

Über das Plankton-Paradoxon

Juli 2022

Autor: Harald Kunde

Dokument-Status: *im Review*

Einleitung

Unter den zahlreichen Paradoxa findet sich in der Rubrik Biologie das sog. Plankton-Paradoxon. Es besagt, dass von 2 Spezies, die im Wettbewerb um eine gemeinsame Ressource stehen, eine aussterben muss. Im Meer leben aber mehrere planktonische Algenarten von denselben Nährstoffen seit langer Zeit.

Es gibt zahlreiche mehr oder weniger plausible Erklärungsmodelle für diesen Sachverhalt. Z.B. dass es verschiedene Nischen gibt oder dass Systeme durch Wasserströmungen zeitweise oder dauerhaft voneinander separiert werden. Hutchinson vermutet, dass Veränderungen der Umgebungsbedingungen mehreren Arten ein Überleben erlauben (vgl. <https://www.biodiverseperspectives.com/2013/02/02/the-paradox-of-the-phytoplankton-why-do-we-have-so-many-species/>). Eine Übersicht zu möglichen Erklärungen findet sich in <https://de.wikipedia.org/wiki/Plankton-Paradoxon>. In diesem Dokument soll gezeigt werden, dass die Spezies auch formal-mathematisch nicht aussterben, wenn ihre Populationen einem modifizierten Lotka-Volterra-Differentialgleichungssystem genügen, wobei die Ressource als (gemeinsame) Beute betrachtet wird.

Ist das zulässig, eine Ressource wie eine Beute zu betrachten? Schließlich kann sich eine Ressource doch nicht vermehren oder sterben – oder doch? Nehmen wir eine Ressource wie etwa Phosphor im Meer. Er wird in Form bestimmter chemischer Verbindungen vorkommen und nur über bestimmte Formen von dem betrachteten Plankton aufgenommen werden können. In den Algen wird er eingelagert, ausgeschieden oder er landet in Fressfeinden oder in Fressfeinden von Fressfeinden etc. Spätestens beim Tod einer der Glieder dieser Kette landet er nach Zersetzungsprozessen wieder im Meer. Aber i.d.R. nicht im selben Bereich des Meeres, auf den gerade der Fokus gerichtet ist. Nehmen wir den einfachsten Fall: Der Phosphor landet nach dem Tod von Alge oder Fressfeind wieder in gewünschter chemischer Verbindung im Meer, aber an anderer Stelle. Konzentrationen chemischer Stoffe im Meer gleichen sich über gewisse Zeiträume an. D.h. wenn wir einen sog. Wasserkörper betrachten, so wird die Konzentration der Ressource Phosphor nicht nur durch das betrachtete System von Ressource und Phytoplankton gesteuert sondern auch durch Diffusion von außen. Da wir jedes System zwecks Beobachtung künstlich als abgeschlossen betrachten müssen, wirkt die Entwicklung in einem solchen System so, als hätte die Ressource eine Vermehrungsrate. Sie nimmt wieder zu, wenn ihre Konzentration absinkt. Und sie erhält Nachschub durch den Tod von Algen, die den Phosphor wieder freisetzen, was ebenfalls wie eine zusätzliche Vermehrung wirkt. Aus diesen Gründen macht es also Sinn, ein begrenztes System von Ressourcen und Phytoplankton über einen gewissen Zeitraum als Räuber-Beute-System zu betrachten, obwohl die Ressource über die gesamte Erde betrachtet relativ konstant ist. Allerdings kommen auch hier Effekte hinzu, die dem System Ressourcen zur Verfügung stellen oder entziehen, dadurch dass etwa über vulkanische Aktivität oder Subduktion Ressourcen entstehen oder das System verlassen. Dies kann berücksichtigt werden, indem man die (geologische) Erde als größtes Räubersystem mit in die Betrachtung einbezieht (Allgemeiner Fall am Schluss des Dokuments).

Lotka-Volterra-Modell

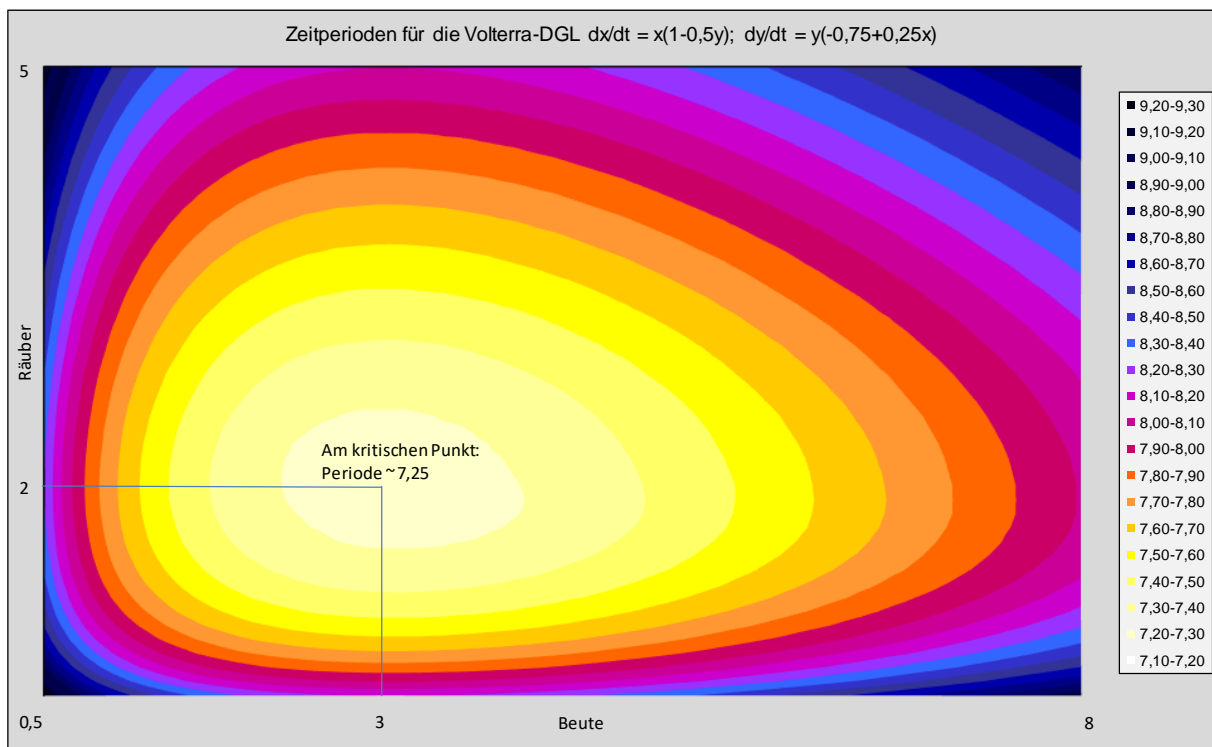
Die einfachste Form der Lotka-Volterra-Differentialgleichung zur Beschreibung einer Räuber-Beute-Beziehung findet sich in <https://de.wikipedia.org/wiki/Lotka-Volterra-Gleichungen>. Die Populationen eines einzigen Räubers und einer einzigen Beute werden dabei in ihrer Entwicklung durch eine 2-dimensionale nicht-lineare gewöhnliche Differentialgleichung beschrieben. Ein Beispiel für eine solche Differentialgleichung wäre das folgende:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(1 - 0.5y) \\ \dot{y} &= y(-0.75 + 0.25x) \end{aligned} \quad (D1)$$

mit $x = x(t)$ Population der Beute, $y = y(t)$ Population des Räubers und $\dot{x} = \frac{d}{dt}x$, $\dot{y} = \frac{d}{dt}y$.

Die Koeffizienten beschreiben Vermehrungs-/Sterbe-Raten und (im nicht-linearen Teil) den Effekt von Begegnungen.

Das folgende Bild zeigt eine Auswahl von Lösungskurven in Form einer Projektion auf die x-y-Ebene (der Umlauf um den kritischen Punkt erfolgt gegen den Uhrzeigersinn). Auffällig ist neben der Periodizität, dass Lösungen, die im ersten Quadranten minus Rand gestartet sind, dort auch verbleiben. D.h.: Gilt $x(t_0) > 0$ und $y(t_0) > 0$ zu irgendeinem Zeitpunkt t_0 , so gilt: $x(t) > 0$ und $y(t) > 0$ zu beliebiger Zeit t . Eine Entnahme eines Teils der Beute durch eine dritte Spezies führt dazu, dass von einer zyklischen Lösungskurve auf eine andere gesprungen wird.¹ Erfolgt dies zu geeignetem Zeitpunkt (wenn die Population der Räuber in der Phase starker Abnahme ist), wird die Beutepopulation (nach einer gewissen Erholungszeit) größer als sie ohne Entnahme geworden wäre. Umgekehrt würde eine



¹ Diese Betrachtungsweise ist zulässig für sporadische Eingriffe der 3. Spezies. Räuber und Beute bilden endliche Systeme von Individuen. Die Lotka-Volterra-DGL stellt eine Annäherung an das Systemverhalten dieser endlichen Populationen dar, die um so besser ist, je größer die Individuenzahlen sind und je filigraner die Zeitschritte. Sporadische Eingriffe können dann als Neuaufsetzen des Räuber-Beute-Systems zu geänderten Anfangswerten betrachtet werden.

Reduktion der Räuberpopulation, wenn sie nahe ihrem Maximum ist, dazu führen, dass die Lösungskurve auf einen inneren Zyklus wechselt, mit entsprechend geringerem Maximalwert der Beutepopulation. Dies als Hinweis, dass der sog. gesunde Menschenverstand ökologische Systeme nicht unbedingt gut versteht.

Modifiziertes Lotka-Volterra-Modell

Die allgemeine Form der 2-dimensionalen Lotka-Volterra-Differentialgleichung zur Beschreibung einer Räuber-Beute-Beziehung ist wie folgt:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + dx)\end{aligned}\quad (D2)$$

mit $x = x(t)$ Population der Beute, $y = y(t)$ Population des Räubers und $\dot{x} = \frac{d}{dt}x$, $\dot{y} = \frac{d}{dt}y$. Die reellen, positiven Koeffizienten a, c beschreiben Vermehrungs-/Sterbe-Raten und b, d den Effekt von Begegnungen.

Wir wissen, dass dieses System für positive Anfangswerte beschränkte periodische Lösungen hat. Ziel dieses Dokuments ist zu zeigen, dass dies auch für ein höherdimensionales System mit einer Ressource (Beutepopulation) und n Räuberpopulationen gilt. Man splittet hierzu die Ressource formal in n Ressourcen auf, zeigt die Beschränktheit und Periodizität der Lösungen und fügt die n Ressourcen dann wieder zu einer Gesamtressource zusammen. Das Resultat kann verallgemeinert werden auf n Gruppen von Räubern, wobei innerhalb einer Gruppe der Anteil der Ressource im Verbrauch geteilt wird. Die zugehörige Differentialgleichung ist (D4) (siehe „Allgemeiner Fall“). Für eine gute Information, um was es sich bei diesen Populationen des Phytoplanktons im Falle von Binnengewässern handelt, siehe etwa

https://www.researchgate.net/publication/283301852_Das_Phytoplankton). Für den Einfluss des Phytoplanktons der Meere auf den CO₂-Haushalt der Erde siehe etwa <http://wagnerdoebler.de/vorbereitung> .

Spezialfall: Gruppe von Räubern

Betrachten wir zunächst einen einfacheren Spezialfall, nämlich eine Ressource (Beute) und eine Gruppe von Räubern, die sich die Ressource teilt.

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - b * \sum_{i=1}^n \lambda_i (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{r_i}) \\ \dot{y}_{ij} &= y_{ij} * \frac{\alpha_{ij}}{r_i} (-c + dx)\end{aligned}$$

mit $\sum_{i=1}^n m_i$ Räubern und $n, m_i \in \mathbb{N}$ ($1 \leq i \leq n$), $0 < r_i \in \mathbb{R}$ und $0 < \alpha_{ij} \in \mathbb{R}$ ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$) mit $\sum_{j=1}^{m_i} \alpha_{ij} = 1$ ($1 \leq i \leq n$), $0 < \lambda_i \in \mathbb{R}$. Das gemeinsame Auftreten des Terms $(-c + dx)$ in (D3) über alle y_{ij} liegt an der Eigenschaft des Lotka-Volterra-Modells, dass der zeitliche Mittelwert der Beutepopulation nur von den Fress- und Sterberaten der Räuber-Population abhängt. Das ist durch $\frac{c \alpha_{ij}}{r_i} = \frac{c}{d}$ für ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$) gegeben.

Beispiel mit 2 Räubern, die um die gleiche Ressource x konkurrieren:

$n=1, m_1=2, r_1 = \frac{1}{2}, 0 < \alpha_1, \alpha_2 \in \mathbb{R}$ mit $\alpha_1 + \alpha_2 = 1, \lambda_1 = 1, 0 < a, b, c, d \in \mathbb{R}$ ergibt für (D3):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - b * \sqrt{y_1 y_2}) \\ \dot{y}_1 &= y_1 * 2\alpha_1(-c + dx) \\ \dot{y}_2 &= y_2 * 2\alpha_2(-c + dx)\end{aligned}$$

Interpretation:

Der Ausdruck $v = v(t) := \sum_{i=1}^n \lambda_i (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{r_i}$ beschreibt eine Funktion der Räuber, die sich untergliedern in Gruppen (nummeriert über Index i) zu bestimmtem Faktor λ_i und Exponent r_i , deren Zuwachsanteile α_{ij} für ihre Gruppe i zusammen 1 ergeben. Der Term, der den Anteil einer Gruppe an v beschreibt, ist positiv homogen in folgendem Sinn: wenn wir setzen $\tilde{y}_{ij} := \gamma_{ij} * y_{ij}$ mit positiven reellen Zahlen γ_{ij} und $\tilde{\lambda}_i := \lambda_i / \prod_{j=1}^{m_i} \gamma_{ij}$, so gilt:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - b * \sum_{i=1}^n \tilde{\lambda}_i (\prod_{j=1}^{m_i} \tilde{y}_{ij})^{r_i}) \\ \dot{\tilde{y}}_{ij} &= \tilde{y}_{ij} * \frac{\alpha_{ij}}{r_i} (-c + dx)\end{aligned} \quad (\widetilde{D3})$$

d.h. die \tilde{y}_{ij} genügen einer modifizierten Lotka-Volterra-DGL mit $\tilde{\lambda}_i$ statt λ_i .

Beispiel: Wenn wir in (S3) ersetzen: $\tilde{y}_1 := 2y_1$ und $\tilde{y}_2 := \frac{1}{2}y_2$ so gilt:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - b * \sqrt{\tilde{y}_1 \tilde{y}_2}) \\ \dot{\tilde{y}}_1 &= \tilde{y}_1 * 2\alpha_1(-c + dx) \\ \dot{\tilde{y}}_2 &= \tilde{y}_2 * 2\alpha_2(-c + dx)\end{aligned} \quad (\widetilde{S3})$$

Offensichtlich gilt: Wenn $\prod_{j=1}^{m_i} \gamma_{ij} = 1$ für alle i , so ist (D3) = $(\widetilde{D3})$, was aufgrund der Konstruktion der modifizierten Lotka-Volterra-DGL natürlich trivial ist, was aber soviel heißt, dass die Gleichung unverändert bleibt, wenn sich zwar Anteile der Spezies einer Gruppe ändern, die Gruppe gesamt aber unverändert auftritt in ihrem Verbrauch der Ressource.

Satz: Für Lösungskurven eines Differentialgleichungssystem (D3)

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - b * \sum_{i=1}^n \lambda_i (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{r_i}) \\ \dot{y}_{ij} &= y_{ij} * \frac{\alpha_{ij}}{r_i} (-c + dx)\end{aligned}$$

mit $\sum_{i=1}^n m_i$ Räubern und $n, m_i \in \mathbb{N}$ ($1 \leq i \leq n$), $0 < r_i \in \mathbb{R}$ und $0 < \alpha_{ij} \in \mathbb{R}$ ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$) mit $\sum_{j=1}^{m_i} \alpha_{ij} = 1$ ($1 \leq i \leq n$), $0 < \lambda_i \in \mathbb{R}$. gilt:

Gibt es ein t_0 mit $x(t_0) > 0$, $y_{ij}(t_0) > 0$ ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$), so sind $x(t)$, $y_{ij}(t)$ periodisch und es gibt Intervalle $[\rho_{00}, \sigma_{00}]$, $[\rho_{ij}, \sigma_{ij}] \subset \mathbb{R}$ mit $\rho_{00} > 0$ und $\rho_{ij} > 0$ ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$): $x(t) \in [\rho_{00}, \sigma_{00}]$, $y_{ij}(t) \in [\rho_{ij}, \sigma_{ij}]$ ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$) für alle Zeit t .

Beweis:

Sei $v := \sum_{i=1}^n \lambda_i (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{r_i}$, dann gilt, dass (x, v) der 2-dim. Lotka-Volterra-DGL (D2) genügt. Insbes. sind $x(t)$ und $v(t)$ periodisch und es gibt $[\rho_0, \sigma_0]$, $[\rho, \sigma] \subset \mathbb{R}$ mit $\rho_0 > 0$ und $\rho > 0$, sodass $x(t) \in [\rho_0, \sigma_0]$, $v(t) \in [\rho, \sigma]$ für alle Zeit t .

Betrachten wir irgendein y_{ij} ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$):

Sei $w_{ij} := \ln(y_{ij})$. Dann gilt: $\dot{w}_{ij} = \frac{\alpha_{ij}}{r_i}(-c + dx)$. Daraus folgt, dass $w_{ij}(t)$ als Integral einer periodischen Funktion wieder periodisch ist (vgl. <http://www.math.uni-bonn.de/people/woermann/perfunk.pdf>). Wenn w_{ij} periodisch ist, ist aber auch $y_{ij} = e^{w_{ij}}$ periodisch. Definiere $w_i := \lambda_i(\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{r_i}$. Dann gilt:

$$\begin{aligned}\dot{w}_i &= \lambda_i r_i (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{r_i-1} * \sum_{k=1}^{m_i} \dot{y}_{ik} (\prod_{j=1, j \neq k}^{m_i} y_{ij}) \\ &= \lambda_i r_i (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{r_i-1} * (-c + dx) * \sum_{k=1}^{m_i} \frac{\alpha_{ik}}{r_i} (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij}) \\ &= \lambda_i (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{r_i} * (-c + dx) \\ &= w_i (-c + dx)\end{aligned}$$

d.h. es gilt:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - b * \sum_{i=1}^n w_i) \\ \dot{w}_i &= w_i(-c + dx)\end{aligned} \quad (D)$$

Wir wissen bereits, dass die w_i periodisch sind. Sei $(x(t), w_i(t))$ eine Lösungskurve von (D) mit der Eigenschaft: $x(t_0) > 0$ und $w_i(t_0) > 0$ $1 \leq i \leq n$ für einen geg. Zeitpunkt t_0 . Da Lösungskurven generell kreuzungsfrei sind, kann kein $w_i(t)$ den Wert 0 erreichen. Annahme es gäbe ein $1 \leq k \leq n$ und ein t_1 mit $w_k(t_1) = 0$, so folgte, dass $(x(t), w_i(t)|_{i \neq k}, \hat{w}_k(t) := 0)$ mit Anfangswerten bei t_1 eine Lösung von (D) ist, für die aber $\hat{w}_k(t) = 0$ für alle t gilt. Das ist ein Widerspruch zur Eindeutigkeit der Lösung von (D) zu geg. Anfangswert. Damit gilt aber auch: $y_{ij}(t) > 0$ für alle t . Wegen der Periodizität der y_{ij} gibt es Intervalle $[\rho_{ij}, \sigma_{ij}] \subset \mathbb{R}$ mit $\rho_{ij} > 0$ ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$): $y_{ij}(t) \in [\rho_{ij}, \sigma_{ij}]$ ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$) für alle Zeit t .

qed

Spezialfall $m_i = 1$ ($1 \leq i \leq n$)

Im Spezialfall $m_i = 1$ ($1 \leq i \leq n$) hat das Differentialgleichungssystem (D3) die Gestalt:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - b * \sum_{i=1}^n \lambda_i y_i^{r_i}) \\ \dot{y}_i &= y_i * \frac{1}{r_i}(-c + dx) \quad (1 \leq i \leq n)\end{aligned}$$

mit n Räubern und $0 < r_i, \lambda_i \in \mathbb{R}$. Die DGL behält dabei ihre Gestalt, wenn einer der Räuber dem System entnommen wird, o.E. sei dies y_n :

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(a - b * \sum_{i=1}^{n-1} \lambda_i y_i^{r_i}) \\ \dot{y}_i &= y_i * \frac{1}{r_i}(-c + dx) \quad (1 \leq i \leq n-1)\end{aligned}$$

Dies gilt auch für die symmetrische DGL, in der Räuber und Beute die Rollen tauschen, indem a, b, c, d negativ gesetzt werden. Es gibt dann einen Räuber und n Beutetiere.

Allgemeiner Fall

Für den allgemeinen Fall, dass es k Räubersysteme gibt, mit unterschiedlichen Werten für c und d in (D3), kann man die Ressource in k Ressourcen aufsplitten, die eigentlich dieselbe Grundressource repräsentieren, aber in k Systemen unterschiedliche Zyklen durchlaufen. Das zugehörige Differentialgleichungssystem sieht wie folgt aus:

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_1 &= x_1(a_1 - b_1 * \sum_{i=1}^{n_1} \lambda_{1i}(\prod_{j=1}^{m_{1i}} y_{1ij})^{r_{1i}}) \\
 \dot{y}_{1ij} &= y_{1ij} * \frac{\alpha_{1ij}}{r_{1i}} (-c_1 + d_1 x_1) \\
 &\dots\dots \\
 \dot{x}_k &= x_k(a_k - b_k * \sum_{i=1}^{n_k} \lambda_{ki}(\prod_{j=1}^{m_{ki}} y_{kij})^{r_{ki}}) \\
 \dot{y}_{kij} &= y_{kij} * \frac{\alpha_{kij}}{r_{ki}} (-c_k + d_k x_k)
 \end{aligned}
 \tag{D4}$$

Dadurch dass alle Lösungen periodisch sind und wertemäßig in definierten Intervallen der positiven reellen Zahlen verlaufen, gibt es auch für die Gesamt-Ressource $\sum_{i=1}^k x_i$ einen Minimal- und einen Maximalwert. Die Gesamt-Ressource muss sich aber streng mathematisch nicht mehr periodisch verhalten. Sehen wir von konstanten positiven Funktionen ab (die in der Natur keine stabilen Lösungen darstellen würden), so ist die Gesamt-Ressource genau dann periodisch, wenn das Verhältnis der Perioden rational ist (für einen Beweis siehe etwa <https://lsgm.uni-leipzig.de/KoSemNet/pdf/schueler-02-2.pdf> ; man nutzt die Stetigkeit der Funktionen, ihre Nicht-Konstanz und dass für jede stetige periodische Funktion eine minimale Periode existiert, sodass jede andere Periode ein ganzzahliges Vielfaches dieser Minimalperiode ist). Da die rationalen Zahlen \mathbb{Q} dicht in \mathbb{R} sind und (D4) nur eine Näherung zur Beschreibung des Systemverhaltens der endlichen Populationen darstellt, können wir für endliche Zeiträume ein rationales Verhältnis der Perioden annehmen, also eine Periodizität der Gesamt-Ressource. Wäre (D4) vollständig in der Beschreibung aller am Ressourcenverbrauch beteiligten Räubersysteme, so beschriebe der Maximalwert nicht die vorhandene Gesamtmenge der Ressource, sondern nur den Wert der nicht gebundenen Ressource. Denn ein Großteil ist ja zu jedem Zeitpunkt eingelagert in den Räubern. Die Erde, die den größten Teil der Ressource für sich behält und nur zu bestimmten Ereignissen einen Teil freisetzt und zu anderen Ereignissen einen Teil wieder entzieht, könnte als das größte Teil-Räubersystem in (D4) modelliert werden. Das Universum könnte man, denke ich, erst mal außen vorlassen, denn seine Zyklen sind jenseits menschlicher Skalen. Der Phosphor ist wesentlich geduldiger als das Plankton.

Allgemeiner Fall ohne Gruppen von Räubern

Eine spezielle Ausprägung obiger allgemeiner Differentialgleichung (D4) ist der Fall, dass es keine Gruppen von Räubern gibt, d.h. jede Gruppe aus einer spezifischen Population von Räubern besteht. Dann wird (D4) zu:

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_1 &= x_1(a_1 - b_1 * y_1) \\
 \dot{y}_1 &= y_1 * (-c_1 + d_1 x_1) \\
 &\dots\dots \\
 \dot{x}_k &= x_k(a_k - b_k * y_k) \\
 \dot{y}_k &= y_k * (-c_k + d_k x_k)
 \end{aligned}
 \tag{D4_{ohneGruppen}}$$

mit einer Gesamtressource $\sum_{i=1}^k x_i$, für deren Produktform $w := \prod_{i=1}^k x_i$ gilt:
 $\dot{w} = w * \sum_{i=1}^k (a_i - b_i * y_i)$.

Umgekehrter Fall

Der Fall „Ein Räuber verbraucht viele Ressourcen“ lässt sich völlig symmetrisch konstruieren. Die zu (D3) duale Differentialgleichung lautet:

$$\begin{aligned} \dot{x}_{ij} &= x_{ij} * \frac{\alpha_{ij}}{r_i} (a - by) \\ \dot{y} &= y(-c + d * \sum_{i=1}^n \lambda_i (\prod_{j=1}^{m_i} x_{ij})^{r_i}) \end{aligned} \quad (D3^*)$$

mit $\sum_{i=1}^n m_i$ Ressourcen und $n, m_i \in \mathbb{N}$ ($1 \leq i \leq n$), $0 < r_i \in \mathbb{R}$ und $0 < \alpha_{ij} \in \mathbb{R}$ ($1 \leq i \leq n, 1 \leq j \leq m_i$) mit $\sum_{j=1}^{m_i} \alpha_{ij} = 1$ ($1 \leq i \leq n$), $0 < \lambda_i \in \mathbb{R}$.

Es gilt ein zu obigem Satz analoger Satz, dass nämlich alle Lösungen von (D3*) zu positiven Anfangswerten periodisch sind und innerhalb gewisser Intervalle der positiven reellen Zahlen bleiben. Und analog (D4) kann eine allgemeine Form (D4*) konstruiert werden.

Lässt man in (D3) negative Werte von r_i zu, so lässt sich (D3) auch schreiben als

$$\begin{aligned} \dot{x} &= x(a - b * \sum_{i=1}^n \lambda_i (\prod_{j=1}^{m_i} y_{ij})^{-|r_i|}) \\ \dot{y}_{ij} &= y_{ij} * \frac{\alpha_{ij}}{|r_i|} (c - dx) \end{aligned}$$

Man kann zeigen, dass auch in diesem Fall die Lösungen periodisch sind (die Berechnungen in obigem Satz gelten auch für negative r_i). Allerdings zeigen die Räuber jetzt Beuteverhalten (Parameter c und d ; d.h. die Population der ehemaligen Räuber nimmt ab, wenn die Population der Beute x wächst). Die Beute x verhält sich auch merkwürdig. Sie behält zwar ihren Vermehrungs-/Mortalitäts-Koeffizienten a , die Begegnung mit vielen Räubern stimuliert aber ihr Wachstum, während sie scheinbar Mitleid mit darhenden Räubern zeigt und dann selbst in ihrer Population abnimmt. Man könnte dies als Symbiose bezeichnen, da Symbiont x besonders gut gedeiht, wenn die Symbionten y_{ij} gut gedeihen. Die zu starke Zunahme von x bekommt den y_{ij} allerdings nicht. Woraus sich dann die zyklischen Lösungen ergeben. Auch dieses System lässt sich dualisieren. Man lasse in (D3*) negative Werte von r_i zu.