Aufgabe: Berechnen Sie die Entropie eines idealisierten Räuber-Beute-Systems und ziehen Sie die richtigen Schlußfolgerungen.

Lösung: Die Wechselwirkung von Räuber- und Beutepopulationen werden mathematisch exakt durch die Lotka-Volterra-Gleichungen [1-3] beschrieben, die bildlich einer zweidimensionalen geschlossenen Kurve entsprechen. Ein Räuber-Beute-Zyklus ist so ausgelegt, daß keine der beiden Arten jemals aussterben kann, weil Räuber und Beutetiere sich gegenseitig so begrenzen, daß dieser Fall theoretisch nicht auftreten kann. Bei dem idealisierten Räuber-Beute-System in Abb. 1 treffen wir folgende Annahmen:

- Beide Spezies haben im Gleichgewichtszustand die gleiche Zahl an Individuen N_0.
- Der Räuber-Beute-Zyklus beschreibe eine Kreisbahn im Gegenuhrzeigersinn.
- Es gibt zwei ausgezeichnete Punkte, an der einmal die Beutepopulation und zum andern die Räuberpopulation ausstirbt.
- Der Radius der Kreisbahn sei identisch zum gemeinsamen Mittelwert der Populationen, so daß die Maximalpopulation dem Kreisdurchmesser entspricht.

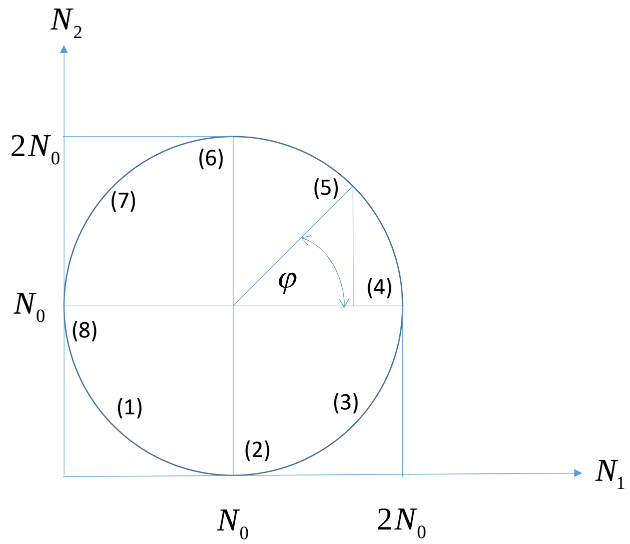

Abbildung 1. Idealisiertes kreisförmiges Räuber-Beute-System mit gleich vielen Räubern und Beutetieren

Zur Verständnis der Entropie ist der genaue Verlauf der Kurve nicht entscheidend. Wichtig ist nur, daß es jeweils zwei Punkte mit minimaler und maximaler Entropie gibt, die wie in obigem Diagramm entsprechend numeriert sind. Anhand des Winkels φ lassen sich die jeweiligen Werte genau zuordnen. Seien also

$$N_1 = N_0\left(1+\cos\varphi\right), \quad N_2 = N_0\left(1+\sin\varphi\right)$$

zwei gleich große Populationen, dann ergeben sich die relativen Populationsgrößen wie üblich durch Normierung auf die Gesamtzahl der Individuen:

$$x_1=\frac{N_1}{N_1+N_2}=\frac{1}{2}\frac{1+\cos\varphi}{1+\frac{1}{2}\sqrt{2}\cos\left(\varphi-\frac{\pi}{4}\right)},\quad x_2=\frac{N_2}{N_1+N_2}=\frac{1}{2}\frac{1+\sin\varphi}{1+\frac{1}{2}\sqrt{2}\cos\left(\varphi-\frac{\pi}{4}\right)}.$$

Abhängig vom Winkel φ sind einige exemplarische Werte dieser Größen für die entsprechenden Punkte der Abb. 1 in nachfolgender Tabelle aufgelistet. Die Frage, wo man den Zyklus am sinnvollsten beginnen läßt, ist reine Ansichtssache. Um aber kein Henne-Ei-Problem zu kreieren, sei zuerst das Beutetier dagewesen, ehe sich ein anderes Beutetier irgendwann im Verlaufe der Evolution dazu entschlossen hat, aus Futtermangel den eigenen Artgenossen zu verspeisen. Aus den relativen Populationsgrößen läßt sich mit Hilfe einer Beschreibung, wie sie sich z.B. im Flory-Huggins-Modell [4] findet, die Mischungsentropie

$$\Delta S=-kN\left(x_1\ln x_1+x_2\ln x_2\right)$$

berechnen, wobei k die Boltzmannkonstante ist und $N=N_1+N_2$ die Gesamtpopulation. Sinnvollerweise sollte der Zyklus wie bereits gesagt im Punkt 2 beginnen. Aus Symmetriegründen haben wir uns jedoch dazu entschlossen, ihn um eine Vierteldrehung früher beginnen zu lassen, weil der Selektionsprozeß zunächst dazu führt, daß ungleiche Verhältnisse geschaffen werden, was einen Entropierückgang bewirkt.

	φ	x_1	x_2	$x_1\ln x_1+x_2\ln x_2$
(1)	$-\frac{3\pi}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\ln\frac{1}{2}$
(2)	$-\frac{\pi}{2}$	1	0	0
(3)	$-\frac{\pi}{4}$	$\frac{1}{2}\left(1+\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)$	$\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)$	$\frac{1}{2}\left(1+\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)\ln\left[\frac{1}{2}\left(1+\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)\right]+\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)\ln\left[\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)\right]$
(4)	0	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{3}\ln\frac{2}{3}+\frac{1}{3}\ln\frac{1}{3}$
(5)	$\frac{\pi}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\ln\frac{1}{2}$
(6)	$\frac{\pi}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}\ln\frac{1}{3}+\frac{2}{3}\ln\frac{2}{3}$
(7)	$\frac{3\pi}{4}$	$\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)$	$\frac{1}{2}\left(1+\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)$	$\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)\ln\left[\frac{1}{2}\left(1-\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)\right]+\frac{1}{2}\left(1+\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)\ln\left[\frac{1}{2}\left(1+\frac{1}{2}\sqrt{2}\right)\right]$
(8)	π	0	1	0

Tabelle 1. Spezielle Entropiewerte eines idealisierten Räuber-Beute-Systems

Im Regelfall nehmen die Entropieverhältnisse dann bis zur Wiederherstellung der Gleichheit bei $\varphi = \pi/4$ wieder zu, bis sich das Räuber-Beute-System beim Wert $\varphi = \pi$ im erneuten Zustand maximaler Ungleichheit befindet. In diesem Zustand, der mit dem Aussterben einer der beiden Arten einhergeht, ist ein Räuber-Beute-System nicht mehr lebensfähig, denn die Folge ist auch das Aussterben der anderen Art. In Wirklichkeit können solche Räuber-Beute-Systeme allerdings niemals vollständig aussterben, weil die Erholung der gefährdeten Art früher einsetzt, als die Dezimierung der anderen voranschreitet. Dies ist einer der wundersamsten Mechanismen in der Natur. Nur der Mensch hat es bisweilen geschafft, durch Überjagung gewisse Arten vollständig auszurotten. Der Verlauf der relativen Populationsdichten in Abb. 2 ist daher ebenfalls idealisiert. Die Werte 0 und 1 werden in Wirklichkeit nie angenommen. Das läßt sich aber nur mittels der realistischeren Lotka-Volterra-Gleichungen aufzeigen. Uns möge das hier Gesagte für qualitative Überlegungen genügen.

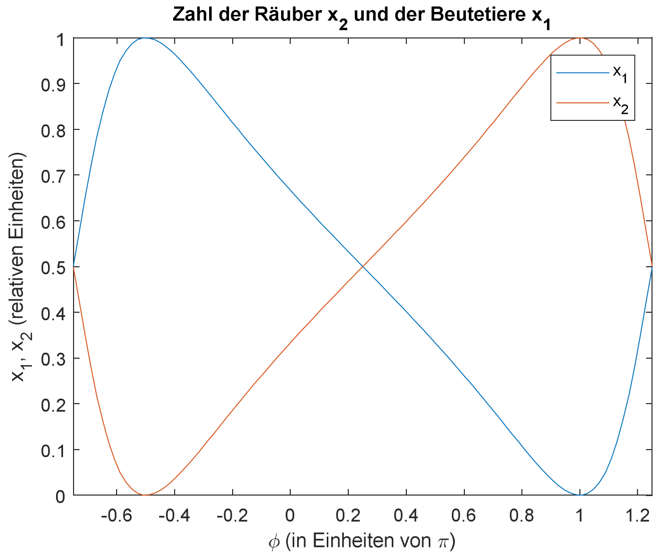

Abbildung 2. Normierte Zahl der Räuber und Beutetiere in einem idealisierten Räuber-Beute-System

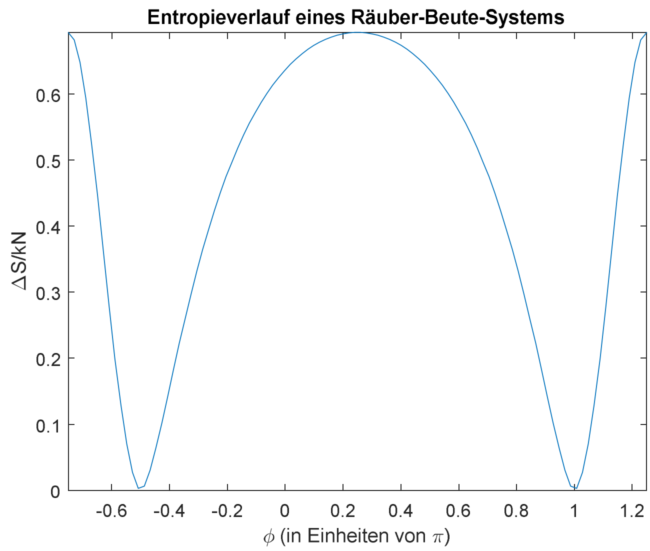

Abbildung 3. Idealisiertes Räuber-Beute-System mit zwei Entropiemaxima und -minima

Der Winkel φ kann ohne Kenntnis von N_0 aus der nichtlinearen Gleichung

$$x_1 = \frac{(1+\cos\varphi)}{(1+\cos\varphi)+(1+\sin\varphi)} = \frac{1}{1+\dfrac{1+\sin\varphi}{1+\cos\varphi}} = \frac{1}{1+\dfrac{1+\sqrt{\dfrac{1-\cos 2\varphi}{2}}}{1+\sqrt{\dfrac{1+\cos 2\varphi}{2}}}}$$

abgeleitet werden. Dazu nötig ist nur die Kenntnis des Werts von x_1. Eine entsprechende Umformung der beiden Komponentengleichungen führt auf

$$x_1\sqrt{\frac{1-\cos 2\varphi}{2}} - x_2\sqrt{\frac{1+\cos 2\varphi}{2}} = x_2 - x_1.$$

Quadrieren ergibt den Ausdruck

$$x_1^2\,\frac{1-\cos 2\varphi}{2} - x_1x_2\sqrt{1-\cos^2 2\varphi} + x_2^2\,\frac{1+\cos 2\varphi}{2} = (x_2-x_1)^2\,,$$

und nach weiterer Umformung erhalten wir schließlich

$$-\frac{x_1^2+x_2^2}{2} + 2x_1x_2 + \frac{\left(x_2^2-x_1^2\right)\xi}{2} = x_1x_2\sqrt{1-\xi^2}\,,$$

wobei wir die Abkürzung $\varphi = (1/2)\arccos\xi$ verwendet haben. Nochmaliges Quadrieren führt dann zu

$$\left[1-\frac{(x_2-x_1)^2}{2x_1x_2}\right]^2 + 2\left[1-\frac{(x_2-x_1)^2}{2x_1x_2}\right]\frac{(x_2-x_1)}{2x_1x_2}\,\xi + \frac{(x_2-x_1)^2}{4x_1^2x_2^2}\,\xi^2 = 1-\xi^2.$$

Diesen Ausdruck können wir in eine quadratische Gleichung umformen,

$$\left[1+\frac{(x_2-x_1)^2}{4x_1^2x_2^2}\right]\xi^2 + 2\left[1-\frac{(x_2-x_1)^2}{2x_1x_2}\right]\frac{(x_2-x_1)}{2x_1x_2}\,\xi + \left[1-\frac{(x_2-x_1)^2}{2x_1x_2}\right]^2 - 1 = 0,$$

auf deren Lösungen wir allerdings hier nicht näher eingehen wollen.

Es war uns wichtig, am Beispiel des Entropieverlaufs aufzuzeigen, daß sich der Niedergang einer Art viel schneller vollzieht als ihr Aufstieg. Während sich Aufstieg und Blüte eines intakten Räuber-Beute-Systems dreimal so lange hinziehen wie sein Niedergang, erfolgt letzterer ziemlich unerwartet. Von Räubern, zu denen auch der Mensch zählt, kann allerdings keine allzugroße Vernunft erwartet werden, denn der Habgierige sieht nur seinen kurzfristigen Vorteil, denkt aber nicht über die Konsequenzen nach. Niederschmetternd ist auch, daß es die absolute Gleichheit niemals geben wird, weil ihr natürliche Prozesse entgegenstehen. Die Selektion treibt den Entropieprozeß von sich aus voran, und Selektion findet immer und überall statt, auch wenn wir es nicht wahrhaben wollen und Ungleichheit ungerecht finden. Wichtig ist aber zu begreifen, daß zu diesem „Kreisprozeß“ nicht nur eine der beiden Populationen beiträgt, sondern daß sich durchaus beide periodisch in ihrer Dominanz abwechseln. Den Besserangepaßten, wie ihn Charles Darwin definiert hat, gibt es so nicht, er ist ein Mythos, der in der Realität der Räuber-Beute-Systeme keine Entsprechung findet.

Bibliographie

[1] Alfred J. Lotka: Théorie analytique des associations biologiques (= Exposés de biométrie et de statistique biologique. Bd. 4 = Actualités scientifiques et industrielles. Bd. 187). Première partie: Principes. Hermann, Paris 1934.

[2] Alfred J. Lotka: Théorie analytique des associations biologiques. Deuxième partie: Analyse démographique avec application particulière à l’espèce humaine (= Exposés de biométrie et de statistique biologique. Bd. 12 = Actualités scientifiques et industrielles. Bd. 780). Hermann, Paris 1939.

[3] Vito Volterra: Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie. Gauthier-Villars, 1931; autorisierter Nachdruck: Éditions Jaques Gabay, 1990.

[4] Statistical mechanics of chain molecules, by Paul J. Flory (Noble Prize, 1974), Hanser Pulishers, Munich, Vienna, New York, 1989.

