Vorwort zur 2. Auflage

Mathematik in der Biologie ? Sagt man nicht eher *Mathematik für Biologen* ähnlich wie *Mathematik für Physiker* oder *Mathematik für Solzialwissenschaftler* ? Warum plötzlich *Mathematik* **in** *der Biologie* ?

In der Tat, die moderne Literatur bietet zwei Möglichkeiten für einen Einstieg in unser Thema: den *Absprung aus der Mathematik* [12, 20, 22] (Mathematik im Hinblick auf Anwendungen in der Biologie) oder den *Absprung aus der Biologie* [16, 19, 26, 27, 34, 39] (Biologie unter Verwendung mathematischer Denkweisen). Das vorliegende Buch unternimmt davon abweichend den Versuch, mathematische Methoden auf dem Hintergrund von Fragen aus unserer Lebenswelt zu entwerfen. Es ist der Versuch, auf der Schnittstelle zwischen Biologie und Mathematik festzumachen und von hier aus mathematische Methodik in der Biologie zu verstehen. *Mathematik* **in** *der Biologie* geht von Beobachtungen der belebten Natur aus und möchte dort Beiträge leisten, wo experimentelle Methoden der Biologie gar nicht oder nur mit großem Aufwand weiterkommen.

In dieser einführenden Darstellung soll gezeigt werden, wie auch bei relativ einfachen Beobachtungsgegenständen die mathematische Denkweise den theoretischen Vorstellungen der Biologie mehr Sicherheit geben kann. So überzeugt der Ansatz: *das Wachstum einer Population X geschieht proportional zu ihrem Umfang* - es gewinnt durch steigende Anzahl der Individuen an Geschwindigkeit. Jedenfalls findet dieses Argument zunächst keinen Widerspruch, es leuchtet einfach ein ! Will man jedoch seine Konsequenzen übersehen, so wird man gezwungen, die sprachlich vermittelte Annahme formal hinzuschreiben:

$$\dot{x}(t) = Rx(t), \quad t \geq 0 \,. \tag{0.1}$$

Und damit sind wir direkt in das mathematische Denken gesprungen !

$x(t)$ steht für den Umfang der Population X zum Zeitpunkt $t \geq 0$. Zugleich wird klar, daß **Entwicklung** genauer **Veränderung in der Zeit** t bedeutet. Entwicklung setzt **Abhängigkeit** von der Zeit voraus. Die in (0.1) auftretende Größe $\dot{x}(t)$ beschreibt die **Veränderung** des Umfangs $x(t)$ von X in der Zeit. Eine nähere Analyse des Ansatzes (0.1) überzeugt davon, daß

damit ein ungebremstes Wachstum der Population X im Laufe der Zeit t beschrieben wird, eine Situation, welche man in der Natur im allgemeinen nicht beobachtet. Das Wachstum einer Population ist begrenzt, muß sie doch im Verein mit anderen existieren und diesen Partnern Lebensraum im allgemeinen Sinne gewähren. Dazu gehören tatsächlicher Platz in der Natur, Nahrung, Licht usw. Allein das präzise Niederschreiben der Vorstellung *Wachstum ist proportional zum Populationsumfang* als Gleichung (0.1) und ihre Analyse führt dazu, daß unsere Vorstellungen ergänzt werden müssen. Es liegt nahe, den bisherigen Ansatz dadurch zu verbessern, daß die **Replikationsrate** $R > 0$ vom Umfang $x(t)$ der Population X abhängt, tatsächlich also eine (nicht konstante) Funktion

$$R = F(x(t))$$

vorliegt. Die gegenüber (0.1) geeignetere Vorstellung lautet damit

$$\dot{x}(t) = x(t)F(x(t)), \quad t \geq 0. \tag{0.2}$$

Die Konsequenzen aus der eben entstandenen Situation sind nicht leicht zu durchschauen. Wir ziehen uns daher lieber auf ein Feld zurück, welches einfacher beherrschbar ist. Es geht um den speziellen **Ansatz von Verhulst**

$$F(x(t)) = R\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right), \quad t \geq 0, \quad K > 0,$$

welcher die Replikationsrate mit steigendem Populationsumfang einfach **linear** bremst. Die mit (0.2) entstehende **Verhulstgleichung**

$$\dot{x}(t) = Rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right), \quad t \geq 0 \tag{0.3}$$

ist wieder einfach genug: sämtliche Lösungen $x(t)$ können durch einen **analytischen Ausdruck** angegeben und daher vollständig in ihrem zeitlichen Verlauf diskutiert werden. Das Ergebnis ist außerordentlich befriedigend: Eine nach Verhulst sich entwickelnde Population ist in ihrem Umfang durch die in (0.3) auftretende Konstante $K > 0$ begrenzt ! Diese Population gibt den Weg frei für Lebensraum anderer Arten und schafft die Möglichkeit zur Koexistenz.

Nun sehen wir in unserer Lebenswelt allenthalben **Konkurrenz**. Der Gedanke der Evolutionsbiologie [34, 14, 15, 20] geht sogar von der Ablösung von Arten aus. So müssen Mechanismen untersucht werden, welche den Konkurrenzgedanken in den Vordergrund rücken. Ist es vielleicht möglich, eine im Wachstum begrenzte Population, welche eine andere aus dem Felde schlägt, auf der Grundlage von (0.2) zu verstehen ? Dazu müßte für die Funktion F ein anderer Ansatz her.

Genug mit diesem Denken ! Es sollte auch nur gezeigt werden, wie mathematisches Argumentieren die logischen Zusammenhänge von sprachlich

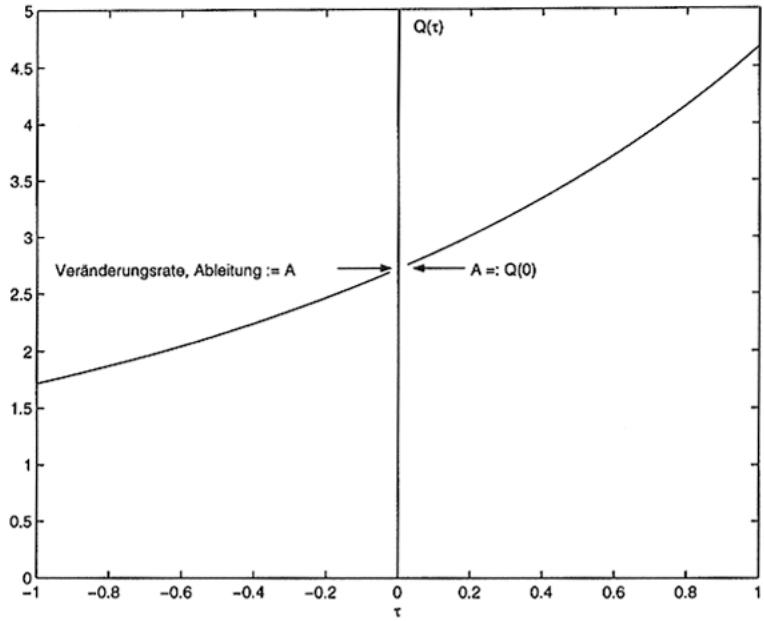

Abb. 1.10. Verhalten der durchschnittlichen Veränderungsrate, der Achsenabschnitt A als Ergänzung von $Q(\tau)$ bei $\tau = 0$, zugleich als **Definition der Veränderungsrate**

setzen

$$Q(0) := A.$$

Die Zahl A heißt **Ableitung von $x(t)$ an der Stelle $t = s$**:

$$A = \dot{x}(s) = x'(s) = \frac{d}{dt}x(s),$$

sie definiert die **Veränderungsrate von $x(t)$ im Punkte $t = s$**. Beachte, daß A i.a. von s abhängen wird, da sich die Abb. 1.10 mit dem (bisher festen) Punkt s ändert. Wir sagen auch $x(t)$ ist **differenzierbar an der Stelle $t = s$**. Schließlich heißt $x(t)$ **differenzierbar** in (a, b), falls $x(t)$ an jeder Stelle $t \in (a, b)$ differenzierbar ist. Dann definiert $\dot{x}(t)$ eine reelle Funktion auf (a, b), die sog. **Ableitung von $x(t)$ in (a, b)**.

Wir sehen uns zwei Sonderfälle an. Zunächst

$$x(t) = \alpha t + \beta \text{ mit } \alpha, \beta \in \mathbb{R},$$

$$Q(\tau) = \frac{x(t+\tau) - x(t)}{\tau} = \frac{\alpha(t+\tau) + \beta - \alpha t - \beta}{\tau} = \frac{\alpha\tau}{\tau} = \alpha \text{ für alle } \tau \neq 0.$$

4.2 Substratumsetzende Organismen

4.2.1 Fläschchenexperiment

In einem Fläschchen wachse eine Population Y von Organismen auf einem Substrat X. So wächst (vgl. Bache R., Pfennig N. [4], Kreikenbohm R., Pfennig N. [23])

$$Y = \textit{Acetobacterium woodii}$$

auf dem Substrat

$$X = \text{ 3,4,5-Trimethoxybenzoat } C_{10}H_{11}O_5^-$$

und bewerkstelligt den Umsatz

$$4C_{10}H_{11}O_5^- + 6HCO_3^- \rightarrow 4C_7H_5O_5^- + 9CH_3COO^- + 3H^+ ,$$

bricht also 3,4,5-Trimethoxybenzoat in

$$\text{Acetat } CH_3COO^- \text{ und Gallat } C_7H_5O_5^-$$

herunter. Dieser Umsatz ist Bestandteil eines Netzwerks von Abbaustufen, die in der Natur unter anaeroben Bedingungen auftreten. Typischerweise bleibt die Gallussäure ($C_7H_5O_5^-$) nicht liegen, sondern wird weiter zu Acetat und Bicarbonat von *Pelobacter acidicallici* verwertet (vgl. Kreikenbohm R., Stephan W. [24]). Damit ist immer noch nicht das Ende des Abbauwegs erreicht: Acetat verwenden gewisse *Methanbakterien* und spalten es endgültig in CH_4 (Methan) und CO_2. Zum Netzwerk natürlicher Abbauwege sei auf Zehnder et al. [40] verwiesen.

Folgende Überlegungen sollen das Verständnis der Dynamik solcher Umsetzungen fördern. Zum Zeitpunkt $t \geq 0$ sei der Umfang der Population Y mit $y(t)$ und jener von X mit $x(t)$ bezeichnet. Beide Konzentrationen können zu beliebigen Zeitpunkten gemessen werden. Natürlich sind die **Anfangswerte**

$$x(0) \geq 0, \;\; y(0) \geq 0 \tag{4.26}$$

bekannt. Die Aufnahme einer Meßreihe

$$x(t_j), \;\; y(t_j), \; j = 1, \ldots, N \tag{4.27}$$

zeigt, daß der Zustand $(x(t), y(t)), \; t \geq 0$ einem stationären Punkt

$$(\bar{x} \geq 0, \;\; \bar{y} \geq 0) \tag{4.28}$$

zustrebt. Soweit die experimentelle Erfahrung.

Wir wollen das Experiment auf der Grundlage der Vorstellungen verstehen, die zu dem in Abschnitt 3.1.2 angegebenen dynamischen System

$$\dot{x}(t) = -\frac{1}{\gamma}\mu(x(t))y(t)\ , \tag{4.29}$$

$$\dot{y}(t) = \mu(x(t))y(t).$$

geführt haben. Die Funktion $\mu(x)$ regelt zusammen mit dem Ertrag $\gamma > 0$ die Dynamik des Geschehens. Beide Größen sind unbekannt, und wir wüden diese Lücke auf der Grundlage der Daten (4.27) am liebsten schließen.

4.2.2 Erhaltungssatz

Zuerst machen wir uns klar, daß (4.29) das im vorigen Abschnitt geschilderte Geschehen nachbildet. Unser Ziel ist daher, alle Lösungen $(x(t), y(t))$ zu beschreiben. Aus Abschnitt 3.1.2 sind uns die Voraussetzungen

$$\gamma > 0,\ \mu : \mathbb{R} \to \mathbb{R},\ \text{diffbar.},\ \mu(0) = 0,\ \mu(\eta) > 0 \text{ für } \eta > 0, \tag{4.30}$$

$$x(0) \geq 0,\ y(0) \geq 0$$

vertraut. Sei $(x(t), y(t))$, $t \in I := [0, T)$ $(T > 0)$ eine Lösung von (4.29). Dann ist die Gleichung

$$0 = \gamma\dot{x}(t) + \dot{y}(t) = \frac{d}{dt}\{\gamma x(t) + y(t)\}\ in\ I$$

leicht bestätigt. Sie liefert sofort den **Erhaltungssatz**

$$\gamma x(t) + y(t) = \gamma x(0) + y(0) =: c,\ t \in I, \tag{4.31}$$

welcher z.B. die Darstellung

$$y(t) = c - \gamma x(t),\ t \in I \tag{4.32}$$

ermöglicht. Einsetzen von (4.32) in die erste Zeile von (4.29) ergibt die skalare Gleichung

$$\dot{x}(t) = -\mu(x(t))(\gamma^{-1}c - x(t)) =: f(x(t)). \tag{4.33}$$

Diese ist leicht diskutiert: Eine qualitative Analyse zeigt Abb. 4.2. Dort ist

$$0 \leq x(0) \leq x(0) + \gamma^{-1}y(0) = \gamma^{-1}c \tag{4.34}$$

benutzt. Daher zeigt Abb. 4.2, daß eine Lösung $x(t)$ für alle Zeiten $t \geq 0$ existiert:

$$x : [0, +\infty) \to \mathbb{R}. \tag{4.35}$$