4]。

このように有性生殖を行うには複雑なプロセスを経る必要がある。なぜそこまでして有性生殖をするのかについてはさまざまな議論があるものの、本稿ではこの議論には深入りすることなく、想定する生物はすべからず有性生殖によって繁殖するものとして話を進めたい。有性生殖を前提とすることで、必然的に繁殖のために他個体との相互作用が生じ、オスとメスの立場の違いが生じ、周辺にいる他個体の振る舞いが自分の子孫の数に大きく影響することとなる。また、ある地域に生息していて互いに交雑可能な個体の集合を同一の種として定義することができる。

1.2 生物の進化と個体の利益

進化のプロセスは大きく二つに分けられる。一つ目はよく知られている適応進化である。生物は繁殖を繰り返すことで数を増やす。数を増やす際に時おり遺伝子に突然変異が生じて新たな形質を獲得する。突然変異によって生じた形質が、その生物をとりまく環境において、個体の生存率や産仔数の向上などをもたらすならば、突然変異遺伝子は集団中で頻度を増していき、最終的には元々あった遺伝子と置き換わる。このようにして生物は新たな形質を獲得し、環境に適応していく。

もう一つは遺伝的浮動と呼ばれるプロセスで、突然変異のうち、有利な変異だけでなく生存率や産仔数を増やすことも減らすこともない進化的に中立な変異によっても生じる。生物の集団サイズが有限であることから突然変異遺伝子の頻度は確率的に変動し、集団中から偶然失われることもあれば、逆に集団中のすべての個体に広がって元々あった遺伝子と置き換わること

こばやし かずや
京都大学フィールド科学教育研究センター
〒088-2339 北海道川上郡標茶町多和 533
kobayashi.kazuya.3w@kyoto-u.ac.jp

もある。特に小さな集団で遺伝的浮動の効果が大きく、多少有害な遺伝子であっても集団に広まってしまうこともあるため、進化は必ずしも生物の何らかの機能を向上させるとは限らない。

半世紀ほど前まで、生物はそれぞれの種を維持し、繁栄させ、保存するためのさまざまな形質を進化させていると考えられていた。この認識を覆した研究が血縁選択理論 [5] と進化ゲーム理論 [6] である。血縁選択によって個体が何らかのコストを支払って、遺伝子を共有する他個体を利する利他行動の説明が可能となった [5]。進化ゲーム理論は、相互作用する他個体の形質によって個体の利得（生存率や資源獲得量、産仔数など）が決まるとき、一見集団の利益を最大化するように見える行動が、実際には個体の利益の最大化によって説明できることを示した [6]。これらの理論的枠組みが示されたことで、生物の適応進化を扱う行動生態学（進化生物学、社会生物学などと呼ばれることもある）が確立した。血縁選択理論も進化ゲーム理論も同種他個体との相互作用に関する理論であり、繁殖行動とともに行動生態学は個体間相互作用に着目した生物学分野であるともいえる。

2. 性比理論

多くの生物で生まれてくるオスとメスの数はほぼ等しい。すなわち雌雄の比（性比）はほぼ 1:1 である。この現象は種の繁栄のためとは考えにくい。多くの動物がそうであるように、オスは 1 個体で多数のメスが子を産むのに十分な量の精子を提供でき、子供の数はメスの数に依存する（オスは子育てに参加しない）場合、子孫繁栄を目指すのであればごく少数のオスと大多数のメスがいる方が良いはずだ。なぜそのようになっていないのだろうか？

ある個体が産んだ子供が成熟して繁殖しようとするとき、配偶に成功するかどうかは周囲にどのくらい異性があるかに依存する。つまり周囲の他個体がどのような性比で子供を産んでいるかによって、自分の子供が次世代（孫）を残せる確率が変化する。この状況、および派生したさまざまな状況が進化ゲーム理論に基づいて解析されており、実際のデータと理論予測が極めてよく一致したことから、性比に関する一連の研究は行動生態学の教科書では主要な章をなすことが多い。

2.1 フィッシャーの性比理論

性比がなぜ 1:1 になるのかはロナルド・フィッシャーが著書『自然選択の遺伝学的理論』[7] で解説したことから、以下の議論はしばしばフィッシャーの性比理論

と呼ばれるが、類似の議論はチャールズ・ダーウィンの『人間の由来』の初版 [8] にも登場しており、フィッシャーの著書が出版された時点で研究者の間では一般的に受け入れられていたと考えられている [9]。

議論を簡単にするため、親から見て息子と娘は、どちらも同程度に繁殖コストがかかると仮定する。つまり息子を 1 匹多く産むと娘を 1 匹減らさなければならない。集団中のメスがそれぞれ B 匹の子供をメスの割合 s で産み、突然変異によってメスの割合 s_m で産むメスが一匹だけ現れたとき、突然変異メスが残せる孫の数の期待値（繁殖成功率） W は s と s_m の関数であり、

$$W(s_m, s) = B^2 s_m + B^2 (1 - s_m) \frac{s}{1 - s} \quad (1)$$

となる。ここでは集団が十分に大きく、集団全体の性比 $s/(1-s)$ は突然変異メスの影響を受けず大多数のメスの割合 s に依存するものとしている。式 (1) の右辺第一項は娘由来の孫の数、第二項は息子由来の孫の数である。メスは生まれれば確実に孫を残してくれるが、オスは生まれたのち、集団中の他のオスとメスをめぐり競争 $s/(1-s)$ を経て配偶に成功してから孫を残すことになる。もし $W(s, s) > W(s_m, s)$ ならば、この突然変異で生じたメス割合 s_m は集団内で増えることができない。とりうるすべての s_m に対して $W(s, s) \geq W(s_m, s)$ であるとき、 s を進化的に安定な戦略と呼ぶ。 $W(s_m, s)$ を s_m の関数として最大値を求めるため、偏微分して 0 と置くと、

$$\frac{\partial W}{\partial s_m} = B^2 \frac{1 - 2s}{1 - s} = 0$$

となる（二階偏微分も必要だが省略する）。 $s = 1/2$ のとき、つまりメスをめぐりオス間競争の効果 $s/(1-s)$ が打ち消されるとき、 s_m の値によらず $W(s, s) = W(s_m, s)$ となり、メスの割合を変化させる突然変異遺伝子は他の遺伝子と繁殖成功率が等しくなる。 $s > 1/2$ のとき、 s_m の単調減少関数となるため、 s はより小さい s_m によって置き換わり、逆に $s < 1/2$ のとき、 s_m の単調増加となり、 s はより大きい s_m によって置き換わる。このようにメスを多く産んだ方が集団の増殖率は高まるが、息子由来も含めた孫の数の最大化が生じるため、性比は 1:1 に近づく。

2.2 ハミルトンの性比理論：局所配偶競争

フィッシャーの性比理論はロジックとしては機能しそうだが、多くの生物の 1:1 性比は異なるメカニズムによって生じている可能性が排除できないため、実際の生物を用いた直接的な検証が難しかった。ウィリア

ム・ドナルド・ハミルトンは、フィッシャーの性比理論を拡張し、寄生蜂などで見られる極端にメスに偏った性比から 1:1 性比まで説明できる理論を示した [10].

寄生蜂に限らずアリやハチの仲間（膜翅目）は、受精卵がメスになり、未受精卵がオスになる単数倍數性という性決定システムをもち、一般にメスが交尾で得た精子を貯精嚢に蓄え、産卵の際に受精を調整することで子供の性別を産み分けられる。このような生物であれば理論予想に対応した性比調節を行うかどうかを実験によって検証可能である。

寄生蜂の仲間には 1 個体の宿主に複数の卵を産み付ける種があり、幼虫は宿主の体を食べて成虫になり、そのまま宿主の体の近くで同じ宿主から出てきた個体同士で交尾を行う。このような状況では同じ宿主から生まれた息子の中でメスをめぐる競争（Local mate competition: 局所配偶競争）が生じる。母親からしてみれば息子同士の争いはコストでしかないため、なるべく避けるべきであろう。宿主に一匹の寄生蜂しか産卵しないのであれば、息子をすべての娘が交尾できる必要最低限の数だけ産むことで最も孫の数を増やすことができる。

1 個体の宿主に $n - 1$ 匹のメスがそれぞれ B 匹の子供をメスの割合 s で産み、1 匹の突然変異遺伝子をもったメスがメスの割合 s_m で産むとすると、突然変異メスの繁殖成功率 W は、

$$W = B^2 s_m + B^2 (1 - s_m) \frac{s_m + (n - 1)s}{1 - s_m + (n - 1)(1 - s)}$$

となる。先ほどと同様に W を s_m の関数として偏微分して最大値を求める（二階偏微分が必要だが省略する）。その際、進化的に安定な状態であれば $s_m = s$ のときに W が最大となることから、

$$\left. \frac{\partial W}{\partial s_m} \right|_{s_m=s} = \frac{2ns - n - 1}{n(s - 1)} = 0$$

となる。よって、

$$s = \frac{n + 1}{2n} \quad (2)$$

が得られる。式 (2) から n が十分に大きければ 1:1 性比が、 n が小さい場合にはメスに偏った性比が予測され、宿主に一匹の寄生蜂しか産卵しない場合 ($n = 1$) は、すべての娘が交尾できる必要最低限の数だけ息子が産まれると予測される。実際の寄生蜂の状況はもう少し複雑でさらに理論の改良が行われるものの、1 個体の宿主に 1 から 10 匹程度の寄生蜂に産卵させると、理論予測どおり、寄生蜂の個体数に応じてメスに偏

った性比から 1:1 性比に近づく方向へ変化することが確認されている [11–13].

2.3 性比理論と個体数動態

生物は、種の存続とは無関係に、それぞれの個体が自分の遺伝子をなるべく多く将来世代に伝えようと振る舞う。性比の場合はメスをめぐるオス間の配偶競争の強度に応じて進化的に安定な性比が決まる。宿主に一匹の寄生蜂しか産卵しない場合は、個体の利得（繁殖成功率）を最大化させる性比が集団の増殖率を最大化させる性比と一致するが、一般的には相互作用する各個体が自らの利得を最大化しようとする状況では、集団の増殖率のような利得の総和は最大化されない [14].

配偶競争によって生じる性比の進化は増殖率、個体数の動態に大きな影響を与える [15, 16]. 仮に宿主が常に一定数供給されるとすると、寄生蜂の個体数が増えれば、宿主あたりの寄生蜂が増え、性比が 1:1 に近づき、個体数が増えにくくなるだろう。逆に寄生蜂の個体数が減れば、宿主あたりの寄生蜂が減り、性比がメスに偏ることで個体数が増えやすくなるだろう。すなわち個体数の変化が配偶競争の強度を変化させ、性比が進化する方向を切り替えることで負のフィードバックをもたらす。このような進化プロセスと個体数動態の相互作用は近年、生態学の重要なトピックとなっている [17, 18].

ここで性比の進化と個体数動態の関係について具体的に調べるために、式 (2) の宿主あたり個体数を、ある範囲に生息する寄生蜂の宿主に対する生息密度で置き換える。寄生が生じなかった宿主では産卵が生じないため、宿主あたり寄生蜂の数はゼロのないポアソン分布 (Zero-truncated Poisson distribution) で表され、

$$n = \frac{\lambda}{1 - e^{-\lambda}}$$

となり、 λ は宿主あたり寄生蜂の期待値（生息密度）である。これを式 (2) に代入し、

$$s = \frac{\lambda + 1 - e^{-\lambda}}{2\lambda} \quad (3)$$

が得られる [19]. 生息密度の関数として進化的に安定な性比を表現できたことで、ある地域に生息する野生の動植物の個体数分布との比較が可能になる。

生態学の中でも、ある地域に生息する生物種群が示す種数や種間関係の規則性に着目する群集生態学では、さまざまな生態系における特定の分類群に含まれる生物種の個体数の分布 (Species abundance distribution: SAD) が特徴的なパターンを示すことが知られていた [20, 21]. SAD の描画手法の一つ、Rank-

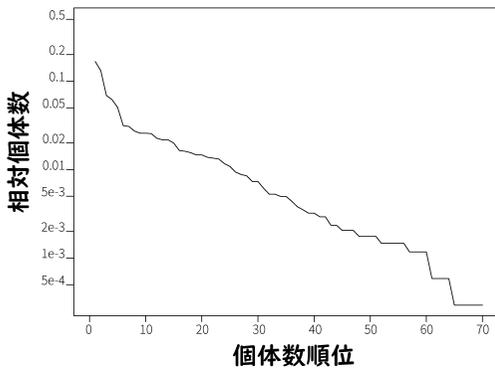


図1 琉球大学与那演習林の樹木個体数分布の例
データは環境省・モニタリングサイト1000プロジェクトの“YN-EB1” (SIN01.zip, <http://www.biodic.go.jp/moni1000/findings/data/index.html>) より作成

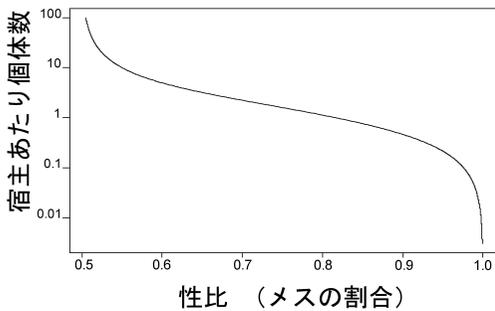


図2 宿主あたり個体数に対する性比理論の予測

abundance diagram は縦軸に相対個体数を対数でとり、横軸に各種の個体数の多さで順位付けした値をとるものであり、さまざまな群集でS字のカーブを示すことが知られる (図1) [22].

SADと同様に縦軸に宿主あたり個体数を対数軸でとり、横軸には性比 (メスの割合) をとって、式(3)を描画すると図2のようになる。式(3)より上側の領域では性比はより1:1に近づく方向に、下側の領域ではよりメスを増やす方向に進化が生じる。集団の増殖率はメスの割合に依存するため、メスが増えれば個体数が増え、メスが減れば個体数が減るだろう。個体数が増減した結果、式(3)の線をまたぐと、性比の進化の方向が逆転する。このようにして個体数と性比は常に式(3)周辺の値をとる。ある地域に生息する生物種群がすべて有性生殖を行っており、局所配偶競争が生じているとすれば、性比の進化による個体数安定化の効果を受けるため、それらの個体数分布はS字のカーブを示すだろう。

生息密度に応じた性比の進化による個体数の安定化

が機能するには、十分な個体数によって集団中にさまざまな性比で子供を産む個体が維持されているか、十分な速度で突然変異が発生して常に異なる性比で子供を産む個体が供給されなければならない [19]. 実際にシミュレーションを行うと、個体数が少ない場合には確率的に絶滅してしまう。これは個体数が減ったときにはより有利なメスに偏った性比で産む個体がたまたまいないという状況が起こりうること、繁殖という突然変異を起こす試行回数が減ってしまうため、新たな突然変異が生じる確率が減ってしまうことに起因する。確率的な絶滅を避けるには一定程度の個体数を維持する必要がある。

現実には1個体の宿主が100匹のハチに寄生されるほどの高密度になることは起こりにくく、また、多くの動物の性比が1:1であることを考えれば、式(3)だけで多くの生物群集で観察されるSADを説明できるとは思えない。ただし、種内の個体間相互作用の結果、個体数増加率に負の効果をもたらされるのであれば、個体数増加は相互作用頻度の増加につながり、増殖率が下がって個体数の増えすぎを抑え、逆に個体数減少は相互作用頻度の減少につながり、増殖率が上がって個体数の減りすぎを抑えるため、個体数の安定化をもたらす。多様な種の共存に貢献するだろう。種内の個体間相互作用があり、進化ゲーム理論が機能する状況さえあれば個体数が安定するため、同様のメカニズムはほかにも存在することが期待される。

3. 配偶時の嫌がらせ

動物ではオスがメスに対して執拗に求愛したり、配偶時にメスを傷つけたりする嫌がらせのような行動 (Sexual harassment) が知られている [23]. これらの行動は生まれてくる子供の数が減ってしまったとしても、競争相手となる他のオスよりも配偶機会を高め、そのメスが産んでくれる自分の子供の割合を高める機能をもつと考えられる。植物でも類似の現象が予想されており、花の柱頭で花粉が他の花粉によって受精される可能性を抑制している可能性がある [24, 25].

ここでは雄蕊と雌蕊の両方をもつ両性花の植物集団で、進化的に安定な嫌がらせの強さ x を導出する。植物の集団はいくつかのパッチ状に分布し、それぞれのパッチの中で花粉はすべての個体からすべての個体へ等しく分配されると仮定する。各パッチにいる $n-1$ 株がそれぞれ嫌がらせの強さ x の花粉を生産し、突然変異株が嫌がらせの強さ x_m の花粉を生産するとき、突然変異株の残せる種子数の期待値 (繁殖成功率) W は

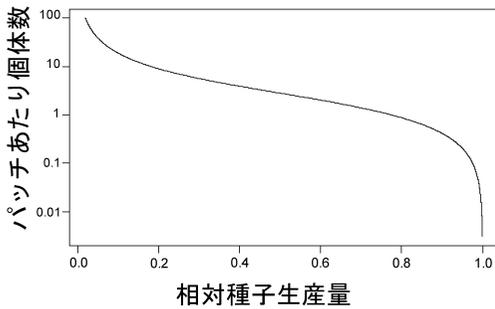


図3 パッチあたり個体数に対する相対種子生産量

$$W = F \left[1 - \frac{x_m + (n-1)x}{n} \right] + nF \left[1 - \frac{x_m + (n-1)x}{n} \right] \frac{x_m}{x_m + (n-1)x}$$

となる。 F は株あたり種子数、右辺第一項は雌蕊由来の種子数、第二項は花粉由来の種子数である。性比理論のときと同様に W を x_m の関数として偏微分し、 $x_m = x$ とおいて、

$$\left. \frac{\partial W}{\partial x_m} \right|_{x_m=x} = \frac{n-1-(n+1)x}{nx} = 0$$

となる。よって、

$$x = \frac{n-1}{n+1}$$

が得られる [26–28]。この進化的に安定な嫌がらせが実現したとき、個体あたりの種子生産数は $2F/(n+1)$ となり、個体数 n の単調減少関数となる。嫌がらせがないときの個体あたり種子生産量に対する実現種子生産量の相対値 R をパッチあたり個体数（生息密度） λ の関数としてあらわすと

$$R = \frac{2(1-e^{-\lambda})}{\lambda+1-e^{-\lambda}}$$

となる。これを性比理論と同様に図示すると、やはり個体数分布は S 字のカーブを示すことが予測される (図 3)。

性比の進化による個体数の安定化効果と比べ、嫌がらせによる個体数の安定化効果はより強力で、性比ではどんなに高密度になっても理論上、増殖率は最大値の $1/2$ にしかならなかったが、嫌がらせは高密度になると増殖率が 0 に漸近する。実際には配偶相手が繁殖できないほどの嫌がらせ行動が普遍的にみられるわけではないため、今回のモデルには非現実的な仮定が含まれていると考えられる。今回のモデルは現実の植物

の状況を極めて単純化したものであり、実際の植物での検証にはさらなる改良が必要である [27–29]。

4. ムダの進化と生物多様性

自然界で多様な動植物が共存できるメカニズムは生態学の重要な未解決問題である。群集生態学の古典的な理論であるガウゼの競争排除則は、同じ資源を利用する多数の種が共存することは難しく、資源を最も効率よく使える一種のみが生き残り、他の種は絶滅することを予測する [30]。しかし、現実の生態系では、限られた範囲の生息地に非常に数多くの種が安定して共存している。

本稿で紹介してきたように、生物は有性生殖を行うためにさまざまな駆け引きを行っている。これらの性質は同種他個体との配偶をめぐる競争に起因し、その進化的な帰結として集団の増殖率を損なうものであった。ある地域に生息している多くの種が、このような性質を進化させているとすれば、多くの種の個体数が資源の量だけでなく種内の配偶競争によって制限されている可能性がある。もし種内の配偶競争が十分に強く、個体数が制限され、資源が余るような状況が維持されているのであれば、資源をめぐる競争に起因する競争排除が生じることなく、多様な種が共存できるであろう。

配偶競争に起因した増殖率に直接貢献しない“ムダ”な形質の進化による生物多様性の維持というコンセプトは、京大大学生態学研究センターの公募研究集会「進化と生態の階層間相互作用ダイナミクス：生態学のリストラ」(企画：大串隆之・辻和希)において近藤倫生・山道真人両氏の発表「生物進化が多種共存に及ぼす影響：理論的枠組みの提案」で示されており、生態学における新たな概念として「種内適応荷重 (Intraspecific Adaptation Load)」と名付けられた [31]。これにより、これまで見過ごされてきた進化ゲーム理論と生物多様性の関係をより詳細に検討していく研究の増加が期待される。

5. おわりに

生態学者の間で生物が進化することは受け入れられていても、進化の結果、増殖率が損なわれる可能性があること、それが生物多様性といった生態系全体に時々刻々と影響を及ぼす可能性があることはごく最近まであまり認識されてこなかった。本稿で紹介したメカニズムも個体間相互作用を扱う行動生態学分野ではよく知られた現象であったが、群集生態学分野では見過ご

されてきた。実際の野外の生物集団で見られる個体間相互作用はさらに複雑で、今後もさまざまな発見が期待される。特に今回紹介できなかった個体間の協力行動を説明できる血縁選択の影響は現実の生物を研究するうえで無視できない要因となるだろう。近隣の研究分野であっても思わぬところに情報流通の隔りがあり、それを乗り越えることができれば、生態系という巨大で複雑なシステムの理解をさらに進められるだろう。

謝辞 本稿の執筆機会を与えていただいたオーガナイザーの吉村仁先生と伊東啓先生、編集を担当していただいた東京理科大学の朝日弓未先生と発表の場を与えていただいた日本オペレーションズ・リサーチ学会に感謝いたします。

参考文献

- [1] 長谷川真理子, 『クジャクの雄はなぜ美しい?』, 紀伊国屋書店, 2005.
- [2] M. T. Siva-Jothy, “Mate securing tactics and the cost of fighting in the Japanese horned beetle, *Allomyrina dichotoma* L. (Scarabaeidae),” *Journal of Ethology*, **5**, pp. 165–172, 1987.
- [3] 牧雅之, 矢原徹一, “植物の非対称な性表現の進化,” *化学と生物*, **31**, pp. 242–245, 1993.
- [4] 土松隆志, 『植物はなぜ自家受精をするのか』, 慶應義塾大学出版会, 2017.
- [5] W. D. Hamilton, “The genetical evolution of social behaviour. I,” *Journal of Theoretical Biology*, **7**, pp. 1–16, 1964.
- [6] J. Maynard Smith and G. R. Price, “The Logic of Animal Conflict,” *Nature*, **246**, pp. 15–18, 1973.
- [7] R. A. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, Clarendon Press, 1930.
- [8] C. Darwin, *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, Vol. 1, John Murray, 1871.
- [9] A. W. F. Edwards, “Natural selection and the sex ratio: Fisher’s sources,” *The American Naturalist*, **151**, pp. 564–569, 1998.
- [10] W. D. Hamilton, “Extraordinary sex ratios,” *Science*, **156**, pp. 477–488, 1967.
- [11] J. H. Werren, “Sex ratio evolution under local mate competition in a parasitic wasp,” *Evolution*, **37**, p. 116, 1983.
- [12] E. A. Herre, “Sex ratio adjustment in fig wasps,” *Science*, **228**, pp. 896–898, 1985.
- [13] S. West, “Interactions between relatives II: Local mate competition,” *Sex Allocation*, Princeton University Press, pp. 73–108, 2009.
- [14] 岡田章, 『ゲーム理論』, 有斐閣, 2011.
- [15] M. P. Hassell, J. K. Waage and R. M. May, “Variable parasitoid sex ratios and their effect on host-parasitoid dynamics,” *Journal of Animal Ecology*, **52**, p. 889, 1983.
- [16] D.-Y. Zhang and X.-H. Jiang, “Local mate competition promotes coexistence of similar competitors,” *Journal of Theoretical Biology*, **177**, pp. 167–170, 1995.
- [17] F. Pelletier, D. Garant and A. P. Hendry, “Eco-evolutionary dynamics,” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **364**, pp. 1483–1489, 2009.
- [18] E. I. Svensson, “Eco-evolutionary dynamics of sexual selection and sexual conflict,” *Functional Ecology*, **33**, pp. 60–72, 2019.
- [19] K. Kobayashi, “Sex allocation promotes the stable co-occurrence of competitive species,” *Scientific Reports*, **7**, 43966, 2017.
- [20] R. H. Whittaker, “Dominance and diversity in land plant communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution,” *Science*, **147**, pp. 250–260, 1965.
- [21] R. M. May, “Patterns of species abundance and diversity,” *Ecology and Evolution Communities*, M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.), Harvard University Press, pp. 81–120, 1975.
- [22] S. P. Hubbell, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press, 2001.
- [23] 粕谷英一, 工藤慎一, 『交尾行動の新しい理解—理論と実証—』, 海游舎, 2016.
- [24] Y. Brandvain and D. Haig, “Divergent mating systems and parental conflict as a barrier to hybridization in flowering plants,” *The American Naturalist*, **166**, pp. 330–338, 2005.
- [25] Å. Lankinen and K. Karlsson, “Using theories of sexual selection and sexual conflict to improve our understanding of plant ecology and evolution,” *AoB PLANTS*, **7**, plv008, 2015.
- [26] K. Kobayashi, “Sexual selection sustains biodiversity via producing negative density-dependent population growth,” *Journal of Ecology*, **107**, pp. 1433–1438, 2019.
- [27] R. Iritani, “Gametophytic competition games among relatives: When does spatial structure select for facilitativeness or competitiveness in pollination?” *Journal of Ecology*, **108**, pp. 1–13, 2020.
- [28] K. Kobayashi, “Conditions for kin selection to bring cooperation and improve population growth: A response to Iritani,” *Journal of Ecology*, **108**, pp. 14–16, 2020.
- [29] K. Kobayashi, “Sexual reproduction and diversity: Connection between sexual selection and biological communities via population dynamics,” *Population Ecology*, **61**, pp. 135–140, 2019.
- [30] G. F. Gauze, *The Struggle for Existence*, The Williams & Wilkins Company, 1934.
- [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.