

Adolf Riede

Mathematik für Biologen

Aus dem Programm
Mathematik

Analysis, Band 1–3
von Otto Forster

**Einführung in die Wahrscheinlichkeitstheorie
und Statistik**
von Ulrich Krengel

Lineare Algebra
von Gerd Fischer

**Lineare Algebra und Analytische Geometrie,
Band I, II**
von Egbert Brieskorn

Mathematische Modelle in der Biologie
von Wilfried Nöbauer und Werner Timischl

**Numerische Mathematik,
Band 1, 2**
von Jochen Werner

Vieweg

Adolf Riede

Mathematik für Biologen

Eine Grundvorlesung

Mit 120 Abbildungen und zahlreichen
durchgerechneten Beispielen



Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Riede, Adolf:

**Mathematik für Biologen: eine Grundvorlesung;
mit zahlreichen durchgerechneten Beispielen /**

Adolf Riede. – Braunschweig; Wiesbaden:

Vieweg, 1993

Dr. Adolf Riede
Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg
Mathematisches Institut
Im Neuenheimer Feld 288
W-6900 Heidelberg

Alle Rechte vorbehalten

© Friedr. Vieweg & Sohn Verlagsgesellschaft mbH, Braunschweig/Wiesbaden, 1993

Der Verlag Vieweg ist ein Unternehmen der Verlagsgruppe Bertelsmann International.



Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlags unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Gedruckt auf säurefreiem Papier

ISBN-13: 978-3-528-06468-6
DOI: 10.1007/978-3-322-84988-5

e-ISBN-13: 978-3-322-84988-5

Vorwort

In diesem Buch ist der nochmals überarbeitete Inhalt einer dreisemestrigen Vorlesung aufgeschrieben, die ich zweimal an der Universität Heidelberg für Studenten der Biologie gehalten habe. Auf fünf Blöcke zusammengefaßt ergibt sich folgende kurze

Übersicht über den Inhalt:

Kap. I - V	Grundlagen der Zahlen und der Stochastik, endliche Wahrscheinlichkeitsmodelle
Kap. VI - XIII	Entwicklungsprozesse <i>einer</i> Population und die dazu benötigte Analysis von Funktionen <i>einer</i> Variabler
Kap. XIV - XVIII	Ausbau der Stochastik (der Lehre vom Zufall), insbesondere unendliche Wahrscheinlichkeitsmodelle und Statistische Schätz- und Prüfverfahren
Kap. XIX - XXI	Lineare Algebra und diskrete lineare Entwicklungsmodelle für ein System von <i>mehreren</i> Zustandsgrößen (z. B. der Größen von Populationen)
Kap. XXII und XXIII	Modelle für kontinuierliche Entwicklungen <i>mehrerer</i> Zustandsgrößen und die dafür erforderliche Differentialrechnung von Funktionen <i>mehrerer</i> Variabler

Ziel des Buches ist es – in einer dem Biowissenschaftler angemessenen Weise – die mathematischen Begriffe, Methoden und Techniken zu erklären, die zur Aufstellung und Analysierung mathematischer Modelle benötigt werden. Es geht also nicht nur um die Beschreibung der mathematischen Modelle, sondern vor allem um die Vermittlung von mathematischem Verständnis und mathematischen Fertigkeiten, mit denen der Biologe die Modelle in neuen Situationen richtig anwenden kann und auch neue Probleme mindestens bis zu einem gewissen Grade selbst mathematisch modellieren und analysieren kann.

Die dabei benutzte Vermittlungsmethode kann umschrieben werden mit den Worten „Lernen am Beispiel“. Das heißt konkret, daß im allgemeinen nicht die abstrakte mathematische Definition der benötigten Begriffe am Anfang steht, sondern das Studium von Beispielen, wobei sich die Intuition von einem dahinterstehenden Begriff entwickeln kann. Dies reicht oft für ein experimentelles mathematisches Arbeiten aus. Besondere Sorgfalt ist jedoch dann bei der Überprüfung der Richtigkeit der erhaltenen Ergebnisse angeraten. Für die Überprüfung wird der Praktiker die Übereinstimmung mit Experimenten heranziehen, so daß ihm damit eine besondere Prüfmöglichkeit gegeben ist. In vielen Fällen wird im Laufe der Untersuchungen eine vollständige mathematische Definition der Begriffe erarbeitet. Um das Abstraktionsniveau niedrig zu halten, wird

jedoch manchmal auf eine exakte Definition und die Aufstellung des präzisen mathematischen Satzes mit allen benötigten Voraussetzungen verzichtet. In diesem letzten Fall sollte die Zusammenarbeit mit einem Mathematiker oder Statistiker einsetzen, die mit den Kenntnissen dieses Buches – wie ich hoffe und wünsche – besser möglich sein wird.

Um den Stoff zu beschränken und trotzdem bis zu einigen für die Praxis relevanten Modellen vorzustoßen, mußte eine Stoffauswahl getroffen werden. Diese ist besonders hart bei der Linearen Algebra ausgefallen. Für die Suche nach Begriffen, die hier ausgelassen wurden, empfiehlt sich, wenn man sie einmal benötigt, in ein Buch über Ingenieurmathematik zu schauen (z. B. [P]).

Auf viele Beispiele aus Ökologie, Physiologie und Genetik wurde ich durch die im Verzeichnis genannte Literatur aufmerksam. Ich habe ihnen eine didaktische Darstellung gegeben, welche die zum Verständnis benötigten mathematischen Begriffe in möglichst elementarer und übersichtlicher Weise erklärt. Dabei habe ich mich sehr auf graphische Darstellungen gestützt, die dem Leser die Begriffe und Ergebnisse lebendig vor Augen führen.

Auf einige Punkte möchte ich im einzelnen hinweisen: Den Differenzenquotienten habe ich als mittlere Änderungsrate motiviert. Daraus läßt sich (ohne die Voraussetzung der Stetigkeit) direkt der Hauptsatz der Differential- und Integralrechnung (1. Version) ableiten. Ich stieß darauf, daß eine Diskretisierung der logistischen Differentialgleichung das bekannte Modell des beschränkten Wachstums liefert, ein allgemein, wie mir scheint, weniger bekannter Zusammenhang. Der Hinweis auf die Enzymkinetik und das Michaelis-Menten-Gesetz scheint mir nicht die richtige Begründung für das Modell des beschränkten Wachstums *einer* Population zu sein. Bei der numerischen Simulation zur Enzymkinetik in Kap. XXIII deutet sich noch etwas anderes an, nämlich, daß zumindest ein Teil der Phänomene auch geometrisch (ohne singuläre Störungsrechnung wie in [Mu]) erklärt werden kann. Aus meiner Herleitung des Glukose-Toleranz-Testes ergibt sich eine weitere Begründung für die erstaunliche Tatsache, daß der Dämpfungsfaktor keine geeignete Testgröße ist. Im Abschnitt über stabile periodische Populationsentwicklung wird ein Ausblick auf weiterführende und aktuelle Arbeiten gegeben, wobei teilweise der rein beschreibende Standpunkt eingenommen wird.

Eine Besonderheit ist die Verarbeitung von Analysis, Linearer Algebra und Stochastik zu einem Ganzen.

Für das Studium des Buches sind folgende Hinweise nützlich. Literaturangaben sind mit einem (oder zwei) Buchstaben in eckigen Klammern bezeichnet, wie etwa oben [P] oder [Mu]. Das Buch ist aufgeteilt in 23 Kapitel und jedes Kapitel in einige Abschnitte. Die in einem Abschnitt besprochenen Punkte – seien es Beispiele, Sätze, Ergebnisse, Formeln etc. – sind fortlaufend mit einer in runde Klammern gesetzten arabischen Ziffer numeriert. Querverweise innerhalb eines Abschnittes geben nur diese Ziffer an. Querverweise auf andere Abschnitte nennen auch die (römische) Kapitel- und (arabische) Abschnitts-Nummer. Bei „siehe (3)“ ist also der Punkt (3) im selben Abschnitt gemeint. „Siehe XV.1 (5)“ bezieht sich auf den Punkt (5) im ersten Abschnitt des fünfzehnten Kapitels. Viele Querverweise und der Index unterstützen die Arbeit mit dem Buch. Bei Herleitungen habe ich manche Zwischenstücke ausgelassen, weil sie mir zu technisch oder für den Praktiker nicht so interessant erschienen. Damit der Leser aber weiß, woran er ist, habe ich meist darauf hingewiesen, daß noch ein Beweisschritt

fehlt und ob er mit den Methoden des Buches oder nur mit weiterführenden eingefügt werden kann.

Danken möchte ich allen Kollegen, aus deren Skripten und anderen Aufzeichnungen ich Anregungen erhielt, W. Alt, J. Bierbrauer, W. Böge, M. Klingmann, M. Mürmann und G. Sawitzki. Bei allen Computer-Fragen hat mir mein Sohn Christian (cand. inform.) tatkräftig zur Seite gestanden. Seiner Mithilfe verdanke ich die mit dem Programm „Mathematica“ erstellten Abbildungen und die Einrichtung des L^AT_EX-Programms vom Titelblatt bis zum Index gemäß besonderen Wünschen von mir und dem Verlag. Ich danke auch meiner ganzen Familie, die das Projekt mitgetragen hat. Mein besonderer Dank gilt den Hörern der Vorlesungen, die durch ihre Fragen und Diskussionsbeiträge und viele Gespräche mich immer wieder herausgefordert haben, die Erklärungsmethoden weiter zu verbessern. Sie haben wesentlich zur Gestalt dieses Buches beigetragen. Schließlich mußte mein Manuskript noch viele Anforderungen erfüllen, bis es gedruckt werden konnte. Dabei war die außerordentlich gute Zusammenarbeit mit Frau Dr. B. Döbert, Mitarbeiterin des Vieweg-Verlages, eine ganz große Hilfe, für die ich hier meinen besten Dank ausspreche.

Mannheim, im September 1992

A. Riede

Inhaltsverzeichnis

I	Zahlen	1
I.1	Anzahlen	1
I.2	Reelle Zahlen	8
I.3	Dokumentation von Meßwerten	10
II	Beschreibende Statistik	14
II.1	Merkmale und ihre Ausprägungen	14
II.2	Häufigkeiten und ihre graphische Darstellung	18
III	Statistische Maßwerte	25
III.1	Das zentrale Wertepaar	25
III.2	Graphische Bestimmung des zentralen Wertepaares	27
III.3	Das arithmetische Mittel	28
III.4	Streuungsmaße	29
III.5	Der Fall der Klassenbildung	32
IV	Diskrete Wahrscheinlichkeitsmodelle	34
IV.1	Zufällige Ereignisse	34
IV.2	Wahrscheinlichkeitsverteilungen	37
IV.3	Bedingte Wahrscheinlichkeit und Unabhängigkeit	39
V	Kombinatorische Modellbildung	42
V.1	Modell für unabhängige Meßreihen	42
V.2	Zusammenfassen von Ausprägungen	42
V.3	Binomialverteilung	43
V.4	Hypergeometrische Verteilung	46
V.5	Multinomialverteilung	47
VI	Diskrete Entwicklungsprozesse einer Population	50
VI.1	Lineare Modellierung von Geburtenzahl und Todesfällen	50
VI.2	Konvergenz von Folgen und Reihen	52
VI.3	Exponentielle Abnahme bei konstanter Zufuhr	57
VI.4	Beschränktes Wachstum	60
VI.5	Innerspezifische Konkurrenz	63
VII	Funktionen	66
VII.1	Grundlagen des Funktionsbegriffs	66
VII.2	Grenzwerte von Funktionen und Stetigkeit	70
VIII	Exponentialfunktion und Logarithmus	75
VIII.1	Potenzen mit reellen Exponenten	75
VIII.2	Gleichmäßiges kontinuierliches Wachstum	77
VIII.3	Das Rechnen mit Logarithmen	78
VIII.4	Das Webersche Gesetz	82
VIII.5	Das psycho-physikalische Gesetz von Weber-Fechner	83

VIII.6	Logarithmische Skalen	86
IX	Differentialrechnung	90
IX.1	Wachstumsrate und Differentialquotient	90
IX.2	Differentiationsregeln	96
IX.3	Konstante, monotone und konvexe Funktionen	99
IX.4	Extremwerte	100
IX.5	Die Regeln von de l'Hospital	103
IX.6	Taylorpolynom und Taylorreihe	105
IX.7	Potenzreihen	106
X	Anwendung auf diskrete Entwicklungsprozesse	108
X.1	Beschreibung durch die Reproduktionsfunktion	108
X.2	Graphische Methoden	109
X.3	Stabilität von Gleichgewichten	111
X.4	Das logistische Modell	112
X.5	Beziehungen zwischen den Entwicklungsmodellen	115
XI	Integralrechnung	117
XI.1	Integral und Flächeninhalt	117
XI.2	Berechnung von Integralen durch Stammfunktionen	119
XI.3	Integrationsregeln	123
XI.4	Uneigentliche Integrale	127
XI.5	Bewegung einer Partikel auf einer Kurve	128
XII	Winkel und Winkelfunktionen	131
XII.1	Die Atmung als periodischer Vorgang	131
XII.2	Polarkoordinaten	132
XII.3	Winkel und Winkelmaß	134
XII.4	Kosinus und Sinus	135
XII.5	Die Umkehrfunktionen von Sinus und Kosinus	138
XII.6	Nichtorientierte Winkelmessung	141
XII.7	Sinusförmiger Biorhythmus	141
XIII	Kontinuierliche Prozesse einer Population	144
XIII.1	Exponentieller Prozeß	144
XIII.2	Exponentieller Abbau bei konstanter Zufuhr	146
XIII.3	Logistisches Modell und begrenztes Wachstum	147
XIII.4	Ein Zwei-Gruppen-Modell für Epidemien	151
XIV	Unendliche Wahrscheinlichkeits-Modelle	153
XIV.1	Poissonverteilung	153
XIV.2	Geometrische Verteilung	156

XV	Kontinuierliche Wahrscheinlichkeitsmodelle	159
XV.1	Verteilungsfunktion	159
XV.2	Wahrscheinlichkeitsdichte und Exponentialverteilung	160
XV.3	Die Normalverteilung	163
XV.4	Maßzahlen	163
XVI	Stochastische Abhängigkeit	167
XVI.1	Punktwolke und Häufigkeitstafel	167
XVI.2	Maßzahlen für lineare Abhängigkeit	168
XVI.3	Die Ausgleichsgerade	170
XVI.4	Nichtlineare Regression	173
XVII	Transformation und Verknüpfung	175
XVII.1	Lineare Transformation	175
XVII.2	Standardisierung von Verteilungen	176
XVII.3	Wahrscheinlichkeitspapier	178
XVII.4	Addition von Zufallsgrößen	179
XVII.5	Warum eine Normalverteilung so oft die Norm ist	180
XVII.6	Binomialverteilung und Normalverteilung	181
XVII.7	Das Quadrat einer Zufallsgröße	182
XVIII	Statistische Schätz- und Prüfverfahren	183
XVIII.1	Punktschätzungen	183
XVIII.2	Maximum-Likelihood-Schätzungen	186
XVIII.3	Quantile	190
XVIII.4	Intervallschätzung bei Normalverteilung	191
XVIII.5	Intervallschätzung einer Wahrscheinlichkeit	196
XVIII.6	Schätzung bei hypergeometrischer Verteilung	199
XVIII.7	Test bei hypergeometrischer Verteilung	205
XVIII.8	Tests bei Normal- und t -Verteilungen	208
XIX	Vektoren und Matrizen	213
XIX.1	Diskrete Entwicklungsprozesse zweier Populationen	213
XIX.2	Gleichgewichte	215
XIX.3	Häufigkeitstafeln, Nahrungsketten und Matrizen	216
XIX.4	Lineare Gleichungssysteme und Determinanten	220
XIX.5	Beziehungen zur Geometrie	227
XX	Lineare Abbildungen	232
XX.1	Definition und Beispiele	232
XX.2	Komplexe Zahlen	233
XX.3	Konstante Altersverteilung und Eigenvektoren	238
XXI	Diskrete lineare Entwicklungsmodelle	244
XXI.1	Grundlegendes	244
XXI.2	Die Rolle des dominierenden Eigenwertes	244
XXI.3	Stabile Altersverteilung	247

XXI.4	Stabile Genotypverteilung	248
XXII	Kontinuierliche lineare Entwicklungsmodelle	256
XXII.1	Lineare Differentialgleichungssysteme	256
XXII.2	Ein Diffusion/Stoffwechsel-Prozeß	259
XXII.3	Das Phasenporträt einer Lösung	261
XXII.4	Komplexe Eigenwerte	265
XXII.5	Ein kontinuierliches Räuber-Beute-Modell	267
XXII.6	Ein Modell zur Erkennung von Zuckerkrankheit	270
XXIII	Nichtlineare kontinuierliche Modelle	275
XXIII.1	Das klassische Räuber-Beute-Modell	275
XXIII.2	Das Volterra-Prinzip	280
XXIII.3	Funktionen von zwei Variablen	281
XXIII.4	Phasenkurven	285
XXIII.5	Phasenkurven des Lotka-Volterra-Modells	289
XXIII.6	Beispiel und Problem der linearen Näherung	291
XXIII.7	Partielle Ableitungen	292
XXIII.8	Höhere partielle Ableitungen und Extremwerte	294
XXIII.9	Linearisierung in der Nähe eines Gleichgewichtes	296
XXIII.10	Das Michaelis-Menten-Gesetz	297
XXIII.11	Stabile periodische Populationsentwicklung	301
XXIII.12	Konkurrenz zweier Arten	306
	Literatur	314
	Index	315