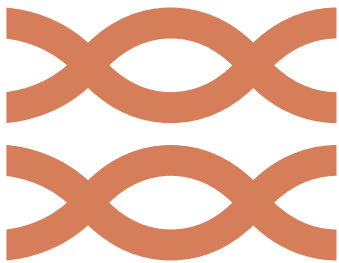


TDK DOLGOZAT

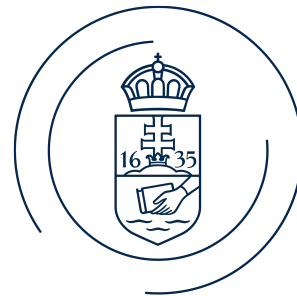
Hozzájárulhatnak-e szexuális kölcsönhatások versengő populációk együttélésének dinamikus stabilitásához?

Fébert Fanni Adina
fizika MSc, I. évfolyam

Témavezető:
Dr. Mészéna Géza
Egyetemi tanár, ELTE, Fizika Intézet, Biológiai Fizika Tanszék



**EVOLÚCIÓ-
TUDOMÁNYI
INTÉZET**



ELTE
EÖTVÖS LORÁND
UNIVERSITY

Kivonat

A klasszikus kép szerint a fajok együtt-létezése ökológiai niche-eik (például: táplálékforrásaik) elkülönülésén múlik. Egy ilyen differenciálódás esetén ugyanis egy megnövekedett létszámú faj hátrányba kerül a többiekhez képest, s így létrejön egy, az együttélést stabilizáló negatív visszacsatolás.

A közelmúltban végzett empirikus vizsgálatok azonban olyan - ún. kriptikus - fajok együttélését tárták fel, melyek morfológiailag megkülönböztethetetlenek, genetikailag azonban mégis eltérnek egymástól. Mivel nincs közöttük ismert ökológiai különbség, felmerült, hogy együttélésüket szexuális kölcsönhatások stabilizálhatják.

Munkánk során két ilyen lehetséges kölcsönhatást vizsgáltunk meg: a hím kompetíciót, valamint a hím-nőstény szexuális konfliktus egy olyan válfaját, melynél a túl sok hím párzási próbálkozása már a nőstények termékenységeinek és élettartamának csökkenéséhez vezet.

A kölcsönható populációk viselkedését csatolt differenciál-egyenletekkel modelleztük, és vizsgáltuk az együttélési fixpontok strukturális és dinamikai stabilitását. Eredményeink azt igazolják, hogy a kétféle szexuális kölcsönhatás következményei jelentősen eltérnek egymástól.

Míg a nőstények hímek általi bántalmazása önmagában képes szabályozni egy populáció növekedését, és képes az ökológiailag egyenértékű populációk együttélésének stabilizálására, addig a hím kompetíció nem, hogy nem tudja fenntartani az együttélést, hanem destabilizálja azt. Ha azonban a két kölcsönhatás együttesen van jelen a populációban, akkor a nőstények fizikai ártalmának hatása elég robusztus ahhoz, hogy a hím kompetíció okozta instabilitást kompenzálja.

Eredményeink segítségével lehetőség nyílik a kriptikus fajok együttélésének mélyebb megértésére: a szexuális konfliktus célzott empirikus vizsgálatával eldönthető lenne, hogy ez a hatás valóban jelentős szerepet játszik-e a kriptikus fajok együttélésében.

Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani elsősorban témavezetőmnek, Meszéna Gézának a rengeteg szakmai segítségért és támogatásért. Nélküle ez a dolgozat nem jöhetett volna létre.

Köszönöm az Evolúciótudományi Intézet kutatóinak az inspirációt, a támogatást, és hogy a velük való munka során betekintést nyerhetek a kutatói lét rejtelseibe.

Végül, de nem utolsó sorban pedig köszönöm Székely Tamásnak a szakmai tanácsokat, melyekkel segített elmélyíteni a munkához szükséges biológiai ismereteimet.

Budapest, 2025. január 6.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	4
1.1. Elméleti háttér: fajok együttélése	4
1.2. Kriptikus fajok	4
1.3. A vizsgált kölcsönhatások	5
1.3.1. Szexuális konfliktus	6
1.3.2. Hím kompetíció	6
1.4. A dolgozat célkitűzése	6
2. Modellek	8
2.1. Egy fajra	8
2.2. Két fajra	8
3. Eredmények	9
3.1. A regulálóképesség vizsgálata	9
3.2. Az együttélés fenntartása	12
4. Diskusszió	17
A. Függelék: Saját eredmények	21
B. Függelék: Az ökológiailag szabályozott populáció dinamikájának egyensúlyi pontjai	22
C. Függelék: A modellek numerikus vizsgálatához használt Pythonkód	24

1. Bevezetés

1.1. Elméleti háttér: fajok együttélése

A rengeteg faj léte a biológia egyik alapélménye, egyik legfontosabb megmagyarázni való ténye. A leginkább bevett – de azért korántsem konszenzusos – kép szerint a fajok együttélésének lényege az, hogy mindegyikük más szerepet tölt be az adott társulásban. Ennek képszerű kifejezése az a gondolat, hogy minden fajnak van egy elkülönülő ökológiai niche-e, azaz felosztanak maguk között egy „niche-teret”.

A kompetitív kizárás elve, vagy Gause-elv kimondja, hogy „complete competitors cannot coexist” (Hardin 1960), azaz „komplett kompetítorok nem élhetnek együtt”. Az elv mögött a létért való küzdelem darwini gondolata áll: ha két faj pontosan ugyanazt a szerepet próbálná betölteni, akkor egymással versenyben lennének, és valamelyikük megnyerné ezt a versenyt. Kicsi ugyanis annak az esélye, hogy két különböző faj pontosan ugyanarra legyen sikeres, pontosan ugyanakkora legyen a fitneszük. Másképp megfogalmazva, a fajok akkor kerülhetik el a kompetitív kizárást, ha a niche-eik elkülönülnek a niche-térben.

Az elv részletesebb, és leggyakrabban idézett megfogalmazása azt állítja, hogy táplálékért versengő fajokból legfeljebb annyi élhet együtt, ahányféle tápanyagforrás van (MacArthur et al. 1964). A gondolat indoklása a termodinamika fázisegyensúlyi szabályára hajaz. A fajok növekedési rátája a tápanyagkoncentrációktól függ. Egyensúlyban minden fajra vonatkozik egy-egy egyensúlyi egyenlet, a változók pedig a tápanyagkoncentrációk. Az egyenletrendszernek generikusan – azaz a paramétereknek nem nullmértékű halmazán – csak akkor lesz megoldása, ha van annyi változó, ahány egyenlet. Amennyiben ez nem így van, akkor, ha létezik is egy olyan fixpontja a dinamikának, melyben az összes faj pozitív létszámmal van jelen, az strukturálisan instabil: a paraméterek tetszőlegesen kis megváltozásával eltűnik. Ilyen együttélésre a valóságban – általában – nem számítunk.

A táplálékforrások leszámolásán alapuló kompetitív kizárási elv csak akkor érvényes, ha a populációk egy stabil fixpontban élnek együtt, és közöttük semmilyen más kölcsönhatás nincs, mint a tápanyagokért folyó versengés. Matematikailag teljesen általánosan csak az mondható el, hogy a fajok száma nem lehet nagyobb, mint a fajok egyensúlyi egyenleteiben lévő változók száma (Levin 1970). Az ilyen környezeti változókat reguláló változóknak nevezzük (Krebs 2001). A legegyszerűbb példa a tápanyagkoncentrációk, de reguláló változó lehet bármi, ami kölcsönhatásokat közvetít a versengő egyedek, populációk között.

Témavezetőm eredménye (Mészéna et al. 2006), hogy a robusztus együttéléshez a fajoknak mind a reguláló változókra való hatásukban, mind pedig a tőlük való függésükben elegendően különbözniük kell – s ez a niche-szegregáció matematikailag pontos megfogalmazása. Minél kisebb ez az elkülönülés, annál szűkebb lesz az együttélést lehetővé tevő paraméter-tartomány. Ha az elkülönülés megszűnik, az együttélés lehetősége beszűkül a nullmértékű paramétertartományra, vagyis arra az esetre, amikor a fitneszek *pontosan* megegyeznek.

Az együttélési fixponttól nem csak strukturális, hanem dinamikai stabilitást is elvárunk. Két faj esetén ha az egyik gyakorisága egy kis perturbáció hatására csökken vagy növekszik, akkor az ő növekedési rátája úgy nő vagy csökken, hogy a perturbációt kompenzálja. Ezt nevezzük negatív gyakoriságfüggésnek. Szokásos megfogalmazása az, hogy a versengésnek erősebbnek kell lennie a fajokon belül, mint azok között. Az alappélda: két táplálékért versengő faj, részlegesen elkülönülő táplálékpreferenciával. Az egyedek elsősorban a fajtársak, és csak másodsorban a másik faj egyedei elől eszik el az elfogyasztott táplálékot. (Megjegyzendő, hogy a dinamikus stabilitás erősebb fogalom a strukturálisnál.)

A populációk dinamikájában egyébként pozitív gyakoriságfüggés, és ebből eredően instabil fixpontok is előfordulhatnak. Elképzelhető például, hogy egy igen kis létszámú, ritkán élő populációban nehéz párt találni, s ez lecsökkenti a termékenységet. Ezt a jelenséget Allee-effektusnak hívják, és később fontos szerepe lesz a dolgozatban.

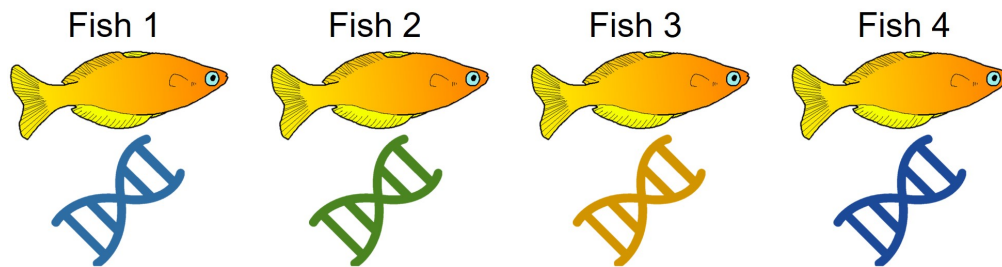
A kompetitív kizárás vs. együttélés kérdéseiről szóló viták végigkísérik az ökológia történetét, a kezdetektől napjainkig. A közelmúltban került az érdeklődés középpontjába a „kriptikus”, vagyis a ránézésre megkülönböztethetetlen fajok együttélése, mely kérdés e dolgozat központi témája.

1.2. Kriptikus fajok

Bár az eddig kifejtettek alapján két faj nem foglalhatja el ugyanazt a niche-t, az utóbbi időben megszorodtak az olyan empirikus eredmények, melyek azt mutatják, hogy morfológiailag lényegében megkülönböztethetetlen, genetikailag mégis különböző fajok képesek a stabil együttélésre (Montero-Pau et al. 2011).

Az ilyen ún. kriptikus fajok az élővilág széles körében elterjedtek. Képviselőik megtalálhatók a gombáktól az édesvízi halakig, az ízeltlábúaktól a sarkvidéki növényekig. Létezésük már körülbelül 300 éve ismert a biológusok számára, ám csak a gyorsan fejlődő és egyre olcsóbban elérhető DNS-szekvenálás tudta megoldani a taxonómiai besorolásuk jelentette problémát (Bickford et al. 2007).

Mivel nincs ismert ökológiai különbség közöttük, a kriptikus fajok együttélése egyéb magyarázatot kíván. Felmerült többek között, hogy talán ezeknek a fajoknak a niche-beli elkülönülése még feltárára vár, és nem tükröződik a morfológiájukban (lásd: kriptikus niche-szegregáció), vagy neutrálisan élnek együtt (Hubbel 2001). Ez utóbbi gondolat a 2000-es évek végén született a populációgenetikában értelmezett neutralitás-fogalmat alapul véve, mely az olyan genetikai mutációkat jelenti, melyek nem vonnak maguk után fenotípusos változást. Ha feltesszük, hogy két faj *teljesen* egyforma, azaz semmiféle számottevő különbség nincs közöttük – csak azért tekintjük őket külön fajnak, mert nem párosodnak egymással –, akkor e két faj között fitness-különbség sem lesz, nem fogja az egyik a másikat kiszorítani. Ezt az esetet mégsem mondhatjuk strukturálisan instablnak, hiszen nincs olyan paraméterünk, melynek a megváltozása ezt az egyenlőséget megszüntetné. Egy ilyen neutrálisnak mondott együttélés esetén természetesen nincs stabilizáló visszacsatolás a két faj létszámának arányára, így az tetszőlegesen fluktuálhat. Mégis, az együttélés elég hoszan fennmaradhat, ha a populációk kellően nagy létszámúak. Izgalmas kérdés, hogy ez a matematikai lehetőség megvalósul-e a természetben, bár kevésbé valószínű, hiszen a paraméterek olyan mértékű finomhangolását jelentené, mely a természetben jellemzően nem fordul elő (Purves et al. 2010).



1. ábra. **A kriptikusság fogalmának szemléltetése.** A példában szereplő halfajok, bár genetikailag eltérnek egymástól, morfológiailag megkülönböztethetetlenek. (A kép forrása: <https://theg-cat.com/tag/cryptic-species/>)

Gómez-Llano és társai álltak elő azzal az ötlettel a „When Ecology Fails: How Reproductive Interactions Promote Species Coexistence”, vagyis az „Amikor az ökológia csődöt mond: Hogyan segítik elő a fajok együttélését a szaporodási kölcsönhatások?” című munkájukban, hogy a kriptikus fajok együttélését szexuális visszacsatolások stabilizálhatják (Gómez-Llano et al. 2021). Ennek a gondolatnak az alapja összhangban van a fent tárgyalt ökológiai képpel, mindössze azzal a különbséggel, hogy itt nem csupán ökológiai, hanem szexuális visszacsatolások is betölthetik a reguláló változók szerepét.

Bár elméleti vizsgálatok kimutatták, hogy szexuális kölcsönhatások vezethetnek – akár pozitív, akár negatív – gyakoriságfüggéshez (M’Gonigle et al. 2012), (Yamamichi et al. 2023), és így lehetnek a populációdinamika hajtóerői, konkrét kölcsönhatások mechanisztikus vizsgálatára még nem került sor.

Jelen munkában az volt a célom, hogy konkrét szexuális kölcsönhatásokat modellezve kiderítsem, azok játszhatnak-e szabályozó szerepet a kriptikus fajok együttélésében.

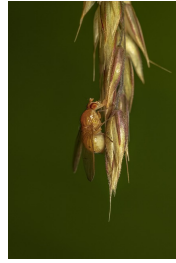
1.3. A vizsgált kölcsönhatások

Gómez-Llano és társai munkájukban (Gómez-Llano et al. 2021) számos szexuális kölcsönhatást összegyűjtöttek, mint lehetséges jelölteket. Ezek közül került kiválasztásra témavezetőm által és általam a számunkra két legérdekesebb.

Választásunk a hím kompetícióra, valamint a hím-nőstény szexuális konfliktus egy bizonyos válfajára esett, melynél a túl sok hím párzási próbálkozása már a nőstények termékenysége és élettartamának csökkenéséhez vezet.



(a)



(b)



(c)

2. ábra. Példák fajokra, melyeknél a vizsgált szexuális kölcsönhatások megfigyelhetők. (A képek forrása: <https://pixabay.com>) (a) Ágyi poloska (*CIMEX LECTULARIUS*). (b) Ecetmuslinca (*DROSOPHILA MELANOGASTER*). (c) Egy, a Tanganyika-tóban élő ciklidafaj (*PETROCHROMIS SP. MOSHI*).

1.3.1. Szexuális konfliktus

A szexuális konfliktus általánosságban egy, a nemek közötti érdekkülönbséget jelent. Ennek egyik megnyilvánulása az, hogy a hímek hajlamosak a nőstényekkel erőszakosan párizni annak érdekében, hogy minél több utódjuk szülessen, valamint gyakran a szaporítószerveik összeférhetlensége miatt párizás közben sérüléseket okoznak a nőstényeknek. Ez egyrészt csökkenti a nőstények termékenységét, másrészt azok élettartamát (Zhang et al. 1998), (Reinhardt et al. 2015, (Gómez-Llano et al. 2018), (Kobayashi 2019).

A szexuális konfliktus ezen formája megfigyelhető például az esetmuslincáknál és az ágyi poloskáknál (lásd (2b) és (2a) ábra). Előbbiek hímjei párizáskor enyhe mérget jutatnak a nőstények testébe, hogy megakadályozzák azokat a más hímekkel való párizásban (Rice et al. 2006), (Kamimura 2012). Az ágyi poloskák hímjei pedig a minél gyorsabb – és így számban minél több – párizás érdekében szaporítószervüket gyakran a nőstények testébe hasítják, ezzel komoly sérülést okozva az adott nősténynek (Reinhardt et al. 2003). Ezt a jelenséget traumatikus inszeminációnak nevezzük, és az ágyi poloskákon kívül például bizonyos pókfajoknál is megfigyelhető (Rezác (2009)).

A mechanizmust a kriptikus fajok együttélésének vizsgálatával kapcsolatban ígéretessé teszi, hogy azon fajok között, melyekre jellemző a fent említett szexuális konfliktus, nagy számban találhatók kriptikus fajok.

1.3.2. Hím kompetíció

Hím kompetíció alatt a hímek más hímekkel szemben mutatott agresszív, territoriális viselkedését értjük. A feltételezés az, hogy a territoriális harcok során a hímek nagyobb agresszivitást mutatnak a saját fajtársaikkal szemben, mint a más fajú hímek esetében (Kohda 1995), (Kohda 1998), (Mikami et al. 2004). Ennek hatása a hímek élettartamának csökkenésében mutatkozik meg, illetve akár térbeli szeparáció is kialakulhat általa. Hiszen, ha a hímek a saját fajtársaikat messzire üldözik a territóriumuk határától, akkor a két azonos fajú hímhez tartozó terület közé könnyedén beékelődhet egy más fajú hím territórium.

A fajon belüli hím kompetíció negatív gyakoriságfüggést okozhat, és így elősegítheti a fajok együttélését. A fajok közötti hím kompetícióról ellentétben azt feltételezhetjük, hogy hatása közvetett módon csökkenti az együttélés esélyét azáltal, hogy a rendelkezésre álló hímek számának csökkentésével a nőstények hímektől elszennvedett bántalmazásának költségeit is csökkenti.

Erre a mechanizmusra találhatunk empirikus példákat több kriptikus fajnál, többek között afrikai tavakban élő ciklidáknál (lásd (2c) ábra). Ezen halfajok hímjei bizonyítottan messzebbre űzik a fajtársaikat a territoriális harcok során, mint a más fajhoz tartozó hím egyedeket, mely felmerült a fajgazdagságukra adott lehetséges magyarázatként (Kohda 1995) – bár a legújabb vizsgálatok ez esetben inkább a régi genetikai változatosságot (vagyis a közös ős genetikai sokszínűségét) emelik ki, mint kulcsfontosságú tényezőt (Seehausen 2015), (Marques et al. 2020).

1.4. A dolgozat célkitűzése

Munkám célja az volt, hogy megvizsgáljam, a kiválasztott két szexuális interakció képes lehet-e betölteni annak a szabályozó mechanizmusnak a szerepét, mely a kriptikus fajok együttélését fenntarthatja. Megvizsgáltam a hím kompetíció és a szexuális konfliktus egyedi hatásait, valamint azt is, hogy a két interakció

miként hat kölcsön egymással, milyen az együttes hatásuk az ökológiailag hasonlóan viselkedő populációk dinamikájára.

A nőstények hímek általi bántalmazását új megközelítésben tárgyaltam azzal, hogy szeparálva, két külön tagként vizsgáltam annak következményeit. Így mind a nőstény termékenység, mind az élettartam csökkenésének hatásait egyedileg és együttesen is analizálhattam.

A szexuális kölcsönhatások dinamikai következményeit egy fajra, valamint két ökológiailag hasonlóan viselkedő, egymással kompetícióban álló fajra modelleztem. Az egy fajra vonatkozó modell vizsgálatával arra kerestem a választ, hogy az adott interakcióknak milyen a reguláló képességük, vagyis tudják-e szabályozni egy populáció növekedését. A két fajra vonatkozó modellel a kölcsönhatások együttélés-fenntartó képességét vizsgáltam. A numerikus szimulációk eredményeit témavezetőmmel együtt analitikus számításokkal is alátámasztottuk.

2. Modellek

2.1. Egy fajra

A szexuális kölcsönhatások dinamikai következményei először egyetlen szexuálisan szaporodó populációban kerültek vizsgálatra.

A nőtények szaporodása függ a hímek számától. A modell feltevése ezen felül, hogy nőtények a reprodukció során egyenlő arányban hoznak létre nőtény és hím utódokat. A túl sok hím csökkenti a nőtények termékenységet, és növeli azok halálozását. Hasonló módon a hím kompetíció a hímek halálozását növeli.

A populáció dinamikáját az alábbi differenciálegyenlet-rendszer modellezi:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{2}x (\varrho(y) - s_1y) - hx - ax(x+y) - s_2xy, \\ \frac{dy}{dt} &= \frac{1}{2}x (\varrho(y) - s_1y) - hy - ay(x+y) - vy^2, \end{aligned} \quad (1)$$

ahol x és y rendre a nőtények és a hímek egyedszáma. A nőtények termékenységének hím egyedszámtól való függését a Holling II. típusú funkcionális válasz írja le (Pásztor et al. 2016):

$$\varrho(y) = \frac{by}{1 + byT_h}. \quad (2)$$

Itt T_h a nőtények ún. „handling-time”-ja, vagyis az az idő, mely eltelik, míg egy párzás után a nőtény újra termékeny lesz. (Feltesszük, hogy a hímek esetében nincs handling-time.) b pedig annak a területnek a nagysága, melyet egy hím egyed egységnyi idő alatt átfésül potenciális nőtények után kutatva.

A Holling II. típusú funkcionális válasz analóg a a reakciókinetikából ismert Michaelis-Menten egyenlettel. Ez a legegyszerűbb esete a telítésnek, vagyis jelen esetben annak, hogy a nőtények termékenysége nem nőhet korlátlanul a hím egyedszám növekedésével.

A szexuális konfliktus két hatását az s_1 és s_2 paraméterek írják le. Előbbi a nőtények termékenységének csökkenését, utóbbi a megnövekedett halálozást. A v paraméter a hím kompetíció mértékét jellemzi, h a természetes halálozás mértéke, az ökológiai szabályozást pedig az a együttható határozza meg.

2.2. Két fajra

Két faj (A és B) esetében szükséges megkülönböztetni a fajon belüli, vagy idegen szóval intraspecifikus (v_{AA} , v_{BB}) és a fajok közötti (v_{AB} , v_{BA}), vagyis interspecifikus hím kompetíciót.

A modell feltevése az, hogy fajok közötti párzási kísérletek történhetnek – így a nőtények elszenvedhetnek bántalmazást ellenkező fajú hímeiktől is (s_{1AB} , s_{1BA} , s_{2AB} és s_{2BA}) –, de ezek a próbálkozások nem eredményeznek életképes utódokat. Megjegyzendő azonban, hogy a szimulációk során az interspecifikus szexuális konfliktus mértékét egyébként nullának vettem, melynek okát a diszkusszióban fejtem ki részletesen.

A két szexuális populációból álló rendszer dinamikáját a következő differenciálegyenletek írják le:

$$\begin{aligned} \frac{dx_A}{dt} &= \frac{1}{2}x_A (\varrho_A(y_A) - s_{1AA}y_A - s_{1AB}y_B) - h_Ax_A - ax_A(x_A + y_A + x_B + y_B) - s_{2AA}x_Ay_A - s_{2AB}x_Ay_B, \\ \frac{dy_A}{dt} &= \frac{1}{2}x_A (\varrho_A(y_A) - s_{1AA}y_A - s_{1AB}y_B) - h_Ay_A - ay_A(x_A + y_A + x_B + y_B) - v_{AA}y_A^2 - v_{AB}y_Ay_B. \end{aligned} \quad (3)$$

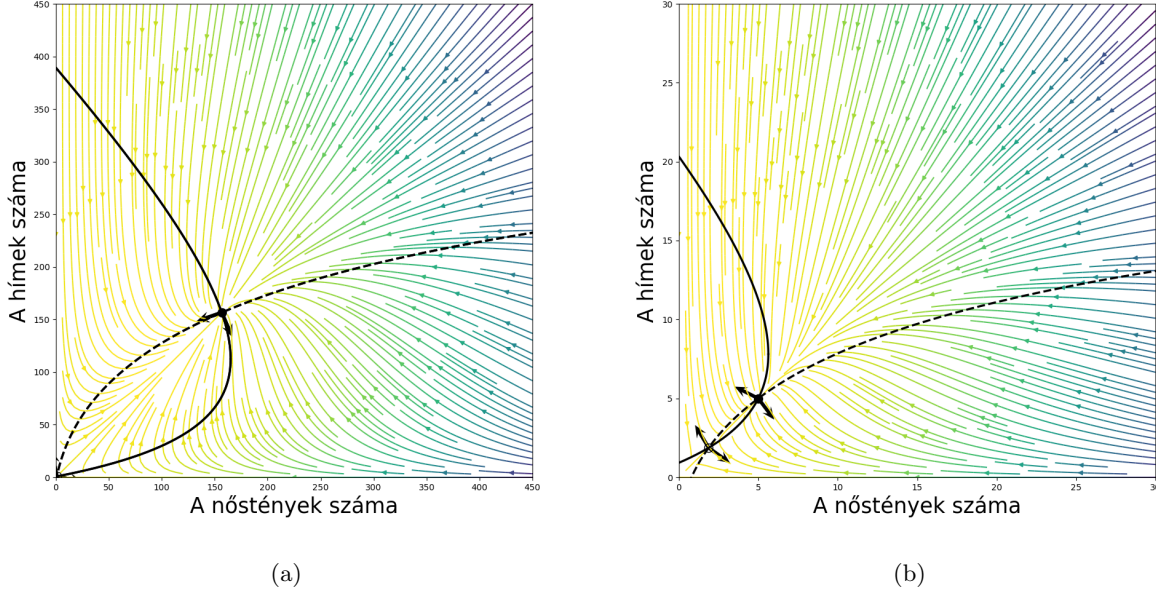
$$\begin{aligned} \frac{dx_B}{dt} &= \frac{1}{2}x_B (\varrho_B(y_B) - s_{1BB}y_B - s_{1BA}y_A) - h_Bx_B - ax_B(x_A + y_A + x_B + y_B) - s_{2BB}x_By_B - s_{2BA}x_By_A, \\ \frac{dy_B}{dt} &= \frac{1}{2}x_B (\varrho_B(y_B) - s_{1BB}y_B - s_{1BA}y_A) - h_By_B - ay_B(x_A + y_A + x_B + y_B) - v_{BB}y_B^2 - v_{BA}y_By_A. \end{aligned} \quad (4)$$

A modellek numerikus kiértékelését egy Python nyelven írt kóddal végeztem, a *scipy.integrate.odeint* beépített függvény használatával, mely a numerikus integrációhoz az LSODA-módszert alkalmazta. (A teljes kód megtalálható a (C) függelékben.) Az opcionális paraméterek (mint például a kezdeti egyedszám, a természetes halálozási ráták stb.) a szimuláció kezdetén kézzel kerültek beállításra oly módon, hogy a beállított paraméterek összességével az egyszerű ökológiai szabályozás stabilan megvalósuljon. Ezután került sor a paraméterek szexuális konfliktust és hím kompetíciót leíró tagokkal való bővítésére.

3. Eredmények

3.1. A regulálóképesség vizsgálata

Amennyiben a szexuális kölcsönhatásokat nem vesszük figyelembe, vagyis kizárólag ökológiai visszacsatolás van jelen a populációban, az egy fajra vonatkozó modellnek két fixpontja van (lásd (3b)). Ezek közül az egyik az Allee-effektushoz köthető, míg az Allee-küszöbtől távol a populációt az összlétszám ($x + y$) korlátozza (lásd (3a) ábra).



3. ábra. Az egy fajos modell fázisdiagramjai szexuális visszacsatolások nélkül, kizárólag ökológiai visszacsatolással. A nyílak színei arányosak a sebességgel: minél világosabb a szín, annál nagyobb a sebesség. A folytonos fekete vonalak a rendszer nőstény, a szaggatott fekete vonalak pedig a hím izoklináit jelölik. Az instabil fixpontokat üres körökkel, a stabilakat teli körökkel jelöljük. Az egybefüggő fekete nyílak az adott pontok gradienseit mutatják. (a) Az Allee-küszöbtől távol a populáció növekedését a populáció ($x + y$) összlétszáma limitálja, tehát a nőstény izoklina egy 45 fokos meredekségű egyenesbe megy át. Ha azonban a hímek ritkák, ritkaságuk korlátozza a nőstények termékenységét, ami hatással van a nőstény izoklinára. (Paraméterek: $h = 0.2$, $b = \frac{2}{3}$, $T_h = 0.02$, $a = \frac{4}{75}$.) (b) A rendszer két fixpontja. (Paraméterek: $h = 0.2$, $b = \frac{2}{3}$, $T_h = 0.2$, $a = \frac{2}{25}$.)

Vizsgáljuk meg azt az esetet, amikor nincs ökológiai visszacsatolás (vagyis $a = 0$), megjelennek azonban szexuális visszacsatolások! (Itt megjegyezném, hogy az ökológiai visszacsatolás hatása szexuális visszacsatolások nélkül a következőkkel teljesen analóg módon vizsgálható. Ennek részletei megtalálhatók a (B) függelékben.)

Ekkor az (1) modell alapján az egyensúlyt leíró egyenletek a következő alakot öltik:

$$\begin{aligned} f(x, y) &= \frac{1}{2}x(\varrho(y) - s_1y) - hx - s_2xy = 0, \\ g(x, y) &= \frac{1}{2}x(\varrho(y) - s_1y) - hy - vy^2 = 0. \end{aligned} \quad (5)$$

Itt az átláthatóság érdekében *nem* feltételezzük, hogy a nőstények termékenysége egy megadott formájú – például a (2) összefüggéssel leírt Holling II. típusú – taggal adható meg, hanem az alábbi feltételeket szabjuk:

- $\varrho(y)$ a hímek létszámának ($y > 0$) növekvő függvénye, melyre igaz, hogy $\varrho(0) = 0$ és $\lim_{y \rightarrow \infty} \varrho(y) = \varrho_m$.
- A függvény deriváltja $\varrho'(y)$ csökkenő.

Ezek a feltételek garantálják, hogy:

$$\varrho'(y) < \frac{\varrho(y)}{y} \quad \text{minden } y > 0\text{-ra.} \quad (6)$$

A nőtények nem triviális egyensúlyának egyenlete így a következő:

$$\frac{1}{2} (\varrho(y) - s_1 y) - h - s_2 y = 0, \quad (7)$$

mely egy unimodális függvény.

Amennyiben a hímek száma lecsökken, a szaporodást akadályozza a hímek hiánya. A túl sok hím azonban a szexuális konfliktus hatását erősíti, mely szintén a szaporodás korlátozásához vezet.

A rendszernek – akár csak szexuális kölcsönhatások hiányában, kizárólag ökológiai visszacsatolással – két fixpontja van (lásd (4c) ábra), melyek közül az alacsonyabb y értékhez tartozó az instabil Allee-egyensúly. A magasabb y értékhez tartozó egyensúlyi pont stabil. Ez utóbbi esetben a populációt a szexuális konfliktus szabályozza: ez az egyensúlyi pont nem létezik, ha a rendszerben nincs jelen ez a szexuális interakció (lásd (4a) ábra). Megjegyezzük, hogy amennyiben a természetes halálozási ráta (h) túl magas, nincs egyensúlyi pontja a rendszernek.

A (7) kifejezéssel leírt nőtény egyensúlyi egyenlet minden megoldásához az

$$x = 2 \frac{hy + vy^2}{\varrho(y) - s_1 y} \quad (8)$$

egyenlettel leírt hím egyensúlyi feltétel egyetlen meghatározott x értéket ad. Ez azt jelenti, hogy az egyensúlyi egyenleteknek legfeljebb két nem triviális megoldása lehet, mely szám egyre csökken, amennyiben $s_1 = s_2 = 0$, ha pedig h túl nagy, akkor csak a triviális megoldás létezik.

A fixpontok stabilitásának vizsgálatához írjuk fel az (1) egyenletekkel jellemzett dinamikai rendszer Jacobi-mátrixát ($\mathbf{M}$)! A mátrix elemei a következők:

$$\begin{aligned} \alpha &= \frac{\partial f}{\partial x} = \frac{1}{2} (\varrho(y) - s_1 y) - h - s_2 y \\ \beta &= \frac{\partial f}{\partial y} = \frac{1}{2} x (\varrho'(y) - s_1) - s_2 x \\ \gamma &= \frac{\partial g}{\partial x} = \frac{1}{2} (\varrho(y) - s_1 y) = \frac{y}{2} \left(\frac{\varrho(y)}{y} - s_1 \right) \\ \delta &= \frac{\partial g}{\partial y} = \frac{1}{2} x (\varrho'(y) - s_1) - h - 2vy \end{aligned}$$

A nőtények egyensúlyi egyenletéből adódik, hogy egyensúlyban $\alpha = 0$. A Jacobi-mátrix sajátértékei tehát:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr}\mathbf{M} \pm \sqrt{(\text{tr}\mathbf{M})^2 - 4\det\mathbf{M}}}{2} = \frac{1}{2} (\delta \pm \sqrt{\delta^2 + 4\beta\gamma}). \quad (9)$$

Mivel $\gamma > \alpha$, így egyensúlyban $\gamma > 0$. Továbbá a (6) egyenlőtlenségből következik, hogy $\delta < 0$. β előjele attól függ, hogy a (7) egyenletnek melyik gyökét vesszük figyelembe: így az Allee-effektushoz tartozó fixpont esetében, amikor több hímre lenne szükség a megfelelő szaporodási rátához $\beta > 0$, míg a szexuális konfliktussal szabályozott fixpont esetében $\beta < 0$.

Amennyiben a

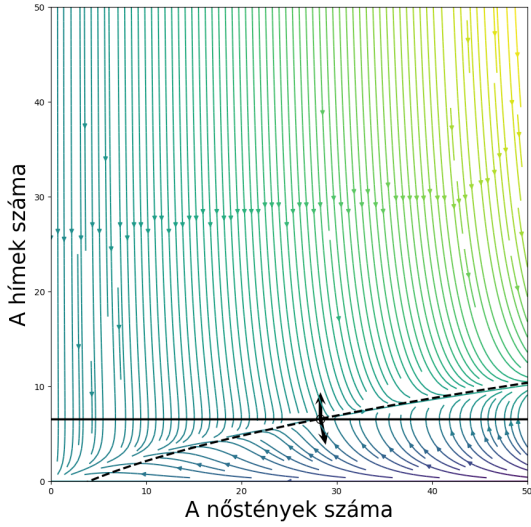
$$\delta^2 + \beta\gamma < 0 \quad (10)$$

feltétel teljesül, a Jacobi-mátrix sajátértékei képzetesek. Ez azt jelenti, hogy ilyenkor az egyedszámokban megjelenik egy oszcilláció. A fenti megállapítások figyelembevételével az oszcilláció megjelenésének szükséges feltétele a $\beta < 0$ egyenlőtlenségre egyszerűsödik.

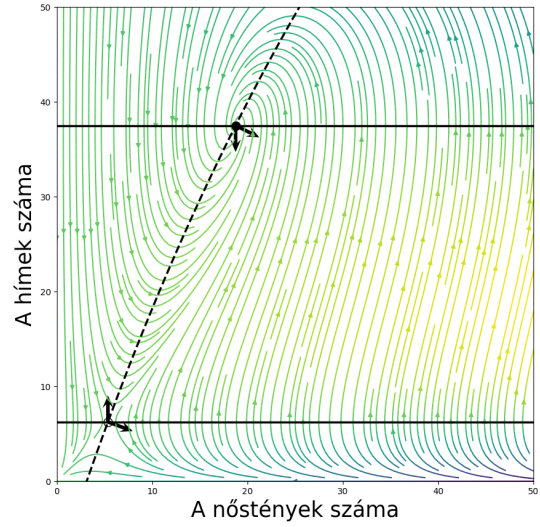
Az Allee-egyensúlynak tehát valós sajátértékei vannak, és mivel $\delta < 0$, így az egyik sajátérték pozitív, a másik pedig negatív: az Allee-hatáshoz tartozó egyensúlyi pont egy nyeregpont.

A szexuális konfliktussal regulált fixpont stabil, a paraméter-beállítástól függően stabil fókuszpont vagy stabil csomópont.

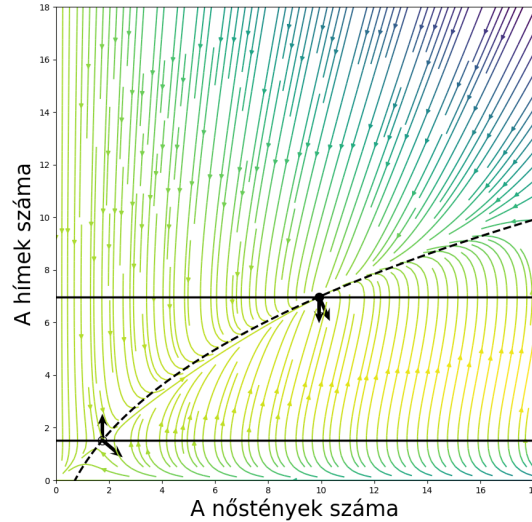
Ha vizsgáljuk a rendszer paraméterfüggését (lásd (5) ábra), láthatjuk, hogy mind a nőtények handling-time-jának csökkenése (lásd (5c) ábra), mind a nőtények szexuális konfliktus miatti élettartam-csökkenése (lásd (5b) ábra) oszcillációt hoz a rendszerbe. Ezekben az esetekben tehát az egyensúlyi pont stabil fókuszpont.



(a)



(b)



(c)

4. ábra. **Az egy fajos modell fázisdiagramjai ökológiai visszacsatolás nélkül, kizárólag szexuális visszacsatolással.** A nyílak színei arányosak a sebességgel: minél világosabb a szín, annál nagyobb a sebesség. A folytonos fekete vonalak a rendszer nőstény, a szaggatott fekete vonalak pedig a hím izoklináit jelölik. Az instabil fixpontokat üres körökkel, a stabilakat teli körökkel jelöljük. Az egybefüggő fekete nyílak az adott pontok gradienseit mutatják. **(a)** A hím kompetíció hatása. A rendszernek ekkor nincsen stabil egyensúlyi pontja. (Paraméterek: $h = 0.2$, $v = 0.1$, $b = 0.1$, $T_h = 0.9819$, $a = 0$.) **(b)** A szexuális konfliktus hatására megjelenik egy stabil egyensúlyi pont, hasonlóan, mint az ökológiai visszacsatolás esetében. (Paraméterek: $h = 0.2$, $b = \frac{2}{15}$, $s_1 = s_2 = \frac{2}{375}$, $T_h = 0.8$, $a = 0$.) **(c)** A hím kompetíció és a szexuális konfliktus együttes hatása. A hím kompetíció instabilitást hoz a rendszerbe, melynek hatására a stabil egyensúlyi pont közelebb kerül az Allee-egyensúlyhoz. (Paraméterek: $h_x = h_y = 0.2$, $v = \frac{1}{20}$, $s_1 = s_2 = \frac{2}{75}$, $b = \frac{10}{17}$, $T_h = 0.8$, $a = 0$.)

Az (5d) ábrán látható, hogy ha csak hím kompetíció van jelen a populációban, akkor, mivel csak az Allee-hatásból származó fixpont, vagyis az instabil nyeregpont létezik, a populációnövekedés szabályozása a

versengés mértékének tetszőleges változtatásával sem érhető el.

Ökológiai visszacsatolás hiányában tehát a hím kompetíció önmagában nem tudja regulálni a populációnövekedést, ellenben a szexuális konfliktus igen. A két szexuális kölcsönhatás együttes jelenlétében megjelenik a regulációhoz szükséges stabil fixpont, ám ennek megjelenését a szexuális konfliktus hatása okozza. A hím kompetíció hatása kimerül abban, hogy általa a regulált fixpont közelebb kerül az Allee-egyensúlyhoz (lásd (4) ábra).

3.2. Az együttélés fenntartása

Annak vizsgálatakor, hogy a szexuális kölcsönhatások képesek-e fenntartani kriptikus fajok együttélését, ökológiailag azonos fajokat feltételezünk. Ebben az esetben a (3) és a (4) egyenletekkel leírt modell a két fajra nézve azonos paraméterekkel lesz érvényes:

$$\begin{aligned}
\frac{dx_A}{dt} &= \frac{1}{2}x_A(\varrho(y_A) - s_{11}y_A - s_{12}y_B) - hx_A - ax_A(x_A + y_A + x_B + y_B) - s_{21}y_A - s_{22}y_B, \\
\frac{dy_A}{dt} &= \frac{1}{2}x_A(\varrho(y_A) - s_{11}y_A - s_{12}y_B) - hy_A - ay_A(x_A + y_A + x_B + y_B) - v_1y_A^2 - v_2y_Ay_B \\
\frac{dx_B}{dt} &= \frac{1}{2}x_B(\varrho(y_B) - s_{11}y_B - s_{12}y_A) - hx_B - ax_B(x_A + y_A + x_B + y_B) - s_{21}y_B - s_{22}y_A, \\
\frac{dy_B}{dt} &= \frac{1}{2}x_B(\varrho(y_B) - s_{11}y_B - s_{12}y_A) - hy_B - ay_B(x_A + y_A + x_B + y_B) - v_1y_B^2 - v_2y_By_A,
\end{aligned} \tag{11}$$

ahol az azonos paraméterekhez bevezettük a következő változókat: $v_1 = v_{AA} = v_{BB}$, $v_2 = v_{AB} = v_{BA}$, $s_{11} = s_{1AA} = s_{1BB}$, $s_{12} = s_{1AB} = s_{1BA}$, $s_{21} = s_{2AA} = s_{2BB}$, $s_{22} = s_{2AB} = s_{2BA}$.

Térjünk át az

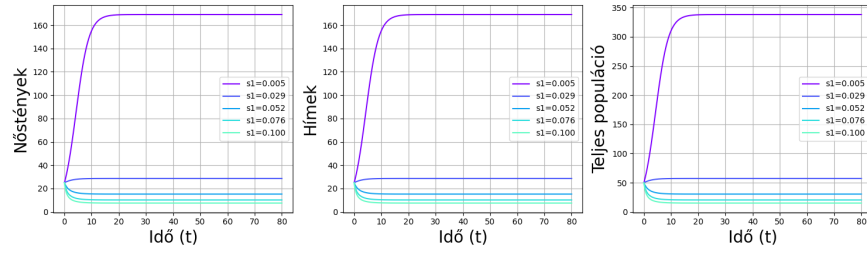
$$x_+ = \frac{x_A + x_B}{2}, \tag{12}$$

$$x_- = \frac{x_A - x_B}{2}, \tag{13}$$

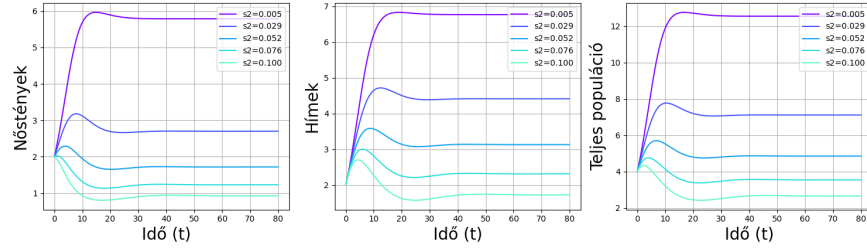
$$y_+ = \frac{y_A + y_B}{2}, \tag{14}$$

$$y_- = \frac{y_A - y_B}{2} \tag{15}$$

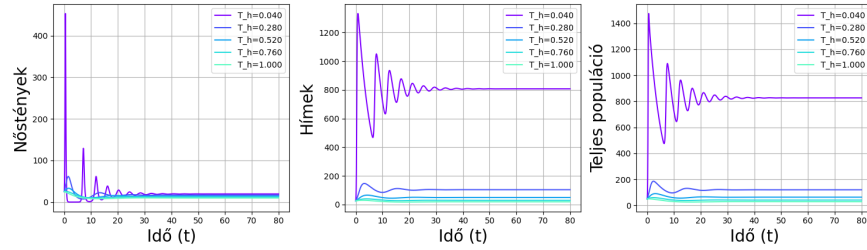
kifejezésekkel definiált új változókra! (Megjegyezendő, hogy $x_A = x_+ + x_-$, $x_B = x_+ - x_-$, és hasonlóan az y -okra is.) Ekkor az egyenletek a következő alakot öltik:



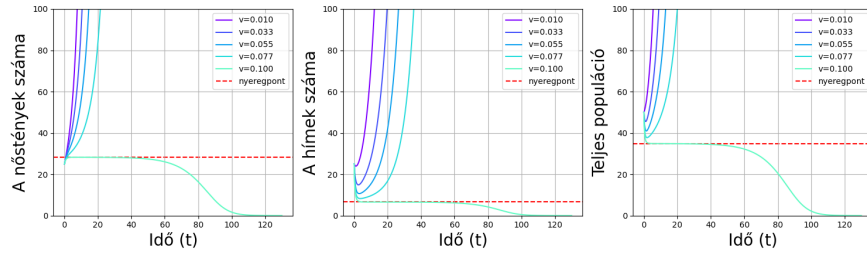
(a)



(b)



(c)



(d)

5. ábra. Az egy fajos modell paraméterfüggése ökológiai visszacsatolás hiányában. (a) A szexuális konfliktus hatása a termékenységsökkenés mértékének függvényében. E szexuális interakció komponensei külön-külön is képesek a populációnövekedés stabilizálására. (Paraméterek: $x_0 = y_0 = 25$, $h = 0.2$, $s_2 = 0$, $b = 2$, $T_h = 0.8$, $a = 0$, s_1 pedig 0.005 és 0.1 között változik.) (b) A szexuális konfliktus hatása a plusz halálozás mértékének függvényében. Ekkor megjelenik egy oszcilláció az egyedszámokban. (Paraméterek: $x_0 = y_0 = 25$, $h = 0.2$, $s_1 = 0$, $b = 2$, $T_h = 0.8$, $a = 0$, s_2 pedig 0.005 és 0.1 között változik.) (c) A szexuális konfliktus hatása a handling time változtatásának függvényében. Az oszcilláció mértékét leginkább a handling-time nagysága befolyásolja. (Paraméterek: $x_0 = y_0 = 25$, $h = 0.2$, $s_1 = s_2 = 0.01$, $b = 2$, $a = 0$, T_h pedig 0.04 és 1 között változik.) (d) A hím kompetíció hatása a kompetíció mértékének függvényében. A rendszer instabilitása jól látható: egy adott mértékűnél erősebb kompetíció esetén a populáció kihal, annál gyengébb esetén exponenciálisan nő. (Paraméterek: $x_0 = y_0 = 25$, $h = 0.2$, $b = 0.1$, $T_h = 0.9819$, $a = 0$, v pedig 0.01 és 0.1 között változik.)

$$\begin{aligned}
\frac{dx_+}{dt} &= \frac{1}{4} \{ (x_+ + x_-) [\varrho(y_+ + y_-) - s_{11}(y_+ + y_-) - s_{12}(y_+ - y_-)] + \\
&\quad + (x_+ - x_-) [\varrho(y_+ - y_-) - s_{11}(y_+ - y_-) - s_{12}(y_+ + y_-)] \} - \\
&\quad - 2(s_{21} + s_{22})y_+ - hx_+ - 2ax_+(x_+ + y_+), \\
\frac{dy_+}{dt} &= \frac{1}{4} \{ (x_+ + x_-) [\varrho(y_+ + y_-) - s_{11}(y_+ + y_-) - s_{12}(y_+ - y_-)] + \\
&\quad + (x_+ - x_-) [\varrho(y_+ - y_-) - s_{11}(y_+ - y_-) - s_{12}(y_+ + y_-)] \} - \\
&\quad - hy_+ - 2ay_+(x_+ + y_+) - 2v_1(y_+^2 + y_-^2) - v_2(y_+^2 - y_-^2), \\
\frac{dx_-}{dt} &= \frac{1}{4} \{ (x_+ + x_-) [\varrho(y_+ + y_-) - s_{11}(y_+ + y_-) - s_{12}(y_+ - y_-)] - \\
&\quad - (x_+ - x_-) [\varrho(y_+ - y_-) - s_{11}(y_+ - y_-) - s_{12}(y_+ + y_-)] \} - \\
&\quad - 2(s_{21} - s_{22})y_- - hx_- - 2ax_-(x_+ + y_+), \\
\frac{dy_-}{dt} &= \frac{1}{4} \{ (x_+ + x_-) [\varrho(y_+ + y_-) - s_{11}(y_+ + y_-) - s_{12}(y_+ - y_-)] - \\
&\quad - (x_+ - x_-) [\varrho(y_+ - y_-) - s_{11}(y_+ - y_-) - s_{12}(y_+ + y_-)] \} - \\
&\quad - hy_- - 2ay_-(x_+ + y_+) - 4v_1y_+y_-.
\end{aligned} \tag{16}$$

Könnyedén belátható, hogy egyensúlyban $x_- = y_- = 0$, így ekkor:

$$\begin{aligned}
\frac{dx_+}{dt} &= \frac{1}{2} x_+ [\varrho(y_+) - (s_{11} + s_{12})y_+] - hx_+ - 2(s_{21} + s_{22})y_+ - 2ax_+(x_+ + y_+), \\
\frac{dy_+}{dt} &= \frac{1}{2} x_+ [\varrho(y_+) - (s_{11} + s_{12})y_+] - hy_+ - 2ay_+(x_+ + y_+) - (2v_1 + v_2)y_+^2, \\
\frac{dx_-}{dt} &= 0, \\
\frac{dy_-}{dt} &= 0,
\end{aligned} \tag{17}$$

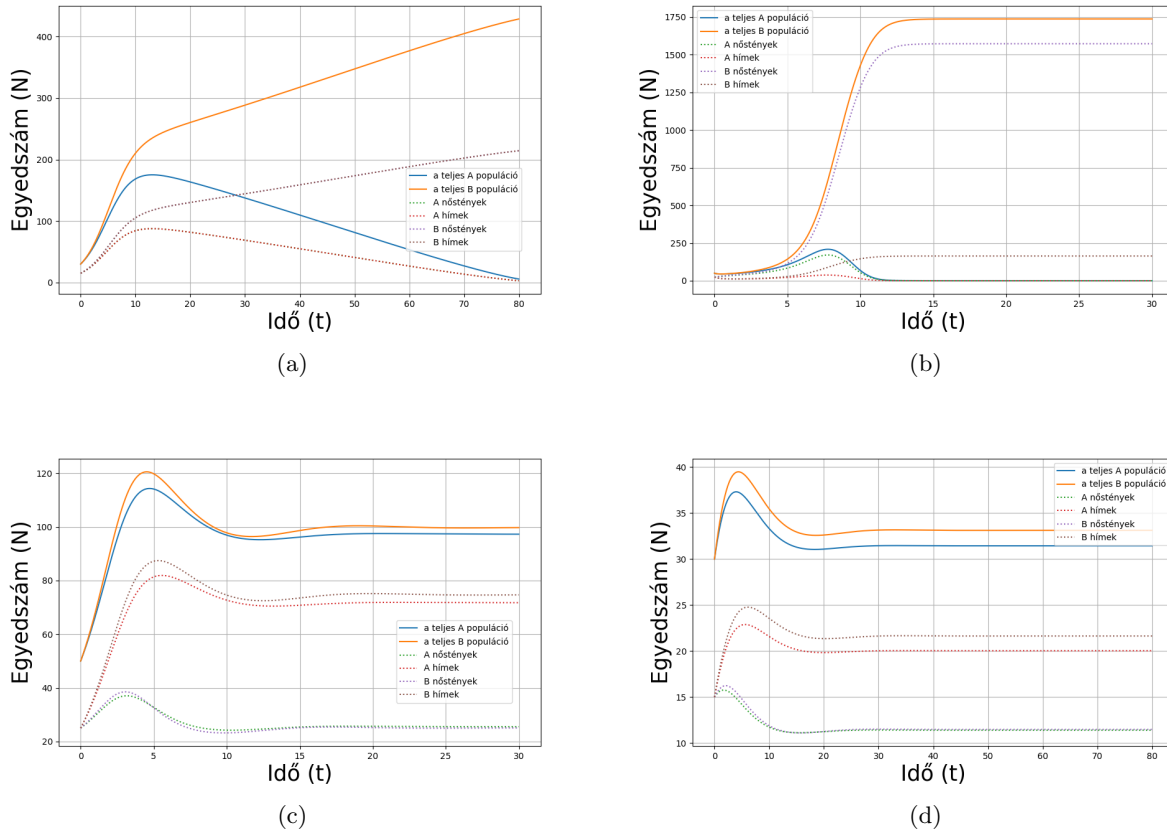
vagyis, ha egy adott időpillanatban $x_- = y_- = 0$, ez változatlanul így marad. A két populáció közös dinamikája hasonló az egyetlen fajból álló rendszer dinamikájához, de nem azonos vele.

Tegyük fel, hogy az x_- és az y_- változók kicsik, és linearizáljuk őket!

$$\begin{aligned}
\frac{dx_+}{dt} &= \frac{1}{2} x_+ [\varrho(y_+) - (s_{11} + s_{12})y_+] - hx_+ - 2ax_+(x_+ + y_+), \\
\frac{dy_+}{dt} &= \frac{1}{2} x_+ [\varrho(y_+) - (s_{11} + s_{12})y_+] - hy_+ - 2ay_+(x_+ + y_+) - (2v_1 + v_2)y_+^2, \\
\frac{dx_-}{dt} &= \frac{1}{2} [x_- \varrho(y_+) + x_+ \varrho'(y_+) y_- - x_+(s_{11} - s_{12})y_- + x_-(s_{11} + s_{12})y_+] - 2(s_{21} - s_{22})y_- - hx_- - 2ax_-(x_+ + y_+), \\
\frac{dy_-}{dt} &= \frac{1}{2} [x_- \varrho(y_+) + x_+ \varrho'(y_+) y_- - x_+(s_{11} - s_{12})y_- + x_-(s_{11} + s_{12})y_+] - hy_- - 2ay_-(x_+ + y_+) - 4v_1y_+y_-.
\end{aligned} \tag{18}$$

Vegyük észre, hogy a „+” és „-” mennyiségek lineáris rendben függetlenek egymástól! Ezután tegyük fel, hogy előbbieket egyensúlyi állapotban vannak, és perturbáljuk meg az utóbbiakat!

A Jacobi-mátrix elemei ekkor az alábbi módon írhatók fel:



6. ábra. **A szexuális interakciók képessége a stabil együttélés fenntartására.** (a) A B faj előnye az A fajjal szemben szexuális szabályozás hiányában. (Paraméterek: $x_{0A} = y_{0A} = x_{0B} = y_{0B} = 15$, $h_A = 0.2$, $h_B = 0.18$, $b_A = b_B = \frac{10}{17}$, $T_{h,A} = T_{h,B} = 0.8$, $a = 0.001$.) (b) A hím kompetíció önmagában nem képes fenntartani az együttélést, ha a két faj közül az egyiknek ökológiai előnye van. (Paraméterek: $x_{0A} = y_{0A} = x_{0B} = y_{0B} = 25$, $h_A = 0.2$, $h_B = 0.18$, $v_{AA} = v_{BB} = 0.1$, $v_{AB} = v_{BA} = 0$, $b_A = b_B = 0.1$, $T_{h,A} = T_{h,B} = 0.2$, $a = 0.001$.) (c) A szexuális konfliktus akkor is képes fenntartani az A és B faj együttélését, ha a két faj közül az egyiknek ökológiai előnye van. (Paraméterek: $x_{0A} = y_{0A} = x_{0B} = y_{0B} = 25$, $h_A = 0.2$, $h_B = 0.18$, $s_{1,A} = s_{2,A} = s_{1,B} = s_{2,B} = 0.01$, $b_A = b_B = 0.1$, $T_{h,A} = T_{h,B} = 0.2$, $a = 0.001$.) (d) Az A és B faj együttélése a két szexuális interakció együttes hatása által, miközben a B fajnak ökológiai előnye van az A fajjal szemben. (Paraméterek: $x_{0,A} = y_{0,A} = x_{0,B} = y_{0,B} = 15$, $h_A = 0.2$, $h_B = 0.18$, $v_{AA} = v_{BB} = 0.1$, $v_{AB} = v_{BA} = 0$, $s_{1,A} = s_{2,A} = s_{1,B} = s_{2,B} = 0.01$, $b_A = b_B = \frac{10}{17}$, $T_{h,A} = T_{h,B} = 0.8$, $a = 0.001$.)

$$\begin{aligned}
 \alpha &= \frac{1}{x_-} \frac{dx_-}{dt} = \frac{1}{2} [\varrho(y_+) + (s_{11} + s_{12})y_+] - h - 2a(x_+ + y_+), \\
 \beta &= \frac{1}{y_-} \frac{dy_-}{dt} = \frac{1}{2} [x_+ \varrho'(y_+) - x_+(s_{11} - s_{12})] - 2(s_{21} - s_{22}), \\
 \gamma &= \frac{1}{x_-} \frac{dy_-}{dt} = \frac{1}{2} [\varrho(y_+) + (s_{11} + s_{12})y_+], \\
 \delta &= \frac{1}{y_-} \frac{dy_-}{dt} = \frac{1}{2} [x_+ \varrho'(y_+) - x_+(s_{11} - s_{12})] - h - 2a(x_+ + y_+) - 4v_1 y_+.
 \end{aligned} \tag{19}$$

A Jacobi-mátrix sajátértékei pedig a következők lesznek:

$$\lambda_{1,2} = \frac{(\alpha + \delta) \pm \sqrt{(\alpha - \delta)^2 + 4\beta\gamma}}{2}. \tag{20}$$

Látható, hogy ha a rendszerben nincs jelen szexuális konfliktus, vagyis $s_{11} = s_{12} = s_{22} = s_{21} = 0$, mind

β , mind γ pozitív. Ebben az esetben két valós nem nulla sajátértéket kapunk, ellentétes előjelekkel. Mivel a dinamikai stabilitáshoz két negatív sajátértékre lenne szükség, kijelenthető, hogy pusztán a hím kompetíció jelenlétében, szexuális konfliktus nélkül a rendszer instabil. Amennyiben azonban a szexuális konfliktus hatása kellően erős, β negatívvá válhat, mely, ha $\alpha + \delta < 0$, a fixpont stabilitását eredményezi. Az egyensúlyi pont ekkor (hasonlóan az egy fajra vonatkozó dinamikához) egy stabil fókusz- vagy egy stabil csomópont lesz.

Elmondható tehát, hogy a szexuális konfliktus stabilizálhatja az együttélést, amennyiben ez a hatás kellően erős.

A (6) ábra a fenti analitikus eredmények numerikus implementációját mutatja. Látható, hogy amennyiben a két ökológiailag hasonlóan viselkedő faj közül az egyiknek előnye van a másikhoz képest (lásd (6a) ábra), akkor a hím kompetíció önmagában nem képes fenntartani ezen fajok együttélését (lásd (6b) ábra). A szexuális konfliktus ellenben képes azt stabilizálni (lásd (6c) ábra). Ez a hatás elég robusztus ahhoz, hogy ha a két szexuális interakció együtt van jelen a populációban, akkor kompenzálja a hím kompetíció destabilizáló hatását (lásd (6d) ábra).

4. Diszkusszió

Munkám során megvizsgáltam kétféle szexuális interakció, a hím kompetíció és szexuális konfliktus, ezen belül is a nőtények hímek általi bántalmazásának populációdinamikai hatásait annak tükrében, hogy ezen kölcsönhatások vajon képesek lehetnek-e stabilizálni ökológiailag hasonlóan viselkedő fajok együttélését. Vizsgáltam ezen interakcióknak a hatását külön-külön, együttesen és az ökológiai szabályozás figyelembevételével is. A probléma ilyen átfogó elméleti vizsgálatára korábban nem került sor.

Azt találtam, hogy a kétféle interakció hatása nem csak, hogy különböző, de – meglepő módon – teljesen ellentétes.

A szexuális konfliktus valóban megvalósít egy olyan negatív gyakoriságfüggést, amelyet szemléletesen várnánk. A növekvő populációban egyre több a hím egyed, ami növeli a nőtények bántalmazottságát, csökkentve a termékenységüket és növelve a halálozásukat. Ez viszont csökkenti a populáció növekedési rátáját. Így a szexuális konfliktus képes megállítani egy populáció növekedését, akár ökológiai visszacsatolás hiányában is. Mindez természetesen csak akkor történik, ha a populáció az Allee-küszöb felett indul. Lesz tehát két fixpontunk: egy instabil az Allee-hatásból, és egy stabil, a populációnövekedés szexuális eredetű korlátjából származóan.

A valóságban természetesen elképzelhetetlen, hogy egyáltalán ne létezzen a növekedésnek ökológiai korlátja, például a tápanyag végeessége miatt. De az elvileg elképzelhető, hogy egy populáció növekedése a szexuális konfliktus miatt megáll egy, az ökológiai korlátnál jóval alacsonyabb szinten.

S mivel a szexuális konfliktus képes korlátozni és megállítani egy populáció növekedését, képes stabilizálni két ökológiailag egyforma faj együttélését is – feltéve, hogy a szexuális konfliktus csak, vagy túlnyomórészt egy fajon belül lép fel. Amelyik faj létszáma megnő, abban megerősödik a szexuális konfliktus, és visszanyomja a fajt a stabil együttélési pontnak megfelelő létszámra. Működik tehát a negatív gyakoriságfüggés: a fajok jobban korlátozzák saját növekedésüket, mint a másikat – megfelelően annak a képnek, amikor a fajon belüli versengés erősebb a fajok közöttinél.

Ezzel szemben a hím kompetíció – a várakozással ellentétben – alkalmatlan arra, hogy megállítsa egy populáció növekedését. Ebben az esetben a populáció növekedésének a hímek a vesztesei, az ő halálozásukat növeli a saját létszámuk növekedése. A hímek száma tehát nem tud lépést tartani a populáció növekedésével. Ez azonban nem befolyásolja a nőtények termékenységét – csak akkor, ha az Allee-küszöb közelében vagyunk. Emiatt az ökológiai visszacsatolás és szexuális konfliktus nélküli dinamikának hím kompetíció jelenlétében nincs más fixpontja, mint az Allee-hatás instabil pontja.

Két ilyen populáció együttélését egy közös ökológiai korláttal lehet vizsgálni. A vizsgálatból az derült ki, hogy az az együttélési fixpont, amely hím kompetíció nélkül neutrális lenne, instabillá válik a hím kompetíció hatására.

Kimondhatjuk tehát, hogy a hím kompetíció önmagában alkalmatlan arra, hogy együttélést stabilizáljon.

A szexuális konfliktus esetében bizonyos empirikus ismeretek alapján azt gondolhatnánk, hogy ennél a mechanizmusnál nem teljesül a fajon belüli kompetíció és a fajok közötti kompetíció mértékének arányára vonatkozó feltétel. Ez a feltétel jelen esetben azt jelentené, hogy az intraspecifikus, vagyis fajon belüli bántalmazás költségesebb a nőtények számára, mint az interspecifikus, vagyis fajok közötti. Ennek azonban az empirikus vizsgálatok eredményei alapján éppen az ellenkezője igaz (Reinhardt et al. (2015)).

A fajok közötti bántalmazás két okból is költségesebb a nőtényeknek. Először is, az elszennvedett sérülés – főként a rovaroknál – legtöbbször a szaporítószervek összeférhetetlenségéből származik, mely probléma jóval többször fordul elő az interspecifikus párzási próbálkozások esetében (Reinhardt et al. (2015)). Másodszor, amennyiben a hímek általi bántalmazás gyakori, a nőtények jellemzően gyorsan alkalmazkodnak, és kifejlesztenek ellene valamilyen védekezést (például egy kemény páncélszövetet, mint ahogy azt az ágyipoloskák és a pókok esetében megfigyelték (Reinhardt et al. 2003), (Rezác 2009)). Ha azonban a bántalmazás alkalmi, akkor a nőtények nem adaptálódnak hozzá, és így, amikor bekövetkezik, akkor nagy költséget jelent számukra.

Ezek a látszólagos ellentmondásra utaló tényezők azonban a modellt nem befolyásolják. Ugyanis a szexuális konfliktus anatómiai összeférhetetlenségéből származó költsége sokszor olyan nagy, hogy képes gátat képezni a hibridizáció, vagyis a fajok egymás közötti párzásával szemben (Reinhardt et al. 2015). Ebben az esetben, mivel a fajok között nincs hibridizáció, az interspecifikus párzási próbálkozásokat, és így az azokból származó termékenység- és élettartamcsökkentő hatást modellünkben valóban vehetjük nullának – mint ahogy azt a 2.2 fejezetben leírt modelldefiníciónál említettük.

Jelen munka során, tisztán matematikai elemzéssel egy ránézésre nem nyilvánvaló eredményre derült fény,

miszerint a hím kompetíció – a vártakkal ellentétben – nem képes ökológiailag hasonlóan viselkedő populációk együttélését fenntartani, a szexuális konfliktus azonban igen.

Ezen eredmény segítségével egy lépéssel közelebb juthatunk a kriptikus fajok együttélésének mélyebb megértéséhez. Célszerű lenne empirikusan megvizsgálni azt, hogy ezekben az esetekben valóban nincs-e kriptikus niche-szegregáció (például lárvaállapotban egy eddig feltáratlan limitáló tényező), illetve a populációik egyensúlyi létszáma valóban alacsonyabb-e, mint azt az ökológiai szabályozás indokolná (mely egy attól különböző reguláció jelenlétére utalhat). A neutrális együttélés lehetőségének kizárásához érdemes lenne megvizsgálni, hogy a kriptikus fajok populáció-létszámai mennyire fluktuálnak, hiszen a kis fluktuáció a reguláció, a nagy fluktuáció azonban a neutrális együttélés jele lehet.

Az ilyen vizsgálatok kivitelezése meglehetősen nehézkes és bonyolult, ám annál kifizetődőbb lehetne. Hiszen az egyéb lehetőségek kizárása után a szexuális konfliktus célzott empirikus vizsgálata megerősíthetné, hogy ez a szexuális kölcsönhatás valóban hangsúlyos szerepet játszik-e a kriptikus fajok együttélésében.

Hivatkozások

- Bickford, D., D. J. Lochman, N. S. Sodhi, P. K. L. Ng, R. Meier, K. Winker, K. K. Ingram, and I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 22(3):148–155.
- Chesson, P. 1991. A need for niches? *Trends in Ecology & Evolution* 6, 26–28.
- Chesson, P. 1994. Multispecies competition in variable environment. *Theoretical Population Biology* 45, 227–276.
- Gómez-Llano, M. A., H. M. Bensch, and E. I. Svensson. 2018. Sexual conflict and ecology: Species composition and male density interact to reduce male mating harassment and increase female survival. *Evolution* 72(4):906–915.
- Gómez-Llano, M., R. M. Germain, D. Kyogoku, M. A. McPeck, and A. M. Siepielski. 2021. When Ecology Fails: How Reproductive Interactions Promote Species Coexistence. *Trends in Ecology & Evolution* 36(7):610–622.
- Gravel, D., F. Guichard, and M. E. Hochberg. 2011.
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131(3409):1292–1297.
- Hubbel, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
- Kamimura, Y. 2012. Correlated evolutionary changes in *Drosophila* female genitalia reduce the possible infection risk caused by male copulatory wounding. *Behav Ecol Sociobiol* 66:1107–1114.
- Kobayashi, K. 2019. Sexual selection sustains biodiversity via producing negative density-dependent population growth. *Journal of Ecology* 107:1433–1438.
- Kohda, M. 1995. Does male-mating attack in the herbivorous cichlid, *Petrochromis polyodon*, facilitate the coexistence of congeners?. *Ecol. Freshw. Fish* 4:152–159.
- Kohda, M. 1998. Coexistence of permanently territorial cichlids of the genus *Petrochromis* through male-mating attack. *Environ. Biol. Fish* 52:231–242.
- Krebs, C.J. 2001. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. San Francisco, California, Benjamin-Cummings.
- Levin, S. A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *The American Naturalist* 104(939):413–423.
- MacArthur, R.H. and Levins, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 51(6): 1207– 10.
- MacArthur, R. and R. Levins. 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101(921):377–385.
- Marques, D. A., J. I. Meier, and O. Seehausen. 2020. A Combinatorial View on Speciation and Adaptive Radiation. *Trends in Ecology & Evolution* 34(6):531–544.
- Mészéna, G., M. Gyllenberg, L. Pásztor, and J. A. J. Metz. 2006. Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory. *Theoretical Population Biology* 69(1):68–87.
- M’Gonigle, L. K., R. Mazzucco, S. P. Otto, and U. Dieckmann. 2012. Sexual selection enables long-term coexistence despite ecological equivalence. *Nature* 484:506–509.
- Mikami, O. K. 2004. A new hypothesis for species coexistence: male-male repulsion promotes coexistence of competing species. *Population Ecology* 46:213–217.

- Montero-Pau, J. and M. Serra. 2011. Life-cycle switching and coexistence of species with no niche differentiation. *PLoS One* 6(5):e20314.
- Pásztor, L., Z. Botta-Dukát, G. Magyar, T. Czárán, and G. Meszéna. 2016. *Theory-Based Ecology: A Darwinian approach*. Oxford University Press.
- Purves, D. W., and L. A. Turnbull. 2010. Different but equal: the implausible assumption at the heart of neutral theory. *Journal of Animal Ecology* 79:1215–1225.
- Reinhardt, K., N. Anthes, and R. Lange. 2015. Copulatory Wounding and Traumatic Insemination. *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 7(5):a017582.
- Reinhardt, K., R. Naylor, and M. T. Siva-Jothy. 2003. Reducing a cost of traumatic insemination: female bedbugs evolve a unique organ. *The Royal Society* 270:2371–2375.
- Rezác, M. 2009. The spider *Harpactea sadistica*: co-evolution of traumatic insemination and complex female genital morphology in spiders. *Proceedings. Biological sciences* vol. 276,1668 (2009): 2697-701.
- Rice, W. R., A. D. Stewart, E. H. Morrow, J. E. Linder, N. Orteiza, and P. G. Byrne. 2006. Assessing sexual conflict in the *Drosophila melanogaster* laboratory model system. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 361(1466):287–99.
- Seehausen, O. 2015. Process and pattern in cichlid radiations – inferences for understanding unusually high rates of evolutionary diversification. *New Phytologist* 270:304–312.
- Yamamichi, M., K. Tsuji, S. Sakai, and E. I. Svensson. 2023. Frequency-dependent community dynamics driven by sexual interactions. *Population Ecology* 65(4):204–219.
- Zhang, D., and I. Hanski. 1998. Sexual Reproduction and Stable Coexistence of Identical Competitors. *Journal of Theoretical Biology* 193(3):465–473.

A. Függelék: Saját eredmények

Jelen mellékletben tételesen összefoglaltam azokat a tudományos kérdéseket, melyeket a munkám során megoldottam, a módszereket, melyeket a megoldás során alkalmaztam, valamint az általam kapott eredményeket.

- Az általam vizsgált kérdések és a megoldásukhoz használt módszerek:
 - Az egy és két fajra vonatkozó modellek numerikus szimulációja egy általam írt, Python nyelvű kód segítségével. (A kód a (C) függelékben olvasható.)
 - Az egy fajra vonatkozó, csak ökológiai visszacsatolást tartalmazó modell analitikus vizsgálata fixpontanalízis útján. (Ennek részetei a (B) függelékben olvashatók.)
 - Irodalomkutatás.
- A témavezetőmmel közös munka:
 - Részvétel a modellalkotásban.
 - Részvétel a két fajra vonatkozó modell analitikus vizsgálatában.
- A kapott eredményeim:
 - A két vizsgált szexuális kölcsönhatás reguláló képességeiben való alapvető különbség kvalitatív kimutatása.
 - A szexuális konfliktus két különböző hatásának (a nőstény termékenység csökkenésének és a nőstények megnövekedett halálozásának) külön-külön is tulajdonítható reguláló képességek felismerése.
 - A szexuális konfliktus következtében egy faj esetében fellépő oszcilláció paraméterfüggésének feltérképezése.
 - A szexuális konfliktus együttélés-fenntartó képességének, valamint a hím kompetíció esetében annak hiányának kvalitatív kimutatása.

B. Függelék: Az ökológiailag szabályozott populáció dinamikájának egyensúlyi pontjai

Szexuális kölcsönhatások hiányában, de feltéve, hogy az egy fajból álló rendszert ökológiai visszacsatolás szabályozza (vagyis $a \neq 0$), az egyensúly feltétele a következő:

$$\begin{aligned} f(x, y) &= \frac{1}{2}x\varrho(y) - hx - ax(x + y) = 0, \\ g(x, y) &= \frac{1}{2}x\varrho(y) - hy - ay(x + y) = 0. \end{aligned} \quad (\text{A1})$$

Ekkor a nőstények egyensúlyi egyenlete az alábbi alakot ölti:

$$\frac{1}{2}\varrho(y) - h - ax - ay = 0, \quad (\text{A2})$$

míg a hímek egyensúlyi egyenlete a következő lesz:

$$x = \frac{hy + ay^2}{\frac{1}{2}\varrho(y) - ay}. \quad (\text{A3})$$

Ez utóbbit behelyettesítve az (A2) egyenletbe:

$$\frac{1}{2}\varrho(y) - h - a\frac{hy + ay^2}{\frac{1}{2}\varrho(y) - ay} - ay = 0, \quad (\text{A4})$$

majd átszorozva a behelyettesített tört nevezőjével, és egyszerűsítés után:

$$\frac{1}{4}\varrho^2(y) - \varrho(y)ay - \frac{1}{2}\varrho(y)h = 0. \quad (\text{A5})$$

Kiemelve az $\frac{1}{4}\varrho(y)$ tagot, a következő szorzatot kapjuk:

$$\frac{1}{4}\varrho(y) [\varrho(y) - 4ay - 2h] = 0. \quad (\text{A6})$$

Feltéve, hogy $\varrho(y) \neq 0$, ebből következik, hogy:

$$\varrho(y) - 4ay - 2h = 0. \quad (\text{A7})$$

Mivel (A7) egy unimodális függvény, legfeljebb két megoldásunk lesz y -ra, és az (A3) egyenlet ezek mind-egyikéhez egyetlen x értéket rendel.

A dinamikához tartozó Jacobi-mátrix (**M**) elemei a következők:

$$\begin{aligned} \alpha &= \frac{\partial f}{\partial x} = \frac{1}{2}\varrho(y) - h - 2ax - ay \\ \beta &= \frac{\partial f}{\partial y} = \frac{1}{2}x\varrho'(y) - ax, \\ \gamma &= \frac{\partial g}{\partial x} = \frac{1}{2}\varrho(y) - ay, \\ \delta &= \frac{\partial g}{\partial y} = \frac{1}{2}x\varrho'(y) - h - 2ay - ax. \end{aligned} \quad (\text{A8})$$

Az egyensúlyi feltételből következik, hogy $\alpha < 0$, $\gamma > 0$, valamint figyelembe véve a (6) egyenlőtlenségeket, látható, hogy $\delta < 0$.

A Jacobi-mátrix sajátértékei ekkor az alábbi módon írhatók:

$$\lambda_{1,2} = \frac{\text{tr}\mathbf{M} \pm \sqrt{\text{tr}\mathbf{M}^2 - 4\det\mathbf{M}}}{2} = \frac{(\alpha + \delta) \pm \sqrt{(\alpha + \delta)^2 - 4(\alpha\delta - \beta\gamma)}}{2}. \quad (\text{A9})$$

Itt a diszkrimináns értéke:

$$(\alpha - \delta)^2 + 4\beta\gamma. \quad (\text{A10})$$

Látható tehát, hogy a komplex sajátértékek, vagyis az oszcilláció megjelenésének feltétele: $\beta < 0$.

Ha a hímek létszáma alacsony, β és γ előjele megegyezik (mindkettő pozitív), így az Allee-egyensúlyhoz tartozó sajátértékek valósak. És mivel α és δ negatív, ezért a két sajátérték előjelei különbözők lesznek, melyből következik, hogy az Allee-egyensúlyhoz egy nyeregpont tartozik.

Az ökológiailag regulált egyensúlyi pont stabil. Ha a hímek koncentrációja a populációban magas, β csak akkor lehet pozitív, ha:

$$\left| \varrho'(y) - \frac{\varrho(y)}{y} \right| < |-h - ay|. \quad (\text{A11})$$

Mivel $\varrho'(y)$ csökkenő függvény, valamint $\lim_{y \rightarrow \infty} \varrho(y) = \varrho_m$ (lásd: (6) egyenlőtlenségek), nagy hím koncentráció esetén a fenti feltétel teljesül. Ez azt jelenti, hogy az ökológiailag szabályozott egyensúlyi ponthoz tartozó sajátértékek is valósak, ez a fixpont tehát egy stabil csomópont.

C. Függelék: A modellek numerikus vizsgálatához használt Python-kód

```
import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt
from scipy import integrate
import matplotlib.cm as cm

# This code is used for creating the simulations of the article "Coexistence Maintained
# by Sexual Interactions" by Adina F. Fébert and Géza Meszéna,
# and also the simulations for this TDK work.

# First we introduce a general flow chart function, then we generate the figures
# both for the single species model and the two species model.
# The code fragment marked SINGLE SPECIES I. is needed to generate Figure 1 of the article,
# and Figure 3 of this work.
# The code fragments marked TWO SPECIES II-IV. are needed to generate Figure 2 of the article,
# and Figure 4 of this work.
# The code fragment marked SINGLE SPECIES V. generates Figure 3 of the article,
# and Figure 5 of this work.
# The code fragments marked TWO SPECIES VI-IX. are needed to generate Figure 4 of the article,
# and figure 6 of this work.

def plot_flow_field(f, x_range, y_range, args=(), n_grid=100,
                   color='thistle', density=2.4, line_width=1, arrow_size=7,
                   markers=None, isoclines=None, plot_width=2200, plot_height=2040, **kwargs):
    """
    This piece of code is based on the work of Justin S. Bois (2018):
    http://be150.caltech.edu/2018/handouts/l18\_phase\_portraits.html

    Some changes had been made, including the representation of markers.

    -----

    Plots the flow field with line thickness proportional to speed.

    Parameters
    -----
    f : function for form f(y, t, *args)
        Must return a 2-array.
    x_range : array_like, shape (2,)
        Range of values for x-axis.
    y_range : array_like, shape (2,)
        Range of values for y-axis.
    args : tuple, default ()
        Additional arguments to be passed to f
    n_grid : int, default 100
        Number of grid points to use in computing
        derivatives on phase portrait.
    markers : list or None, default None
        List of tuples where each tuple contains a point, its corresponding color, and marker style.
```

Returns

output : Matplotlib Axis instance

Axis with streamplot included.

"""

Set up u,v space

x = np.linspace(x_range[0], x_range[1], n_grid)

y = np.linspace(y_range[0], y_range[1], n_grid)

xx, yy = np.meshgrid(x, y)

Compute derivatives

u = np.empty_like(xx)

v = np.empty_like(xx)

for i in range(xx.shape[0]):

for j in range(xx.shape[1]):

u[i, j], v[i, j] = f(np.array([xx[i, j], yy[i, j]]), None, *args)

Make stream plot

ax = plt.streamplot(x,
 y,
 u,
 v,
 density=density,
 color=u,
 cmap='viridis',
 **kwargs)

Adding markers if points are provided

if markers is not None:

for point, color, marker, markerfacecolor in markers:

plt.plot(point[0], point[1], marker=marker, markersize=10, color=color,
 markerfacecolor=markerfacecolor)

return ax

I. SINGLE SPECIES: ecological regulation

(generating Figure 1 of the article and Figure 3 of this work)

def EcologicalRegulation(Q, t, h, k, b, T, a):

"""ODEs for ecologically regulated system"""

x, y = Q

dotx = 1/2*x*b*y/(1+b*y*T) - h*x - a*x*(x + y)

doty = 1/2*x*b*y/(1+b*y*T) - k*y - a*y*(x + y)

return np.array([dotx, doty])

Params

h_ecol = 0.2 *# natural mortality rate of females*

k_ecol = 0.2 *# natural mortality rate of males*

T_ecol = 0.2/10 *# handling time*

b_ecol = 1/15*10

x0_ecol = 25 *# initial number of females*

y0_ecol = 25 *# initial number of males*

```

a_ecol = 1/15*0.8 # ecological regulation

# Calculating the fixed points

fix_ecol_x1 = -(np.sqrt((4*a_ecol + b_ecol*(2*h_ecol*T_ecol - 1))**2 -
32*a_ecol*b_ecol*h_ecol*T_ecol) + 4*a_ecol + 2*b_ecol*h_ecol*T_ecol
- b_ecol)/(8*a_ecol*b_ecol*T_ecol)
fix_ecol_y1 = -(np.sqrt((4*a_ecol + b_ecol*(2*h_ecol*T_ecol - 1))**2 -
32*a_ecol*b_ecol*h_ecol*T_ecol) + 4*a_ecol + 2*b_ecol*h_ecol*T_ecol -
b_ecol)/(8*a_ecol*b_ecol*T_ecol)

fix_ecol_x2 = (np.sqrt((4*a_ecol + b_ecol*(2*h_ecol*T_ecol - 1))**2
- 32*a_ecol*b_ecol*h_ecol*T_ecol) - 4*a_ecol - 2*b_ecol*h_ecol*T_ecol + b_ecol)/
(8*a_ecol*b_ecol*T_ecol)
fix_ecol_y2 = (np.sqrt((4*a_ecol + b_ecol*(2*h_ecol*T_ecol - 1))**2
- 32*a_ecol*b_ecol*h_ecol*T_ecol) - 4*a_ecol - 2*b_ecol*h_ecol*T_ecol + b_ecol)/
(8*a_ecol*b_ecol*T_ecol)

# Calculating the gradients

def grad_ecol_f(x, y, h, b, T, a):
    dx = a*(-2*x - y) - (2*h + b*(-1 + 2*h*T)*y)/(2*(1 + b*T*y))
    dy = (x*(b - 2*a*(b*T*y + 1)**2))/(2*(b*T*y + 1)**2)
    return (dx, dy)

def grad_ecol_g(x, y, h, b, T, a):
    dx = (b*y)/(2+2*b*y*T) - a*y
    dy = -a*(x+2*y) + (b*x)/(2*(1+b*y*T)**2)-h
    return (dx, dy)

grad_ecol_f_saddle = grad_ecol_f(fix_ecol_x1, fix_ecol_y1, h_ecol, b_ecol, T_ecol, a_ecol)
grad_ecol_g_saddle = grad_ecol_g(fix_ecol_x1, fix_ecol_y1, h_ecol, b_ecol, T_ecol, a_ecol)

grad_ecol_f_fix = grad_ecol_f(fix_ecol_x2, fix_ecol_y2, h_ecol, b_ecol, T_ecol, a_ecol)
grad_ecol_g_fix = grad_ecol_g(fix_ecol_x2, fix_ecol_y2, h_ecol, b_ecol, T_ecol, a_ecol)

# Fixed points to plot on phase diagram
points_ecol = [((fix_ecol_x1, fix_ecol_y1), 'black', 'o', 'none'), ((fix_ecol_x2, fix_ecol_y2),
'black', 'o', 'black')]

# Plotting phase diagram
plt.figure(figsize=(10,10))
p_ecol = plot_flow_field(EcologicalRegulation, (0,450), (0,450),
args=(h_ecol, k_ecol, b_ecol, T_ecol, a_ecol), markers=points_ecol)
plt.xlabel('Number of Females', fontsize='14')
plt.ylabel('Number of Males', fontsize='14')

# Points for isoclines
x_ecol=np.linspace(0,450,100000)

# Isoclines for females and males respectively
def isocline_ecol_x1(x, h, b, T, a):

```

```

"""
First part of female isocline.
(The two functions are valid for a section of the curve.
On the non-assigned segment, both functions have a negative number below the root sign.
This is indicated by the error messages, but it is not a significant issue
since the two functions are used to calculate the entire curve.)
"""
return (np.sqrt((2*a*b*T*x + 2*a + 2*b*h*T - b)**2 - 8*a*b*T*(2*a*x + 2*h))
- 2*a*b*T*x - 2*a - 2*b*h*T + b)/(4*a*b*T)

def isocline_ecol_x2(x, h, b, T, a):
    """
    Second part of female isocline.
    (The two functions are valid for a section of the curve.
    On the non-assigned segment, both functions have a negative number below the root sign.
    This is indicated by the error messages, but it is not a significant issue
    since the two functions are used to calculate the entire curve.)
    """
    return (-np.sqrt((2*a*b*T*x + 2*a + 2*b*h*T - b)**2 - 8*a*b*T*(2*a*x + 2*h))
- 2*a*b*T*x - 2*a - 2*b*h*T + b)/(4*a*b*T)

def isocline_ecol_y(x, k, b, T, a):
    """
    Male isocline.
    """
    return -(a + b*k*T + a*b*T*x - 1/2*np.sqrt(-8*a*b*T*(2*k + 2*a*x - b*x) + 4*(a + b*k*T +
a*b*T*x)**2))/(2*a*b*T)

plt.plot(x_ecol, isocline_ecol_x1(x_ecol, h_ecol, b_ecol, T_ecol, a_ecol), color='black',
linewidth=2.5)
plt.plot(x_ecol, isocline_ecol_x2(x_ecol, h_ecol, b_ecol, T_ecol, a_ecol), color='black',
linewidth=2.5)
plt.plot(x_ecol, isocline_ecol_y(x_ecol, k_ecol, b_ecol, T_ecol, a_ecol), color='black',
linestyle='--', linewidth=2.5)
plt.quiver(fix_ecol_x1, fix_ecol_y1, grad_ecol_f_saddle[0],
grad_ecol_f_saddle[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.quiver(fix_ecol_x1, fix_ecol_y1, grad_ecol_g_saddle[0],
grad_ecol_g_saddle[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.quiver(fix_ecol_x2, fix_ecol_y2, grad_ecol_f_fix[0],
grad_ecol_f_fix[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.quiver(fix_ecol_x2, fix_ecol_y2, grad_ecol_g_fix[0],
grad_ecol_g_fix[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.ylim(0,450)
plt.xlim(0,450)
plt.show()

# II. SINGLE SPECIES: individual effects of female harm
# (generating Figure 2/B of the article and Figure 4/B of this work)

def SexualConflict(Q, t, h, k, s1, s2, b, T, a):
    """ODEs for a system regulated by female harm"""
    x, y = Q

```

```

dotx = 1/2*x*(b*y/(1+b*y*T)-s1*y) - h*x - a*x*(x + y) - s2*x*y
doty = 1/2*x*(b*y/(1+b*y*T)-s1*y) - k*y - a*y*(x + y)
return np.array([dotx, doty])

# Params
h_femharm = 0.2 # natural mortality rate of females
k_femharm = 0.2 # natural mortality rate of males
b_femharm = 1/15*2
a_femharm = 1/15*0
T_femharm = 0.8 # handling time
s1_femharm = 1/15*0.08 # decrease in fertility
s2_femharm = 1/15*0.08 # decrease in female lifespan

# Fixed points

# stable fixed point:
x_eq_femharm = 1/(2*(b_femharm*h_femharm*s1_femharm*T_femharm + b_femharm*s2_femharm -
s1_femharm*s2_femharm))*(np.sqrt((2*b_femharm*h_femharm*k_femharm*T_femharm-
b_femharm*k_femharm-2*k_femharm*s2_femharm+k_femharm*s1_femharm)**2
-8*k_femharm**2*(b_femharm*h_femharm*s1_femharm*T_femharm+b_femharm*s2_femharm-
s1_femharm*s2_femharm))-2*b_femharm*h_femharm*k_femharm*T_femharm+b_femharm*k_femharm
+2*k_femharm*s2_femharm-k_femharm*s2_femharm)
y_eq_femharm = (np.sqrt(b_femharm**2*(1-2*h_femharm*T_femharm)**2
-2*b_femharm*(2*h_femharm*T_femharm+1)*(s1_femharm+2*s2_femharm)+
(s1_femharm+2*s2_femharm)**2)-2*b_femharm*h_femharm*T_femharm+b_femharm-s1_femharm-2*s2_femharm)
/(2*b_femharm*T_femharm*(s1_femharm+2*s2_femharm))

# saddle:
x_saddle_femharm = 1/(2*(b_femharm*h_femharm*s1_femharm*T_femharm + b_femharm*s2_femharm -
s1_femharm*s2_femharm))*(-np.sqrt((2*b_femharm*h_femharm*k_femharm*T_femharm-
b_femharm*k_femharm-2*k_femharm*s2_femharm+k_femharm*s1_femharm)**2
-8*k_femharm**2*(b_femharm*h_femharm*s1_femharm*T_femharm+b_femharm*s2_femharm-
s1_femharm*s2_femharm))-2*b_femharm*h_femharm*k_femharm*T_femharm
+b_femharm*k_femharm+2*k_femharm*s2_femharm-k_femharm*s2_femharm)
y_saddle_femharm = (-np.sqrt(b_femharm**2*(1-2*h_femharm*T_femharm)**2
-2*b_femharm*(2*h_femharm*T_femharm+1)*(s1_femharm+2*s2_femharm)
+(s1_femharm+2*s2_femharm)**2)-2*b_femharm*h_femharm*T_femharm+b_femharm-s1_femharm-2*s2_femharm)
/(2*b_femharm*T_femharm*(s1_femharm+2*s2_femharm))

# Gradients

def grad_femharm_f(x, y, h, s1, s2, b, T, a):
    dx = -a*(2*x+y) + 1/2*y*(b/(1+b*y*T) - s1 - 2*s2) - h
    dy = 1/2*x*(-2*a + b/(1+b*y*T)**2 - s1 - 2*s2)
    return (dx, dy)

def grad_femharm_g(x, y, h, s1, b, T, a):
    dx = 1/2*y*(-2*a + b/(b*T*y + 1) - s1)
    dy = 1/2*(-2*h - s1*x - 2*a*(x + 2*y) + (b*x)/(1 + b*T*y)**2)
    return (dx, dy)

grad_femharm_f_saddle = grad_femharm_f(x_saddle_femharm, y_saddle_femharm, h_femharm, s1_femharm,
s2_femharm, b_femharm, T_femharm, a_femharm)

```

```

grad_femharm_g_saddle = grad_femharm_g(x_saddle_femharm, y_saddle_femharm, h_femharm, s1_femharm,
b_femharm, T_femharm, a_femharm)

grad_femharm_f_fix = grad_femharm_f(x_eq_femharm, y_eq_femharm, h_femharm, s1_femharm, s2_femharm,
b_femharm, T_femharm, a_femharm)
grad_femharm_g_fix = grad_femharm_g(x_eq_femharm, y_eq_femharm, h_femharm, s1_femharm, b_femharm,
T_femharm, a_femharm)

# Fixed points to plot on phase diagram
points_femharm = [((x_saddle_femharm, y_saddle_femharm), 'black', 'o', 'none'), ((x_eq_femharm,
y_eq_femharm), 'black', 'o', 'black')]

# Plotting phase diagram
plt.figure(figsize=(10,10))
p_femharm = plot_flow_field(SexualConflict, (0,50), (0,50), args=(h_femharm, k_femharm, s1_femharm,
s2_femharm, b_femharm, T_femharm, a_femharm), markers=points_femharm)
plt.xlabel('Number of Females', fontsize='14')
plt.ylabel('Number of Males', fontsize='14')

# Points for isoclines
x_femharm=np.linspace(0,50,1000)

def isocline_y_femharm(x, h, k, s1, b, T, a):
    """ Male isocline. Note: female isocline is x=0 in this case."""
    return -(2*a + 2*b*k*T + 2*a*b*T*x + b*s1*T*x - np.sqrt(-8*a*b*T*(2*k + (2*a - b + s1)*x) +
(b*T*(2*k + s1*x) + 2*a*(1 + b*T*x))**2))/(4*a*b*T)

plt.axhline(y=y_saddle_femharm, color='black', linewidth=2.5)
plt.axhline(y=y_eq_femharm, color='black', linewidth=2.5)
# Note: A negligible amount of ecological feedback was applied to avoid
# the appearance of a division by zero.
plt.plot(x_femharm, isocline_y_femharm(x_femharm, h_femharm, k_femharm, s1_femharm,
b_femharm, T_femharm, 10**(-10)), color='black', linestyle='--', linewidth=2.5)
plt.quiver(x_saddle_femharm, y_saddle_femharm, grad_femharm_f_saddle[0],
grad_femharm_f_saddle[1], headlength=3.5, headaxislength=2.5)
plt.quiver(x_saddle_femharm, y_saddle_femharm, grad_femharm_g_saddle[0],
grad_femharm_g_saddle[1], headlength=3.5, headaxislength=2.5)
plt.quiver(x_eq_femharm, y_eq_femharm, grad_femharm_f_fix[0],
grad_femharm_f_fix[1], headlength=3.5, headaxislength=2.5)
plt.quiver(x_eq_femharm, y_eq_femharm, grad_femharm_g_fix[0],
grad_femharm_g_fix[1], headlength=3.5, headaxislength=2.5)
plt.ylim(0,50)
plt.xlim(0,50)
plt.show()

# III. SINGLE SPECIES: individual effects of male-male competition
# (generating Figure 2/A of the article and Figure 4/A of this work)

def MaleCompetition(Q, t, h, k, v, b, T, a):
    """ODEs for a system regulated by male-male competition"""
    x, y = Q
    dotx = 1/2*x*b*y/(1+b*y*T) - h*x - a*x*(x + y)

```

```

doty = 1/2*x*b*y/(1+b*y*T) - k*y - a*y*(x + y) - v*y**2
return np.array([dotx, doty])

# Params
h_malecomp = 0.2 # natural mortality rate of females
k_malecomp = 0.2 # natural mortality rate of males
T_malecomp = 0.2 # handling time
b_malecomp = 10
T2_malecomp = 0.9819
b2_malecomp = 0.1
a_malecomp = 0 # ecological regulation
v_malecomp = 0.1 # strength of male-male competition

# Fixed point

# saddle
x_saddle_malecomp = (b2_malecomp*k_malecomp*(2-4*h_malecomp*T2_malecomp)+4*h_malecomp*v_malecomp)
/((b2_malecomp-2*h_malecomp*b2_malecomp*T2_malecomp)**2)
y_saddle_malecomp = (2*h_malecomp)/(b2_malecomp-2*h_malecomp*b2_malecomp*T2_malecomp)

# Gradients

def grad_malecomp_f(x, y, h, b, T, a):
    dx = a*(-2*x - y) - (b*y*(2*h*T - 1) + 2*h)/(2*(b*T*y + 1))
    dy = (b*x)/(2*(b*T*y + 1)**2) - a*x
    return (dx, dy)

def grad_malecomp_g(x, y, h, v, b, T, a):
    dx = y*(b/(2*(b*T*y + 1)) - a)
    dy = -2*y*(a + v) - a*x + (b*x)/(2*(b*T*y + 1)**2) - h
    return (dx, dy)

grad_malecomp_f_saddle = grad_malecomp_f(x_saddle_malecomp, y_saddle_malecomp,
h_malecomp, b2_malecomp, T2_malecomp, a_malecomp)
grad_malecomp_g_saddle = grad_malecomp_g(x_saddle_malecomp, y_saddle_malecomp,
h_malecomp, v_malecomp, b2_malecomp, T2_malecomp, a_malecomp)

# Fixed points to plot on phase diagram
points_malecomp=[(x_saddle_malecomp,y_saddle_malecomp), 'black', 'o', 'none']]

# Plotting phase diagram
plt.figure(figsize=(10,10))
p = plot_flow_field(MaleCompetition, (0,50), (0,50), args=(h_malecomp, k_malecomp,
v_malecomp, b2_malecomp, T2_malecomp, a_malecomp), markers=points_malecomp)
plt.xlabel('Number of Females', fontsize='14')
plt.ylabel('Number of Males', fontsize='14')

# Points for isoclines
x_malecomp=np.linspace(0,50,100000)

def isocline_y_malecomp(x, h, k, v, b, T):
    """ Male isocline. Note: female isocline is x=0 in this case."""
    return -(b*k*T + v - np.sqrt(-2*b*k*T*v + v**2 + b**2*T*(k**2*T + 2*v*x)))/(2*b*T*v)

```

```

plt.plot(x_malecomp, isocline_y_malecomp(x_malecomp, h_malecomp, k_malecomp, v_malecomp,
b2_malecomp, T2_malecomp), color='black', linestyle='--', linewidth=2.5)
plt.axhline(y=y_saddle_malecomp, color='black', linewidth=2.5)
plt.quiver(x_saddle_malecomp, y_saddle_malecomp, grad_malecomp_f_saddle[0],
grad_malecomp_f_saddle[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.quiver(x_saddle_malecomp,y_saddle_malecomp, grad_malecomp_g_saddle[0],
grad_malecomp_g_saddle[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.ylim(0,50)
plt.xlim(0,50)
plt.show()

```

IV. SINGLE SPECIES: collective effects of female harm and male-male competition
(generating Figure 2/C of the article and Figure 4/C of this work)

```

def SingleSpecies(Q, t, h, k, s1, s2, v, b, T, a):
    """ODEs for a system regulated by both female harm and male-male competition"""
    x, y = Q
    dotx = 1/2*x*(b*y/(1+b*y*T)-s1*y) - h*x - a*x*(x + y) - s2*x*y
    doty = 1/2*x*(b*y/(1+b*y*T)-s1*y) - k*y - a*y*(x + y) - v*y**2
    return np.array([dotx, doty])

# Params
T_single = 0.8 # handling time
b_single=10*1/170*10
a0_single = 0 # ecological regulation
a_single = 0.001
h_single = 0.2 # natural mortality rate of females
k_single = 0.2 # natural mortality rate of males
v_single = 1/2*0.1 # strength of male-male competition
s1_single = 1/3*0.08 # decrease in fertility
s2_single = 1/3*0.08 # decrease in female lifespan

# Fixed points

y_eq_single = (-2*b_single*h_single*T_single+b_single
-s1_single-2*s2_single+np.sqrt(b_single**2*(1-2*h_single*T_single)**2
-2*b_single*(2*h_single*T_single+1)*(s1_single+2*s2_single)
+(s1_single+2*s2_single)**2))/(2*b_single*T_single*(s1_single+2*s2_single))
x_eq_single = -(2*(1+b_single*y_eq_single*T_single)*(k_single+v_single*y_eq_single))
/(b_single*(s1_single*T_single*y_eq_single-1)+s1_single)
y_saddle_single = (-2*b_single*h_single*T_single+b_single-s1_single-2*s2_single
-np.sqrt(b_single**2*(1-2*h_single*T_single)**2
-2*b_single*(2*h_single*T_single+1)*(s1_single+2*s2_single)
+(s1_single+2*s2_single)**2))/(2*b_single*T_single*(s1_single+2*s2_single))
x_saddle_single = -(2*(1+b_single*y_saddle_single*T_single)*(k_single+v_single*y_saddle_single))
/(b_single*(s1_single*T_single*y_saddle_single-1)+s1_single)

# Gradients

def grad_single_f(x, y, h, s1, s2, b, T, a):
    dx = -a*(2*x+y) + 1/2*y*(b/(1+b*y*T) - s1 - 2*s2) - h
    dy = 1/2*x*(-2*a + b/(1+b*y*T)**2 - s1 - 2*s2)
    return (dx, dy)

```

```

def grad_single_g(x, y, h, s1, v, b, T, a):
    dx = 1/2*y*(-2*a + b/(1+b*y*T) - s1)
    dy = 1/2*(-x*(2*a + s1) - 4*y*(a+v) + (b*x)/(1+b*y*T)**2 - 2*h)
    return (dx, dy)

grad_single_f_saddle = grad_single_f(x_saddle_single, y_saddle_single, h_single,
s1_single, s2_single, b_single, T_single, a0_single)
grad_single_g_saddle = grad_single_g(x_saddle_single, y_saddle_single, h_single,
s1_single, v_single, b_single, T_single, a0_single)

grad_single_f_eq = grad_single_f(x_eq_single, y_eq_single, h_single, s1_single,
s2_single, b_single, T_single, a0_single)
grad_single_g_eq = grad_single_g(x_eq_single, y_eq_single, h_single, s1_single,
v_single, b_single, T_single, a0_single)

# Fixed points to plot on phase diagram

points_single = [(x_saddle_single, y_saddle_single), 'black', 'o', 'none'],
((x_eq_single, y_eq_single), 'black', 'o', 'black')]

# Plotting phase diagram
plt.figure(figsize=(10,10))
p = plot_flow_field(SingleSpecies, (0,18), (0,18), args=(h_single, k_single,
s1_single, s2_single, v_single, b_single, T_single, a0_single), markers=points_single)
plt.xlabel('Number of Females', fontsize='14')
plt.ylabel('Number of Males', fontsize='14')

# Points for isoclines
x_single=np.linspace(0,18,1000)

def isocline_y_single(x, k,v, s1, b, T):
    """ Male isocline. Note: female isocline is x=0 in this case."""
    return (-2*b*k*T - 2*v - b*s1*T*x + np.sqrt(8*b*T*v*(-2*k + (b - s1)*x)
+ (2*v + b*T*(2*k + s1*x)**2)))/(4*b*T*v)

plt.plot(x_single, isocline_y_single(x_single, k_single, v_single, s1_single,
b_single, T_single), color='black', linestyle='--', linewidth=2.5)
plt.axhline(y=y_saddle_single, color='black', linewidth=2.5)
plt.axhline(y=y_eq_single, color='black', linewidth=2.5)
plt.quiver(x_saddle_single, y_saddle_single, grad_single_f_saddle[0],
grad_single_f_saddle[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.quiver(x_saddle_single, y_saddle_single, grad_single_g_saddle[0],
grad_single_g_saddle[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.quiver(x_eq_single, y_eq_single, grad_single_f_eq[0],
grad_single_f_eq[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.quiver(x_eq_single, y_eq_single, grad_single_g_eq[0],
grad_single_g_eq[1],headlength=3.5,headaxislength=2.5)
plt.ylim(0,18)
plt.xlim(0,18)
plt.show()

# V. SINGLE SPECIES: Parameter dependence

```

```

# (generating Figure 3 of the article and Figure 5 of this work)

Nt = 1000 # number of time points
tmax_longer = 80 # maximal time
t_longer = np.linspace(0.,tmax_longer, Nt) # time

x0 = 25 # initial number of females
y0 = 25 # initial number of males
X0 = [x0, y0]

# General values of parameters

h = 0.2 # natural mortality rate of females
k = 0.2 # natural mortality rate of males
T = 0.8 # handling time
b = 2
a = 0 # ecological regulation
s1 = 0 # decrease in fertility
s2 = 0 # decrease in female lifespan
s1_T = 0.01 # decrease in fertility in case of different handling times
s2_T = 0.01 # decrease in lifespan in case of different handling times
T_v = 0.9819 # handling time in case of different v parameters
b_v = 0.1

# parameter scales

s = np.linspace(0.005, 0.1, 5) # a scale for the strength of female harm
                                # (either a decrease in fertility or lifespan)
T_h = np.linspace(0.04, 1, 5) # a scale for the length of handling time
v_s = np.linspace(0.01, 0.1, 5) # a scale for the strength of male-male competition

# numbers of parameter values and creating different colours for plotting each of them
nums_s=np.random.random((5,len(s))) # the number of different s parameter values
                                     # chosen from the scale
colors_s = cm.rainbow(np.linspace(0, 1, nums_s.shape[0])) # different colour
                                                         # for each s value
nums_T=np.random.random((5,len(s))) # the number of different T parameter values
                                     # chosen from the scale
colors_T = cm.rainbow(np.linspace(0, 1, nums_T.shape[0])) # different colour for
                                                         # each T value
nums_v=np.random.random((10,len(v_s))) # the number of different v parameter values
                                         # chosen from the scale
colors_v = cm.rainbow(np.linspace(0, 1, nums_v.shape[0])) # different colour for
                                                         # each v value

# The effect of female harm according to the strength of decrease in female fertility
# Changing the value of parameter s1 while every other parameter remains the same

fig, axes = plt.subplots(1,3, figsize=(15, 5)) # three subplots in a row

for i, s1 in enumerate(s):
    res_i = integrate.odeint(SexualConflict, X0, t_longer, args=(h, k, s1, s2, b, T, a))
    x_i, y_i = res_i.T

```

```

ax_x = axes[0] # subplot for females
ax_y = axes[1] # subplot for males
ax_total = axes[2] # subplot for the total population

ax_x.plot(t_longer, x_i, linestyle='-', color = colors_s[i], label=f's1={s1:.3f}')
ax_y.plot(t_longer, y_i, linestyle='-', color = colors_s[i], label=f's1={s1:.3f}')
ax_total.plot(t_longer, x_i + y_i, linestyle='-', color = colors_s[i], label=f's1={s1:.3f}')

ax_x.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_x.set_ylabel('Number of Females', fontsize=14)
ax_y.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_y.set_ylabel('Number of Males', fontsize=14)
ax_total.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_total.set_ylabel('Total Population', fontsize=14)

ax_x.legend(loc='center right')
ax_y.legend(loc='center right')
ax_total.legend(loc='center right')
ax_x.grid()
ax_y.grid()
ax_total.grid()

plt.tight_layout()
plt.subplots_adjust(top=0.85) # positioning of title
plt.show()

# The effect of female harm according to the strength of decrease in female lifespan
# Changing the value of parameter s2 while every other parameter remains the same

fig, axes = plt.subplots(1,3, figsize=(15, 5)) # three subplots in a row

for i, s2 in enumerate(s):
    res_i = integrate.odeint(SexualConflict, [2, 2], t_longer, args=(h, k, s1, s2, b, T, a))
    x_i, y_i = res_i.T
    ax_x = axes[0] # subplot for females
    ax_y = axes[1] # subplot for males
    ax_total = axes[2] # subplot for the total population

    ax_x.plot(t_longer, x_i, linestyle='-', color = colors_s[i], label=f's2={s2:.3f}')
    ax_y.plot(t_longer, y_i, linestyle='-', color = colors_s[i], label=f's2={s2:.3f}')
    ax_total.plot(t_longer, x_i + y_i, linestyle='-', color = colors_s[i], label=f's2={s2:.3f}')

    ax_x.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
    ax_x.set_ylabel('Number of Females', fontsize=14)
    ax_y.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
    ax_y.set_ylabel('Number of Males', fontsize=14)
    ax_total.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
    ax_total.set_ylabel('Total Population', fontsize=14)

    ax_x.legend(loc='upper right')
    ax_y.legend(loc='upper right')
    ax_total.legend(loc='upper right')
    ax_x.grid()
    ax_y.grid()

```

```

ax_total.grid()

plt.tight_layout()
plt.subplots_adjust(top=0.85) # positioning of title
plt.show()

# The effect of female harm according to the length of handling time
# Changing the value of parameter T while every other parameter remains the same

fig, axes = plt.subplots(1,3, figsize=(15, 5)) # three subplots in a row

for i, T in enumerate(T_h):
    res_i = integrate.odeint(SexualConflict, X0, t_longer, args=(h, k, s1_T, s2_T, b, T, a))
    x_i, y_i = res_i.T
    ax_x = axes[0] # subplot for females
    ax_y = axes[1] # subplot for males
    ax_total = axes[2] # subplot for the total population

    ax_x.plot(t_longer, x_i, linestyle='-', color = colors_T[i], label=f'T_h={T:.3f}')
    ax_y.plot(t_longer, y_i, linestyle='-', color = colors_T[i], label=f'T_h={T:.3f}')
    ax_total.plot(t_longer, x_i + y_i, linestyle='-', color = colors_T[i], label=f'T_h={T:.3f}')

ax_x.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_x.set_ylabel('Number of Females', fontsize=14)
ax_y.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_y.set_ylabel('Number of Males', fontsize=14)
ax_total.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_total.set_ylabel('Total Population', fontsize=14)

ax_x.legend(loc='upper right')
ax_y.legend(loc='upper right')
ax_total.legend(loc='upper right')
ax_x.grid()
ax_y.grid()
ax_total.grid()

plt.tight_layout()
plt.subplots_adjust(top=0.85) # positioning of title
plt.show()

# The effect of male-male competition according to the length of handling time
# Changing the value of parameter v while every other parameter remains the same

fig, axes = plt.subplots(1,3, figsize=(15, 5)) # three subplots in a row

for i, v in enumerate(v_s):
    res_i = integrate.odeint(MaleCompetition, X0, t_longer, args=(h, k, v, b_v, T_v, a))
    x_i, y_i = res_i.T
    ax_x = axes[0] # subplot for females
    ax_y = axes[1] # subplot for males
    ax_total = axes[2] # subplot for total population

```

```

ax_x.plot(t_longer, x_i, linestyle='-', color = colors_v[i], label=f'v={v:.3f}')
ax_y.plot(t_longer, y_i, linestyle='-', color = colors_v[i], label=f'v={v:.3f}')
ax_total.plot(t_longer, x_i + y_i, linestyle='-', color = colors_v[i], label=f'v={v:.3f}')

ax_x.axhline(y=x_saddle_malecomp,linestyle='--', color='r', zorder=0,label='saddle point')
ax_y.axhline(y=y_saddle_malecomp,linestyle='--',color='r',zorder=0,label='saddle point')
ax_total.axhline(y=x_saddle_malecomp+y_saddle_malecomp,linestyle='--',color='r',
zorder=0,label='saddle point')

ax_x.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_x.set_ylabel('Number of Females', fontsize=14)
ax_y.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_y.set_ylabel('Number of Males', fontsize=14)
ax_total.set_xlabel('Time (t)', fontsize=14)
ax_total.set_ylabel('Total Population', fontsize=14)

ax_x.set_ylim(0,100)
ax_y.set_ylim(0,100)
ax_total.set_ylim(0,100)

ax_x.legend()
ax_y.legend()
ax_total.legend()
ax_x.grid()
ax_y.grid()
ax_total.grid()

plt.tight_layout()
plt.subplots_adjust(top=0.85) # positioning of title
plt.show()

# VI. TWO SPECIES: In absence of sexual interactions
# (generating Figure 4/A of the article and Figure 6/A of this work)

def TwoSpecies(Q, t, h_A, k_A, h_B, k_B, s1_A, s1_B, s2_A, s2_B, v_AA, v_BB, v_AB,
v_BA, b_A, b_B, T_A, T_B, a):
    """ODEs for two populations with both female harm and male-male competition"""
    x_A, y_A, x_B, y_B = Q
    dotx_A = 1/2*x_A*(b_A*y_A/(1+b_A*y_A*T_A)-s1_A*y_A) - h_A*x_A - a*(x_A**2
+ x_A*y_A + x_A*x_B + x_A*y_B) - s2_A*x_A*y_A
    doty_A = 1/2*x_A*(b_A*y_A/(1+b_A*y_A*T_A)-s1_A*y_A) - k_A*y_A - a*(y_A**2
+ y_A*x_A + y_A*y_B + y_A*x_B)
    dotx_B = 1/2*x_B*(b_B*y_B/(1+b_B*y_B*T_B)-s1_B*y_B) - h_B*x_B - a*(x_B**2
+ x_B*y_B + x_B*x_A + x_B*y_A) - s2_B*x_B*y_B
    doty_B = 1/2*x_B*(b_B*y_B/(1+b_B*y_B*T_B)-s1_B*y_B) - k_B*y_B - a*(y_B**2
+ y_B*x_B + y_B*y_A + y_B*x_A)
    return np.array([dotx_A, doty_A, dotx_B, doty_B])

# General parameters
x0_A= 15 # initial number of females A
y0_A = 15 # initial number of males A

```

```

x0_B = 15 # initial number of females B
y0_B = 15 # initial number of males B
X0_2 = [x0_A, y0_A, x0_B, y0_B]

x0_A2= 25 # initial number of females A
y0_A2 = 25 # initial number of males A
x0_B2 = 25 # initial number of females B
y0_B2 = 25 # initial number of males B
X0_3 = [x0_A2, y0_A2, x0_B2, y0_B2]

h_A = 0.2 # natural mortality rate of females A
k_A = 0.2 # natural mortality rate of males A
h_B = 0.18 # natural mortality rate of females B
k_B = 0.18 # natural mortality rate of males B

# strength of male competition
v_AA = 0.1
v_AB = 0.0
v_BB = 0.1
v_BA = 0.0
v_AA_0 = 0.0
v_AB_0 = 0.0
v_BB_0 = 0.0
v_BA_0 = 0.0

# strength of female harm
s1_A = 0.01
s1_B = 0.01
s2_A = 0.01
s2_B = 0.01

T_two = 0.8 # handling time
b_two=10*1/170*10
a0_two = 0
a_two = 0.001
T_A = 0.2
b_A = 0.1
T_B = 0.2
b_B = 0.1

Nt_two = 1000 # number of time points
tmax_two = 80 # maximal time
t_two = np.linspace(0.,tmax_two, Nt_two) # time

Nt_two2 = 1000 # number of time points
tmax_two2 = 30 # maximal time
t_two2 = np.linspace(0.,tmax_two2, Nt_two2) # time

# integrating function 'TwoSpecies' with the value zero for parameter v, s1 and s2
res_ecol = integrate.odeint(TwoSpecies, X0_2, t_two, args = (h_A, k_A, h_B, k_B, 0, 0,
0, 0, 0, 0, 0, 0, b_two, b_two, T_two, T_two, a_two))
x_A_ecol, y_A_ecol, x_B_ecol, y_B_ecol = res_ecol.T

plt.figure(figsize=(10,6))

```

```

plt.grid()
plt.plot(t_two, x_A_ecol+y_A_ecol, linestyle='-', label = 'total population A')
plt.plot(t_two, x_B_ecol+y_B_ecol, linestyle='-', label = 'total population B')
plt.plot(t_two, x_A_ecol, linestyle='dotted', label='females A')
plt.plot(t_two, y_A_ecol, linestyle='dotted', label = 'males A')
plt.plot(t_two, x_B_ecol, linestyle='dotted', label='females B')
plt.plot(t_two, y_B_ecol, linestyle='dotted', label = 'males B')
plt.xlabel('Time (t)', fontsize='14')
plt.ylabel('Number of Individuals (N)', fontsize='14')
plt.legend(loc=(0.72,0.15))

plt.show()

# VII. TWO SPECIES: Effect of male-male competition
# (generating Figure 4/B of the article and Figure 6/B of this work)

def MaleCompetition2(Q, t, h_A, k_A, h_B, k_B, v_AA, v_BB, v_AB, v_BA, b_A, b_B, T_A, T_B, a):
    """ODEs for two populations with male-male competition alone"""
    x_A, y_A, x_B, y_B = Q
    dotx_A = 1/2*x_A*b_A*y_A/(1+b_A*y_A*T_A) - h_A*x_A - a*x_A*(x_A + y_A + x_B + y_B)
    doty_A = 1/2*x_A*b_A*y_A/(1+b_A*y_A*T_A) - k_A*y_A - a*y_A*(x_A + y_A + x_B + y_B)
    - v_AA*y_A**2 - v_AB*y_A*y_B
    dotx_B = 1/2*x_B*b_B*y_B/(1+b_B*y_B*T_B) - h_B*x_B - a*x_B*(x_A + y_A + x_B + y_B)
    doty_B = 1/2*x_B*b_B*y_B/(1+b_B*y_B*T_B) - k_B*y_B - a*y_B*(x_A + y_A + x_B + y_B)
    - v_BB*y_B**2 - v_BA*y_B*y_A
    return np.array([dotx_A, doty_A, dotx_B, doty_B])

# integration
res_male = integrate.odeint(MaleCompetition2, X0_3, t_two2, args = (h_A, k_A, h_B,
k_B, v_AA, v_BB, v_AB, v_BA, b_A, b_B, T_A, T_B, a_two))
x_A_male, y_A_male, x_B_male, y_B_male = res_male.T

plt.figure(figsize=(10,6))
plt.grid()
plt.plot(t_two2, x_A_male+y_A_male, linestyle='-', label = 'total population A')
plt.plot(t_two2, x_B_male+y_B_male, linestyle='-', label = 'total population B')
plt.plot(t_two2, x_A_male, linestyle='dotted', label='females A')
plt.plot(t_two2, y_A_male, linestyle='dotted', label = 'males A')
plt.plot(t_two2, x_B_male, linestyle='dotted', label='females B')
plt.plot(t_two2, y_B_male, linestyle='dotted', label = 'males B')
plt.xlabel('Time (t)', fontsize='14')
plt.ylabel('Number of Individuals (N)', fontsize='14')
plt.legend()

plt.show()

# VIII. TWO SPECIES: Effect of female harm
# (generating Figure 4/C of the article and Figure 6/C of this work)

def SexualConflict2(Q, t, h_A, k_A, h_B, k_B, s1_A, s1_B, s2_A, s2_B, b_A, b_B, T_A, T_B, a):
    """ODEs for two populations with female harm alone"""
    x_A, y_A, x_B, y_B = Q

```

```

dotx_A = 1/2*x_A*(b_A*y_A/(1+b_A*y_A*T_A)-s1_A*y_A) - h_A*x_A - a*(x_A**2
+ x_A*y_A + x_A*x_B + x_A*y_B) - s2_A*x_A*y_A
doty_A = 1/2*x_A*(b_A*y_A/(1+b_A*y_A*T_A)-s1_A*y_A) - k_A*y_A - a*(y_A**2
+ y_A*x_A + y_A*y_B + y_A*x_B)
dotx_B = 1/2*x_B*(b_B*y_B/(1+b_B*y_B*T_B)-s1_B*y_B) - h_B*x_B - a*(x_B**2
+ x_B*y_B + x_B*x_A + x_B*y_A) - s2_B*x_B*y_B
doty_B = 1/2*x_B*(b_B*y_B/(1+b_B*y_B*T_B)-s1_B*y_B) - k_B*y_B - a*(y_B**2
+ y_B*x_B + y_B*y_A + y_B*x_A)
return np.array([dotx_A, doty_A, dotx_B, doty_B])

#integration
res_femharm = integrate.odeint(SexualConflict2, X0_3, t_two2,
args = (h_A, k_A, h_B, k_B, s1_A, s1_B, s2_A, s2_B, b_A, b_B, T_A, T_B, a_two))
x_A_femharm, y_A_femharm, x_B_femharm, y_B_femharm = res_femharm.T

plt.figure(figsize=(10,6))
plt.grid()
plt.plot(t_two2, x_A_femharm+y_A_femharm, linestyle='--', label = 'total population A')
plt.plot(t_two2, x_B_femharm+y_B_femharm, linestyle='--', label = 'total population B')
plt.plot(t_two2, x_A_femharm, linestyle='dotted', label='females A')
plt.plot(t_two2, y_A_femharm, linestyle='dotted', label = 'males A')
plt.plot(t_two2, x_B_femharm, linestyle='dotted', label='females B')
plt.plot(t_two2, y_B_femharm, linestyle='dotted', label = 'males B')
plt.xlabel('Time (t)', fontsize='14')
plt.ylabel('Number of Individuals (N)', fontsize='14')
plt.legend(loc=(0.7,0.15))

plt.show()

# IX. TWO SPECIES: Collective effect of female harm and male-male competition
# (generating Figure 4/D of the article and Figure 6/D of this work)

# integration
res_coll = integrate.odeint(TwoSpecies, X0_2, t_two, args = (h_A, k_A, h_B, k_B, s1_A,
s1_B, s2_A, s2_B, v_AA, v_BB, v_AB, v_BA, b, b, T, T, a))
x_A_coll, y_A_coll, x_B_coll, y_B_coll = res_coll.T

plt.figure(figsize=(10,6))
plt.grid()
plt.plot(t_two, x_A_coll+y_A_coll, linestyle='--', label = 'total population A')
plt.plot(t_two, x_B_coll+y_B_coll, linestyle='--', label = 'total population B')
plt.plot(t_two, x_A_coll, linestyle='dotted', label='females A')
plt.plot(t_two, y_A_coll, linestyle='dotted', label = 'males A')
plt.plot(t_two, x_B_coll, linestyle='dotted', label='females B')
plt.plot(t_two, y_B_coll, linestyle='dotted', label = 'males B')
plt.xlabel('Time (t)', fontsize='14')
plt.ylabel('Number of Individuals (N)', fontsize='14')
plt.legend()

plt.show()

```