

37. OTDK Biológia Szekció

Hozzájárulhatnak-e szexuális kölcsönhatások versengő populációk együttélésének dinamikus stabilitásához?

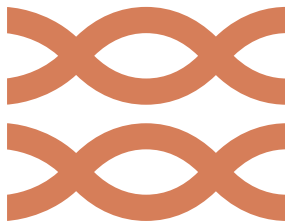
Fébert Fanni Adina

fizikus MSc, I. évfolyam

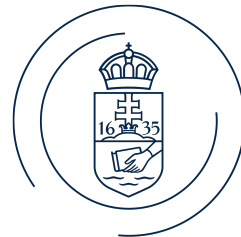
Témavezető:

Dr. Mészéna Géza

Egyetemi tanár, ELTE, Fizika Intézet, Biológiai Fizika Tanszék



**EVOLÚCIÓ-
TUDOMÁNYI
INTÉZET**



ELTE
EÖTVÖS LORÁND
UNIVERSITY

Evolúciótudományi Intézet

Küldő intézmény:

Eötvös Loránd Tudományegyetem

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.

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

A kölcsönható populációk viselkedését csatolt differenciál-egyenletekkel modelleztem, és vizsgáltam az együttélési fixpontok strukturális és dinamikai stabilitását. Eredményeim 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.

Eredményeim 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 12.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	4
1.1. Elméleti háttér: fajok együttélése	4
1.2. Kriptikus fajok	5
1.3. A vizsgált kölcsönhatások	7
1.3.1. Szexuális konfliktus	8
1.3.2. Hím kompetíció	8
1.4. A dolgozat célkitűzése	9
2. Modellek	10
2.1. Egy fajra	10
2.2. Két fajra	11
3. Eredmények	12
3.1. A regulálóképesség vizsgálata	12
3.2. Az együttélés fenntartása	18
4. Diskusszió	23
A. Függelék: Az ökológiailag szabályozott populáció dinamikájának egyensúlyi pontjai	28
B. Függelék: Szerzői hozzájárulás	31

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 ugyannyira legyen sikeres, pontosan ugyanakkora legyen a fitnessük. 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 fáziegyensúlyi szabályára hajaz. A fajok növekedési rátája a tápanyagkoncentrációktól függ. Egyensúlyban minden egyes 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 (Meszéna 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 paramétertartomány. Ha az elkülönülés megszűnik, az együttélés lehetősége beszűkül a nullmértékű paramétertartományra, vagyis arra az esetre, amikor a fitnesszek 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, ritkásan élő populációban nehéz párt találni, s ez lecsökkenti a termékenységet. Ezt a jelenséget Allee-effektusnak hívják, és később fontos szerepe lesz a dolgozatban.

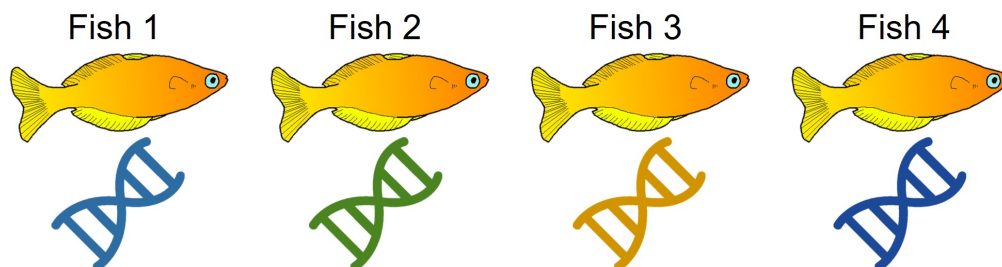
A kompetitív kizárás vs. együttélés kérdéseiről szóló viták végigkísérik az ökológia történetét, a kezdetektől napjainkig. A közelmúltban került az érdeklődés középpontjába a „kriptikus”, vagyis a ránézésre megkülönböztethetetlen fajok együttélése, mely kérdés e dolgozat központi témája.

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 feltárássra 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 Reproduc-

tive 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.

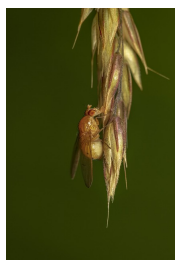
1.3. A vizsgált kölcsönhatások

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 legígéretesebb.

Választásunk a hím kompetícióra, valamint a hím-nőstény szexuális konfliktus egy bizonyos válfajára esett, melynél a túl sok hím párzási próbálkozása már a nőstények termékenységeinek 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 összeférhetetlensége miatt párizás közben sérüléseket okoznak a nőstényeknek. Ez egyrészt csökkenti a nőstények termékenységet, 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 jutattnak 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 (Rezac (2009)).

A mechanizmust a kriptikus fajok együttélésének vizsgálatával kapcsolatban ígéretessé teszi, hogy azon fajok között, melyekre jellemző a fent említett szexuális konfliktus, nagy számban találhatóak 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 territóriumaik 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 hímeiktől elszenvedett 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 termékenységét, és növeli azok halálozását. Hasonló módon a hím kompetíció a hímek halálozását növeli.

A populáció dinamikáját az alábbi differenciálegyenlet-rendszer modellezi:

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

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):

$$\rho(y) = \frac{by}{1 + byT_h}.\tag{2}$$

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 nőstények 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:

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

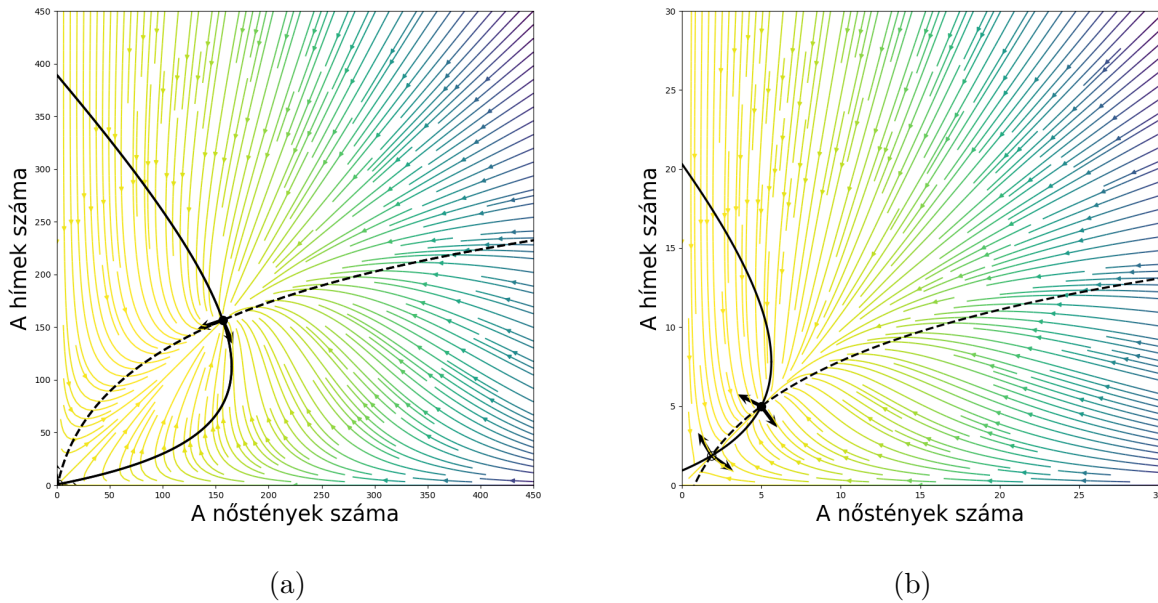
$$\begin{aligned}\frac{dx_B}{dt} &= \frac{1}{2}x_B (\rho_B(y_B) - s_{1BB}y_B - s_{1BA}y_A) - h_Bx_B - ax_B(x_A + y_A + x_B + y_B) - s_{2BB}x_By_B - s_{2BA}x_By_A, \\ \frac{dy_B}{dt} &= \frac{1}{2}x_B (\rho_B(y_B) - s_{1BB}y_B - s_{1BA}y_A) - h_By_B - ay_B(x_A + y_A + x_B + y_B) - v_{BB}y_B^2 - v_{BA}y_By_A.\end{aligned}\tag{4}$$

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. 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 termékenységet, ami hatással van a nőstény izoklinika alakjára. (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:

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

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:

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

Ezek a feltételek garantálják, hogy:

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

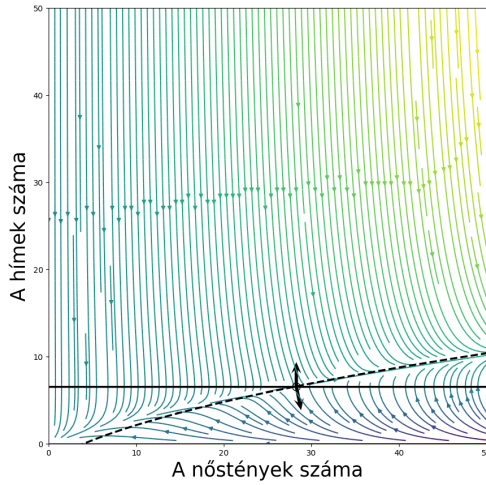
A nőstények nem triviális egyensúlyának egyenlete így a következő:

$$\frac{1}{2}(\rho(y) - s_1y) - h - s_2y = 0, \tag{7}$$

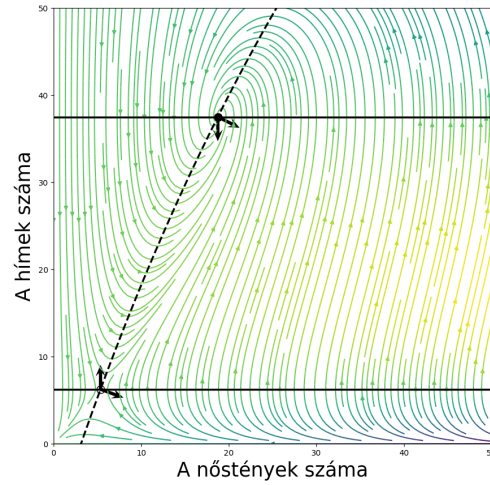
mely egy unimodális függvény.

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.

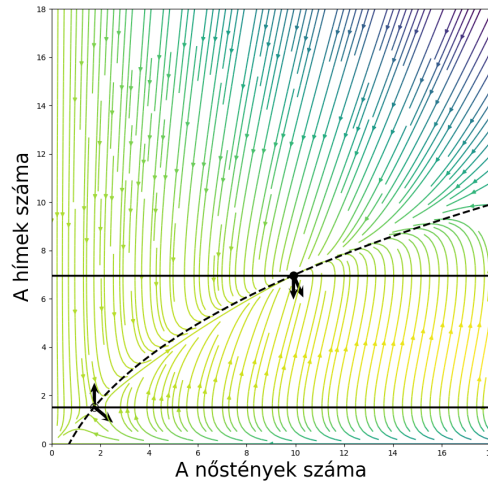
A rendszernek – akár csak szexuális kölcsönhatások hiányában, kizárólag ökológiai visszacsatolással – két fixpontja van (lásd (4c) ábra), melyek közül az alacsonyabb y értékhez tartozó az instabil Allee-egyensúly. A magasabb y értékhez tartozó egyensúlyi pont stabil. Ez utóbbi esetben a populációt a 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)



(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: $h_x = h_y = 0.2$, $v = \frac{1}{20}$, $s_1 = s_2 = \frac{2}{75}$, $b = \frac{10}{17}$, $T_h = 0.8$, $a = 0$.)

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

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

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 (M)! A mátrix elemei a következők:

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

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

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

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 egyed-számokban megjelenik egy oszcilláció. A fenti megállapítások figyelembevételével az oszcillá-

ció megjelenésének szükséges feltétele a $\beta < 0$ egyenlőtlenségre egyszerűsödik.

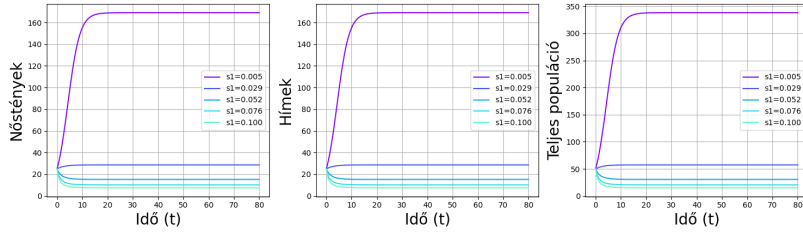
Az Allee-egyensúlynak tehát valós sajátértékei vannak, és mivel $\delta < 0$, így az egyik sajátérték pozitív, a másik pedig negatív: az Allee-hatáshoz tartozó egyensúlyi pont egy nyeregpon

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

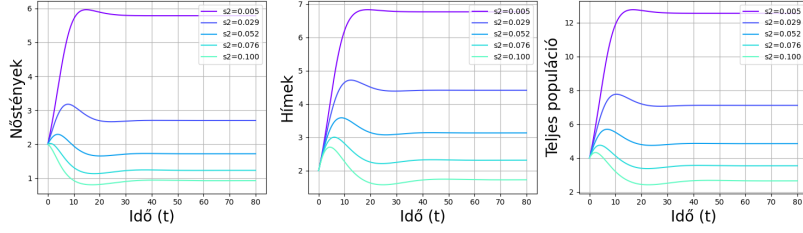
Ha vizsgáljuk a rendszer paraméterfüggését (lásd (5) ábra), láthatjuk, hogy mind a nőstények handling-time-jának csökkenése (lásd (5c) ábra), mind a nőstények szexuális konfliktus miatti élettartam-csökkenése (lásd (5b) ábra) oszcillációt hoz a rendszerbe. Ezekben az esetekben tehát az egyensúlyi pont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

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

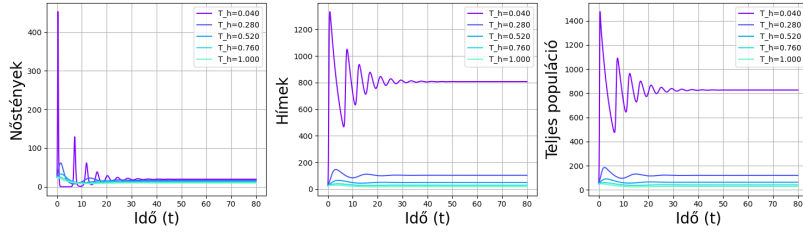
Ökológiai visszacsatolás hiányában tehát a hím kompetíció önmagában nem tudja regulálni a populációnövekedést, ellenben a szexuális konfliktus igen. A két szexuális kölcsönhatás együttes jelenlétében megjelenik a regulációhoz szükséges stabil fixpont, ám ennek megjelenését a szexuális konfliktus hatása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



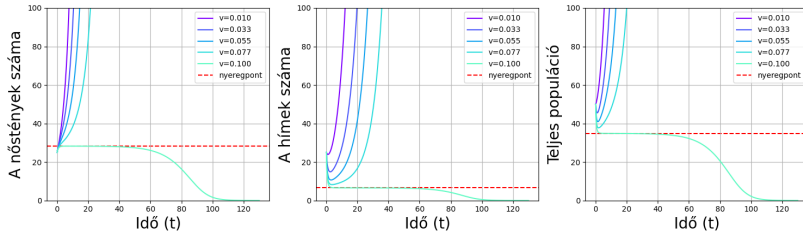
(a)



(b)



(c)



(d)

5. ábra. Az egy fajos modell paraméterfüggése ökológiai visszacsatolás hiányában. (a) A szexuális konfliktus hatása a termékenységsökkenés mértékének függvényében. A komponensek külön-külön is stabilizálják a populációnövekedést. (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. 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 hosszának függvényében. Az oszcilláció mértéke leginkább a handling-time-tól függ. (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. Adott mértékűnél erősebb kompetíció esetén a populáció kihal, annál gyengébbnél 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.)

3.2. Az együttélés fenntartása

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

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

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:

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

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

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

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!

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

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

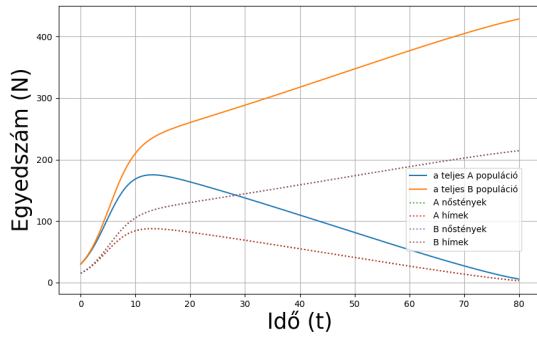
A Jacobi-mátrix elemei ekkor az alábbi módon írhatók fel:

$$\begin{aligned}
\alpha &= \frac{1}{x_-} \frac{dx_-}{dt} = \frac{1}{2}[\rho(y_+) + (s_{11} + s_{12})y_+] - h - 2a(x_+ + y_+), \\
\beta &= \frac{1}{y_-} \frac{dx_-}{dt} = \frac{1}{2}[x_+ \rho'(y_+) - x_+(s_{11} - s_{12})] - 2(s_{21} - s_{22}), \\
\gamma &= \frac{1}{x_-} \frac{dy_-}{dt} = \frac{1}{2}[\rho(y_+) + (s_{11} + s_{12})y_+], \\
\delta &= \frac{1}{y_-} \frac{dy_-}{dt} = \frac{1}{2}[x_+ \rho'(y_+) - x_+(s_{11} - s_{12})] - h - 2a(x_+ + y_+) - 4v_1y_+.
\end{aligned} \tag{19}$$

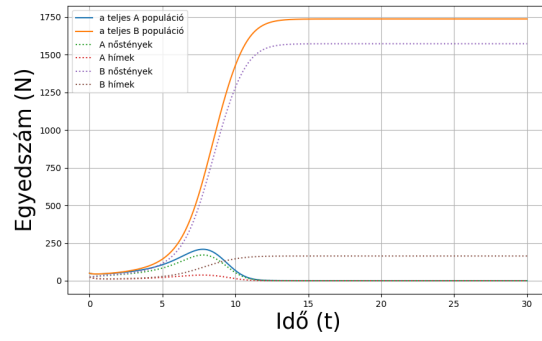
A Jacobi-mátrix sajátértékei pedig a következők lesznek:

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

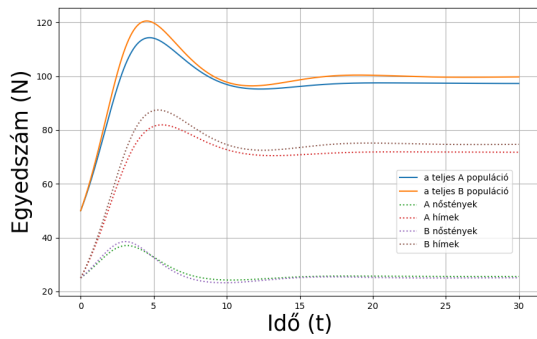
Látható, hogy ha a rendszerben nincs jelen szexuális konfliktus, vagyis $s_{11} = s_{12} = s_{22} = s_{21} = 0$, mind β , mind γ pozitív. Ebben az esetben két valós nem nulla sajátértéket kapunk, ellentétes előjelekkel. Mivel a dinamikai stabilitáshoz két negatív sajátértékre lenne szükség, kijelenthető, 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 satbil csomópont



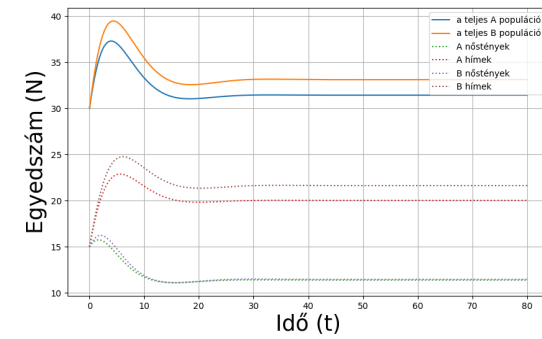
(a)



(b)



(c)



(d)

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 a B faj együttélése a két szexuális interakció együttes hatása által, miközben a B fajnak ökológiai előnye van az A fajjal szemben. (Paraméterek: $x_{0,A} = y_{0,A} = x_{0,B} = y_{0,B} = 15$, $h_A = 0.2$, $h_B = 0.18$, $v_{AA} = v_{BB} = 0.1$, $v_{AB} = v_{BA} = 0$, $s_{1,A} = s_{2,A} = s_{1,B} = s_{2,B} = 0.01$, $b_A = b_B = \frac{10}{17}$, $T_{h,A} = T_{h,B} = 0.8$, $a = 0.001$.)

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 nőstények 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 nőstények 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 nőstények 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 nőstények 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 nőstényeknek. Először is, az elszenvedett 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 nőstények 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 nőstények 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 összeférhetetlenségből 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 hibridizá-

ció, 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.
- Meszéna, 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: 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:

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

Ekkor a nőstények egyensúlyi egyenlete az alábbi alakot ölti:

$$\frac{1}{2}\rho(y) - h - ax - ay = 0, \tag{A2}$$

míg a hímek egyensúlyi egyenlete a következő lesz:

$$x = \frac{hy + ay^2}{\frac{1}{2}\rho(y) - ay}. \tag{A3}$$

Ez utóbbit behelyettesítve az (A2) egyenletbe:

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

majd átszorozva a behelyettesített tört nevezőjével, és egyszerűsítés után:

$$\frac{1}{4}\rho^2(y) - \rho(y)ay - \frac{1}{2}\rho(y)h = 0. \tag{A5}$$

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

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

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

$$\rho(y) - 4ay - 2h = 0. \tag{A7}$$

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

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

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

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:

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

Itt a diszkrimináns értéke:

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

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:

$$\left| \rho'(y) - \frac{\rho(y)}{y} \right| < |-h - ay|.\tag{A11}$$

Mivel $\rho'(y)$ csökkenő függvény, valamint $\lim_{y \rightarrow \infty} \rho(y) = \rho_m$ (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.

B. Függelék: Szerzői hozzájárulás

Jelen mellékletben tételesen összefoglaltam, hogy mely munkafolyamatok elvégzésében vettem részt, a módszereket, melyeket alkalmaztam, valamint az általam kapott eredményeket.

- Az általam végzett munkafolyamatok:
 - Modellalkotás: A vizsgálandó modellt témavezetőmmel közös munkában alakítottuk ki.
 - A modellek numerikus szimulációja: A modellek numerikus szimulációját önállóan végeztem egy általam írt Python nyelvű kód segítségével.
 - A modellek analitikus vizsgálata: A modellek analitikus vizsgálata témavezetőmmel közös munkánk, mely során fixpontanalízist alkalmaztam.
 - Irodalomkutatás: A munkához szükséges irodalomkutatást önállóan végeztem.
- A kapott eredményeim:
 - A két vizsgált szexuális kölcsönhatás reguláló képességeiben való alapvető különbség kvalitatív kimutatása.
 - A szexuális konfliktus két különböző hatásának (a nőtény termékenység csökkenésének és a nőtények 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.