

Zur Mathematik des tierischen Wachstums

II. Vergleich einiger Wachstumsfunktionen*

F. KRÜGER

*Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale);
Hamburg 50, Bundesrepublik Deutschland*

ABSTRACT: On the mathematics of animal growth. II. Comparison of some growth functions. The functions of v. BERTALANFFY and GOMPertz and an equation proposed by the author – denoted as “Reziprofunktion” – are fitted to growth data of tunny (*Thunnus thynnus*) and North Sea turbot (*Scophthalmus maximus*). The comparison of the fit of the 3 functions to the given data of fish growth was performed in identical manner by a percentual deviation (s%) based on the difference of the logarithms of measured and calculated values. The optimal fit of the functions was based on linear regression analysis of the functions transformed into a linear relation. The 3 functions seem to be suitable for the reproduction of growth curves. In all cases the “Reziprofunktion” delivered the best results. The logistic function produced no satisfactory approximations. It is not possible to give a biological explanation for the parameters of the functions. The GOMPertz-function and the “Reziprofunktion” contain a point of inflection and may therefore be used in unchanged form for the description of weight growth. The point of inflection represents a mathematical deduction of the curvature of the logarithmic growth curve. It is only the “Reziprofunktion” which allows to express a mathematically defined relation to the allometric formula.

EINLEITUNG

Die Entwicklung der Elektronenrechner in der Neuzeit bedingt, daß auch der Bereich der biologischen Wissenschaften einer mathematischen Auswertung leichter zugänglich wird und damit funktionale Beziehungen in Zukunft ein wichtiges Hilfsmittel für die Vertiefung unserer Einsicht in die Lebensprozesse bilden.

Die Hauptschwierigkeit, die biologische Zusammenhänge einer mathematischen Erfassung bereiten, beruht auf der Unschärfe aller biologischen Meßdaten. Sie sind in schwer überschaubarer Weise abhängig vom Einfluß der individuellen Variabilität, der Vorgeschichte der Organismen und anderen Faktoren. Daher liefern auch große Stichproben keine eindeutigen Mittelwerte. Soweit wir solche unseren Auswertungen zugrunde legen, stellen sie rein formale Größen dar. Diese Unschärfe aller biologischen

* Gewidmet dem Gedenken des am 12. Juni 1972 verschiedenen Professors LUDWIG VON BERTALANFFY als einem hervorragenden Vorkämpfer für die mathematische Behandlung biologischer Probleme.

Zahlenwerte erschwert zwar die Aufstellung mathematisch faßbarer Beziehungen, macht sie aber nicht grundsätzlich unmöglich.

In der Ausgleichsberechnung bietet die Statistik Verfahren, um auch auf der Basis unscharfer Daten zu brauchbaren Ergebnissen zu kommen. Allerdings erfordern die hierfür notwendigen Berechnungen einen größeren Arbeitsaufwand, den man in der Biologie lange Zeit scheute. Mit den heute gegebenen programmierbaren und schnell arbeitenden Elektronenrechnern kann man diese Schwierigkeit als überwunden ansehen.

Vorläufig herrschen aber in der Biologie noch erhebliche Meinungsverschiedenheiten über die speziellen Formulierungen, die zur Anwendung kommen können. Die Unschärfe der Meßdaten bedingt, daß gegebene Zusammenhänge sich unter Umständen mit grundsätzlich verschiedenen Funktionen vereinbaren lassen. Vor allem gilt dieses für die zumeist erforderlichen Exponentialfunktionen, die in begrenzten Bereichen einen nahezu übereinstimmenden Verlauf nehmen können. Um die oft nur geringen Unterschiede, die sich bei der numerischen Auswertung ergeben, eindeutig beurteilen zu können, darf man sich nicht mit einem allgemeinen Ermessen begnügen, wie es etwa der optische Eindruck bei der graphischen Darstellung vermittelt, sondern muß versuchen, die Annäherung der Funktion an die Meßwerte durch ein mathematisches Streuungsmaß exakt wiederzugeben.

Eine objektive Beurteilung der Approximation einer Funktion an die Meßdaten setzt andererseits voraus, daß man die optimalen Parameter der Funktion kennt. Da hierfür wiederum die Streuungsmasse als Kontrolle dienen, hängen beide Probleme untrennbar zusammen.

Das Wachstum erscheint für die Darstellung von Fragen, auf die eine mathematische Verarbeitung biologischer Daten stößt, besonders geeignet. Es besitzt den Vorzug, daß es einen überaus exakt gesteuerten Vorgang darstellt, den die Natur tagtäglich selbst reproduziert und dessen Messung technisch überaus einfach ist. Es wurde daher in zahlreichen Literaturangaben durch gut gesicherte Daten beschrieben. Insbesondere gilt dieses für das Wachstum von Fischen, für dessen Untersuchung ein großes praktisches Interesse vorliegt. Überdies bieten bei ihnen die Jahresringe in den Otholiten und Schuppen eine zuverlässige Alters-Schätzung, die sonst bei freilebenden Tieren schwierig oder unmöglich ist.

Das Fischwachstum eignet sich auch aus dem Grunde sehr gut für mathematische Auswertungen, da es nach dem Ablauf des larvalen Wachstums bis zu den höchsten Altersklassen einen sehr gleichmäßigen Verlauf zeigt, der keine Unstetigkeiten erkennen läßt. Die bei Säugetieren eintretende starke Verminderung der Wachstumsraten nach dem Erreichen der Geschlechtsreife fehlt beim unbegrenzten Wachstum der Fische.

Aus dem großen Interesse an einer mathematischen Darstellung von Wachstumsvorgängen ist eine unübersehbare Fülle von Wachstumsformeln vorgeschlagen worden. Die Dissertation von HOEPPE (1959) bespricht ca. 100 Formeln. Es fehlen aber in ihr wesentliche schon damals veröffentlichte Funktionen. In der Zwischenzeit sind weitere zahlreiche Vorschläge gemacht worden. Eine eingehendere Besprechung und Berücksichtigung aller bekannten Wachstumsformeln ist kaum möglich und verspricht wenig Erfolg. Die Arbeit von HOEPPE bietet hierfür wichtige Gesichtspunkte.

Aus diesem Grunde beschränke ich mich auf einige Funktionen, die allgemeinere

Beachtung gefunden haben. Es sind dieses: (1) die PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion, (2) die GOMPERTZ-Funktion und (3) eine von mir vorgeschlagene Funktion, deren prinzipielle Gestalt ZUCKER & ZUCKER (1941) veröffentlichten, die ich als „Reziproktfunktion“ in den weiteren Ausführungen bezeichnen werde, da sie die Logarithmen der Dimension als Funktion eines reziproken Alterswertes darstellt. Die sogenannte logistische Funktion von VERHULST (1838) wurde auch berücksichtigt, soll aber angesichts der sehr schlechten Ergebnisse, die sie lieferte, nur beiläufig erwähnt werden.

DIE PROZENTUALE STANDARDABWEICHUNG

Die vier berücksichtigten Funktionen besitzen als gemeinsames Merkmal, daß sie nur 3 Parameter enthalten. Es handelt sich also um relativ einfache Formeln, was vom mathematischen Standpunkt aus gesehen ein wesentlicher Vorzug ist. Manche Autoren haben bei dem Bemühen, eine möglichst weitgehende Annäherung an gegebene Zahlenreihen zu erzielen, zu dem Ausweg gegriffen, die Zahl der Parameter zu erhöhen. Hierdurch wird aber die Handhabung von Funktionen erheblich erschwert. Die Einfachheit einer Funktion stellt auch ein wesentliches Kriterium bei der Beurteilung einer Funktion dar.

Eine weitere gemeinsame Eigenschaft der genannten Funktionen besteht darin, daß sie durch einfache Umformungen in die Gestalt der Gleichung einer Geraden gebracht werden können:

$$y = a + b \cdot x \quad (1)$$

Hiermit ist für sie eine gemeinsame Basis für ihre Parameterbestimmung in der linearen Regressionsberechnung gegeben. Mit ihrer Hilfe lassen sich für ein Kollektiv von Wertepaaren die beiden Parameter a und b bestimmen, die den quantitativen Zusammenhang zwischen x und y wiedergeben. Man benötigt für die Berechnung die Summenwerte: Σx , Σx^2 , Σy , Σy^2 , $\Sigma x \cdot y$ sowie die Zahl der Wertepaare n .

Aus diesen Summenwerten bildet man zunächst die Rechengrößen:

$$S_{xx} = \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n}$$

$$S_{yy} = \Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n}$$

$$S_{xy} = \Sigma xy - \frac{\Sigma x \cdot \Sigma y}{n}$$

Es ist dann für die uns hier allein interessierende Regression von y auf x :

$$b = \frac{S_{xy}}{S_{xx}} \quad (2)$$

$$a = \frac{\Sigma y - b \cdot \Sigma x}{n} \quad (3)$$

Die Strenge der quantitativen Beziehung zwischen x und y beschreibt der Korrelationskoeffizient r :

$$r = \frac{S_{xy}}{\sqrt{S_{xx} \cdot S_{yy}}} \quad (4)$$

Bei voller Übereinstimmung der gemessenen Werte (y) mit den aus Gleichung (1) sich ergebenden Werten (\hat{y}), die durch das Dach gekennzeichnet werden sollen, nimmt r den Wert ± 1 an, bei fehlender Korrelation den Wert 0. Der Korrelationskoeffizient stellt ein sehr allgemeines Streuungsmaß dar und erwies sich für die vorliegenden Fragen als ungeeignet. Der durchweg in der Nähe von 1 liegende Korrelationskoeffizient wurde daher in keinem Falle angegeben.

Als Streuungsmaß diene einheitlich für alle Funktionen eine Standardabweichung, die den Vorzug besitzt, daß in ihre Ermittlung direkt die Summe der Differenzen zwischen gemessenen und berechneten Werten eingeht. Bezeichnet man diese mit y und y so ist die Standardabweichung s :

$$s = \pm \sqrt{\frac{\sum (y - \hat{y})^2}{n - 2}} \quad (5a)$$

$$\text{oder: } s = \pm \sqrt{\frac{S_{yy} - \frac{(S_{xy})^2}{S_{xx}}}{n - 2}} \quad (5b)$$

Die Standardabweichung grenzt als Parallelen zur Regressionsgeraden den Bereich ab, innerhalb dessen etwa $\frac{2}{3}$ der für y sich ergebenden Werte liegen. Von der Zahl der Wertepaare wird für jeden eingesetzten Parameter ein Freiheitsgrad abgezogen, daher steht im Nenner des Quotienten: $n-2$.

Die nach Gleichungen (2) und (3) ermittelten Parameter machen entsprechend dem GAUSSschen Prinzip die Summe der Abweichungsquadrate zum Minimum und stellen daher die optimale Lösung für die gegebenen Daten dar. Andere Parameterwerte liefern höhere Standardabweichungen. Die Regressionsberechnung kann hier nur in dem Umfang behandelt werden, wie er für das Verständnis der weiteren Ausführungen – insbesondere der eingesetzten Symbole – erforderlich ist. Ausführliche Darstellungen finden sich in den zahlreichen statistischen Lehrbüchern.

Auch frühere Autoren haben von der Regressionsauswertung der Gleichung (1) Gebrauch gemacht, um zu optimalen Lösungen zu kommen. Sie liefert aber nur 2 Parameterwerte, während – wie wir sahen – die uns interessierenden Wachstumsfunktionen 3 Parameter enthalten. Für keine von ihnen konnte bislang eine Lösung gegeben werden, die direkt Parameterwerte liefert, die die Forderung nach dem Minimum der Summe der Abweichungsquadrate erfüllt. Diese Bedingung kann nur schrittweise durch iterative Auswertung mit dem variierten dritten Parameter erreicht werden.

Bei der Anwendung der Standardabweichung auf Wachstumsvorgänge ist aber folgendes zu berücksichtigen: normalerweise benutzt man als Grundlage der Berechnung der Standardabweichung die quadrierte lineare Differenz zwischen Meßwert und errechnetem Wert, also $(y - \hat{y})^2$. Nun ist – in linearen Werten ausgedrückt – die Streuung der Meßwerte um den Mittelwert bei großen Individuen größer als bei kleinen. Die Spannweite der Streuung bei alten Tieren kann der Gesamtlänge junger Tiere entsprechen oder sie sogar noch übertreffen. Die Schwankungen um den Mittelwert nehmen erfahrungsgemäß mit zunehmender Tiergröße zu. Aus diesem Grunde erscheint es günstiger, bei Wachstumsprozessen einen auf die gegebene Größe bezogenen relativen Maßstab für die Standardabweichung zu benutzen. Als solcher könnte die prozentuale Streuung in Form des Variationskoeffizienten v dienen:

$$v\% = \frac{s}{\bar{x}} \cdot 100 \quad (6)$$

Diese prozentuale Streuung bleibt während des ganzen Wachstums nahezu konstant. HOHENDORF (1966) schlug daher eine aus den Prozentwerten ermittelte Standardabweichung vor. Rechnerisch einfacher und wohl auch exakter erscheint es mir, als Grundlage für die relative Standardabweichung die Differenz zwischen den Logarithmen der Meßwerte und den errechneten Werten einzusetzen. Der Ausdruck für diese relative Standardabweichung s_{\log} wäre also:

$$s_{\log} = \pm \sqrt{\frac{\sum (\log y - \log \hat{y})^2}{n - 3}} \quad (7)$$

Es ist dieses die Form, in der die Standardabweichung der Logarithmen für die Wachstumsfunktionen berechnet wurde. Daher findet sich entsprechend der Zahl der Parameter im Nenner der Wert $(n-3)$.

Man erhält bei dieser Form der Standardberechnung einen Logarithmus, der eine schwer durchschaubare Zahl darstellt. Es besteht aber eine einfache Möglichkeit, diesen Logarithmus in einen anschaulichen linearen Prozentwert umzuformen, indem man den Numerus von s_{\log} mit 100 multipliziert und von ihm 100 abzieht. Ich schlage hierfür die Bezeichnung „prozentuale Standardabweichung“ ($s\%$) vor.

$$s\% = (100 \cdot \text{num } s_{\log}) - 100 \quad (8)$$

Bei der Einfachheit der Umformung kann man $s\%$ auch direkt aus dem Numerus der logarithmischen Standardabweichung ablesen. Sie entspricht allerdings nicht ganz einer prozentualen Standardabweichung. Während nämlich eine prozentuale Abweichung von 10% die Spanne zwischen 90 und 110 umfaßt, stellt sie für $\log 100 \pm 0,0414$ den Bereich zwischen 110 und 90,9 dar. Dafür besitzt $s\%$ den Vorzug unabhängig davon zu sein, ob man den Meßwert oder den berechneten Wert als Bezugsgröße wählt, wie eine einfache Überlegung zeigt.

DIE PARAMETERBESTIMMUNG

Die PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion

Ungeachtet einiger Mängel hat die Wachstumsbeschreibung mit Hilfe der PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion weiten Eingang in der Fischereiwissenschaft gefunden. Schwierigkeiten hat die Ermittlung ihrer exakten Parameter bereitet. v. BERTALANFFY (1934) bestimmte auf graphischem Wege einen optimalen Wert von L_{∞} und von ihm ausgehend die Parameter K und $(L_{\infty} - L_0)$ (Abb. 1). Ein von TOMLINSON & ABRAMSON (1961) angegebenes Verfahren ist nicht in allen Fällen anwendbar. In dieser Beziehung besser erscheint das Vorgehen von ALLEN (1966), der als Ausgang die von BAGENAL (1955) beziehungsweise von BEVERTON & HOLT (1957) modifizierte Form der BERTALANFFY-Funktion benutzte:

$$l\tau = L_{\infty} (1 - e^{-K(\tau - \tau_0)}) \quad (9a)$$

Als Ausgang setzt der Autor einen Schätzwert von K ein und errechnet hierzu die

lineare Standardabweichung zu den Meßwerten. Durch Variation von K werden durch iterative Berechnung optimale Parameterwerte erhalten. Das Verfahren erfordert einen erheblichen Rechenaufwand.

In neuester Zeit schlug RAFAIL (1973) ein anderes Vorgehen vor. Durch Umformung und Logarithmierung ergibt sich aus (9a) die Gleichung einer Geraden:

$$\ln \frac{L_\infty - l\tau}{L_\infty} = K \cdot \tau_0 - K\tau \quad (9b)$$

deren Parameter K und τ_0 auf dem Wege der Regressionsberechnung ermittelt werden können. Als Ausgang berechnet RAFAIL aus den einzelnen Zuwachsraten einen Nähe-

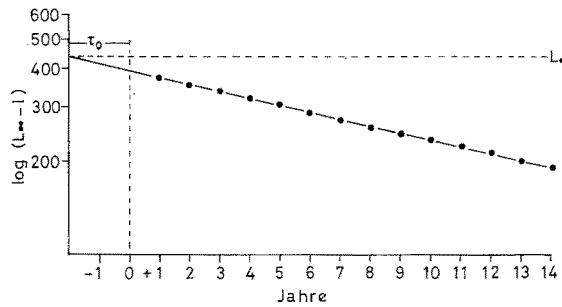


Abb. 1: Graphische Darstellung der linealisierten BERTALANFFY-Funktion im semilogarithmischen Koordinatensystem nach Daten von SELLA (1929) für den Thunfisch (*Thunnus thynnus*). Den linearen Alterswerten auf der Abszisse wird der Logarithmus der Differenz zwischen Maximalwert und Meßwert zugeordnet. Durch Variation des Maximalwertes versucht man eine möglichst geradlinige Anordnung der eingetragenen Punkte zu erreichen, die sich bei optimalem Maximalwert ergibt. Die verlängerte Regressionsgerade erreicht den Maximalwert im allgemeinen in einem Abstand von der Abszisse 0. Dieser Abstand stellt den positiven oder negativen τ_0 -Wert dar

rungswert für K und von ihm ausgehend den zugeordneten Wert für L_∞ . Diesen setzt er in (9b) ein. Durch Wiederholung dieses Verfahrens verbessert er die Parameterwerte, wobei die Summe der quadrierten linearen Abweichung als Kontrolle dient.

Ich selbst bin bei meinen Auswertungen auch von Gleichung (9b) ausgegangen, habe das Verfahren aber dadurch vereinfacht, daß ich mich damit begnügte, den Wert von L_∞ zu variieren. Die bei der Regressionsberechnung anfallenden Korrelationskoeffizienten erlauben aber keine Aussage über die Annäherung an die Meßwerte. Daher sind jeweils aus den gewonnenen Parametern die Einzelwerte zu berechnen und zu den Meßwerten in Beziehung zu setzen. Entsprechend meinem Vorschlag benutzte ich als Ausdruck für die Güte der Wiedergabe der Meßdaten die prozentuale Standardabweichung ($s\%$).

In Gleichung (9b) liegt eine sehr komplexe Beziehung zwischen den Meßdaten und den Parametern vor. Stärkere Abweichungen vom theoretischen Wert scheinen die Berechnungen zu stören, so daß man auf ihrer Basis nicht immer ganz optimale Parameter gewinnt, wie RAFAIL an einem Beispiel feststellt, und auch ich in einem Fall fand. Die Wiedergabe der Meßdaten erfährt hierbei aber nur eine so geringfügige Verschlechterung, daß man sie angesichts ihres sehr viel höheren Variationskoeffizienten vernachlässigen kann.

Bei Iterationsverfahren erscheint es allgemein als wünschenswert, einen Näherungswert für die Bezugsgröße als Ausgang für die Iteration schätzen zu können. Hierzu besteht bei der BERTALANFFY-Funktion durch ihre Beziehung zur FORD-WALFORD-Formel ein relativ einfach durchzuführendes Rechenverfahren (KRÜGER 1967b).

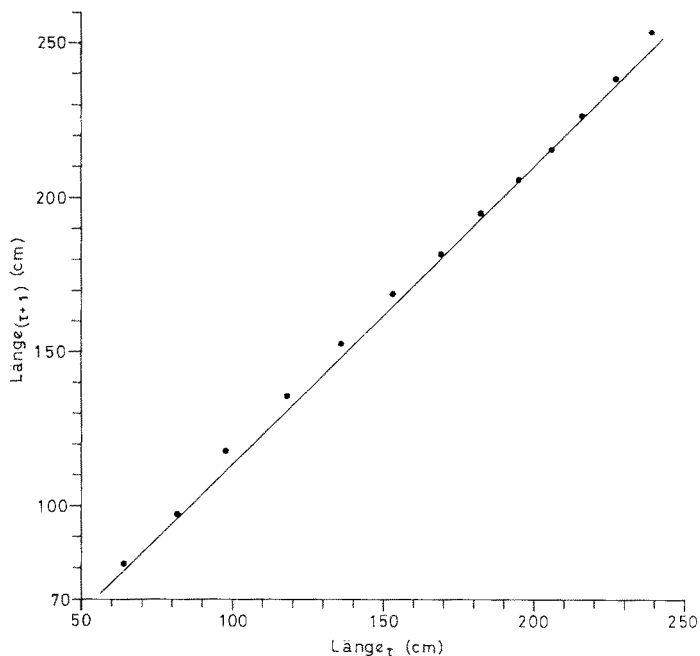


Abb. 2: FORD-WALFORD-Darstellung der Daten für das Längenwachstum des Thunfisches von Abbildung 1. Den auf der Abszisse abgetragenen linearen Längenwerten ordnet man jeweils die lineare nächsthöhere Länge als Ordinate zu. Mit Ausnahme des ersten und des letzten Wertes erscheint jeder Wert zweimal: zuerst als Ordinate und danach als Abszisse. Eine geradlinige Anordnung der Punkte läßt die Anwendbarkeit der BERTALANFFY- aber auch der Reziprok-Funktion erkennen

Die FORD-WALFORD-Beziehung beschreibt die in gleichen Zeitabständen aufeinander folgenden Fischlängen (l) durch die sehr einfache lineare Funktion:

$$l_{n+1} = a + b \cdot l_n \quad (10)$$

Graphisch stellt man diese Beziehung in der Form dar, daß man jedem auf der Abszisse abgetragenen linearen Längenwert den nächsthöheren als Ordinate zuordnet. Beim Zutreffen der Funktion streuen die eingetragenen Punkte um eine Gerade (Abb. 2).

Bei der mathematisch definierten Beziehung zur BERTALANFFY-Funktion besitzen wir hiermit ein einfaches Verfahren, das die Anwendbarkeit der BERTALANFFY-Funktion zu beurteilen gestattet.

Die Werte von a und b können durch die lineare Regressionsberechnung ermittelt werden und als Ausgang für die Schätzung der BERTALANFFY-Parameter dienen. Es ist dieses Verfahren der von BEVERTON & HOLT (1957) vorgeschlagenen graphischen Bestimmung von L_∞ vorzuziehen. Die Regressionsberechnung ist bei der FORD-WALFORD-

Beziehung dadurch etwas abweichend, daß – mit Ausnahme des ersten und des letzten Wertes – jeder Wert einmal als abhängige und einmal als unabhängige Variable – also zweimal auftritt. Die Zahl der Werte-Paare vermindert sich daher auch um 1. Wegen dieser Besonderheiten soll die Berechnung an einem einfachen Zahlenbeispiel deutlich gemacht werden.

Tabelle 1

Berechnungsbeispiel für die Parameter der FORD-WALFORD-Funktion. Daten von BAGENAL (1966) für das Längenwachstum der ♂♂ von *Hippoglossoides platessoides*

Altersstufe n	Länge l	l ²	l _n · l _{n+1}
1	10,5	110,25	
2	x { 13,5 15,3 16,3 } y	x ² { 182,25 234,09 265,69 } y ²	141,75
3			206,55
4			249,39
			Σ x · y = 597,69
	Σ x = 39,3 Σ y = 45,1	Σ x ² = 526,59 Σ y ² = 682,03	

Aus den Summenwerten errechnet man wieder die Zwischengrößen:

$$S_{xx} = 526,59 - \frac{39,3^2}{3} = 11,76$$

$$S_{xy} = 597,69 - \frac{39,3 \cdot 45,1}{3} = 6,88$$

Hieraus ergibt sich:

$$b = \frac{S_{xy}}{S_{xx}} = \frac{6,88}{11,76} = 0,58504$$

$$a = \frac{\Sigma y - b \cdot \Sigma x}{n - 1} = \frac{45,1 - 0,585 \cdot 39,3}{3} = 7,369$$

Der Zusammenhang mit den BERTALANFFY-Parametern ist dann gegeben durch:

$$K = -\ln b \quad (11)$$

$$L_{\infty} = \frac{a}{1 - b} \quad (12)$$

Die Grundlagen dieser Auswertungsmöglichkeit verdanken wir BAGENAL (1955), dessen Arbeit aber auch im angelsächsischen Schrifttum vollkommen unbeachtet blieb. Das im allgemeinen zitierte Verfahren von BEVERTON & HOLT (1957) erscheint demgegenüber weniger effektiv.

Für eine Optimierung der FORD-WALFORD-Beziehung wäre allerdings zu prüfen, ob sich nicht durch eine Variation des Anfangswertes l₁ eine bessere Näherung an die übrigen Daten erreichen läßt. Es ist dieses ein Gesichtspunkt, der bislang anscheinend übersehen wurde. Bei der hohen Wachstumsgeschwindigkeit der jungen Fische sind – in

Abhängigkeit vom Zeitpunkt des Fanges – die Meßwerte für die erste Altersstufe mit einer höheren Unsicherheit behaftet, gehen aber als Parameter in die Auswertungen ein. Man kann unter Umständen durch eine Variation von l_1 den Verlauf der übrigen Meßpunkte besser berücksichtigen. Da man bei einer iterativen Berechnung nur die Anfangswerte von Σx , Σx^2 und Σxy ändern muß, kann man die Iteration auch auf mechanischen Rechnern mit vertretbarem Zeitaufwand durchführen. Als Kontrolle können der Korrelationskoeffizient oder die Standardabweichung dienen. Es bleibt hierbei aber zu beachten, daß man nach Gleichung (5b) eine lineare Standardabweichung erhält. Wie oben begründet, halte ich aber eine relative Standardabweichung (s%) bei Wachstumsfunktionen für günstiger. Für die Rückberechnung der theoretischen Werte ist die Benutzung der BERTALANFFY-Funktion einfacher, deren Optimierung, wie beschrieben, vom Maximalwert ausgeht.

Die BERTALANFFY-Funktion führt oft zu sehr guten Näherungen an Wachstumsdaten. Ihre Anwendung unterliegt allerdings der Einschränkung, daß sie in der gegebenen Form keinen Wendepunkt in der Wachstumskurve beschreiben kann. Da ein solcher beim Längenwachstum der Fische nach dem Abschluß der Larvenentwicklung oft fehlt oder nur schwach ausgeprägt ist, spielt diese Einschränkung des Anwendungsbereiches keine sehr erhebliche Rolle.

Aus den nach Gleichung (9) berechneten Längen läßt sich auf dem Wege über die allometrische Formel (Gleichung 31) – unter Annahme des näherungsweise zutreffenden Exponenten 3 für die Längengewichtsbeziehung – auch das Gewichtswachstum darstellen. Die hierauf beruhende BERTALANFFY-Funktion für das Gewichtswachstum lautet:

$$w = W_{\infty} \cdot (1 - e^{-K(\tau - \tau_0)})^3 \quad (13)$$

Diese Formel schließt auch einen Wendepunkt ein; er liegt nach HOHENDORF (1966) bei:

$$\tau_{\text{Wendepunkt}} = \frac{\ln 3}{K} + \tau_0 = \frac{1,1}{K} + \tau_0 \quad (14)$$

Der Parameterberechnung legt man die Kubikwurzeln der einzelnen Gewichte zugrunde – sie werden als Gewichtslängen bezeichnet. Man versucht auch in diesem Fall einen optimalen Maximalwert für diese Gewichtslängen zu ermitteln. Seine dritte Potenz stellt das einzusetzende Maximalgewicht dar. Die beiden anderen Parameter entnimmt man direkt der Auswertung der Gewichtslängen.

In sehr vielen Fällen erreicht man eine sehr gute Wiedergabe des Gewichtswachstums. Es ist zu beachten, daß die Gewichtsfunktion in dem Exponenten streng genommen einen vierten Parameter enthält.

Die GOMPERTZ-Funktion

Neben der PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion wird die aus der Bevölkerungsstatistik abgeleitete GOMPERTZ-Funktion von zahlreichen Autoren (z. B. WINSOR 1932) als Wachstumsfunktion zitiert:

$$y = Y_{\infty} \cdot e^{-B \cdot e^{-Cr}} \quad (15a)$$

Sie besitzt den Vorzug, einen Wendepunkt einzuschließen. Seine Lage ist:

$$\tau_{\text{Wendepunkt}} = \frac{\ln B}{C} \quad (16)$$

Numerisch ausgewertete Beispiele liegen nur in geringerer Zahl vor.

Durch doppelte Logarithmierung kann man die GOMPERTZ-Funktion ebenfalls in die Gleichung einer Geraden überführen:

$$\ln \ln \frac{Y_{\infty}}{y} = \ln B - C \cdot \tau \quad (15b)$$

Hiermit ist wieder die Lösungsmöglichkeit durch die lineare Regression gegeben, wobei die Benutzung natürlicher Logarithmen die rechnerische Auswertung erleichtert. Die Berechnung der linken Seite mit dem doppelten Logarithmus bereitet bei Benutzung

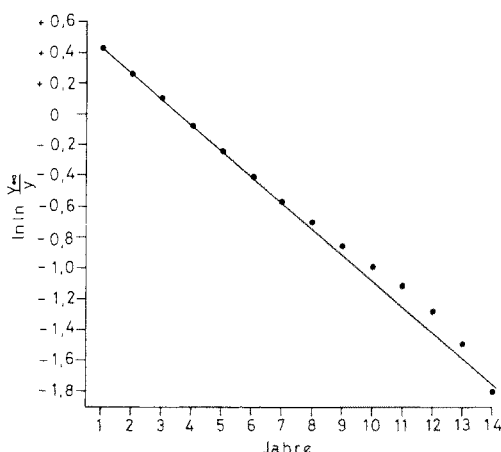


Abb. 3: Graphische Darstellung der linealisierten GOMPERTZ-Funktion für die Daten der Abbildung 1. Den linearen Alterswerten auf der Abszisse ordnet man den doppelten natürlichen Logarithmus des Quotienten aus Maximalwert und Meßwert ($\ln \ln \frac{\infty}{y}$ oder $\ln [\ln Y_{\infty} - \ln y]$) zu. Durch Variation des Maximalwertes versucht man eine möglichst geradlinige Anordnung der eingetragenen Punkte zu erreichen. $L_{\infty} = 300$ cm

von Tafeln erhebliche Mühe, die bei Benutzung eines Computers entfällt. Naturgemäß muß bei der Auswertung der linealisierten Funktion von den drei Parametern einer vorgegeben und durch Iteration sein optimaler Wert ermittelt werden. Auch in diesem Fall erscheint die Variierung des Maximalwertes (Y_{∞}) als Bezugsgröße das günstigste Verfahren. Aus ihm wird $\ln (\ln Y_{\infty} - \ln y)$ für die einzelnen Meßwerte (y) gebildet.

Bei der graphischen Darstellung (Abb. 3) trägt man auf der Abszisse die linearen Alterswerte ab und ordnet ihnen die ermittelten Werte für $\ln (\ln Y_{\infty} - \ln y)$ zu.

Bei ZUCKER & ZUCKER (1941) findet sich eine beachtenswerte Schreibweise der GOMPERTZ-Funktion:

$$y = Y_{\infty} \cdot e^{-e^{-C(\tau - \tau_0)}} \quad (15c)$$

Es ist: $\tau_0 = \frac{\ln B}{C}$ also nach (16) der Wendepunkt der Kurve.

Zur approximativen Bestimmung der Parameter der GOMPERTZ-Funktion hat wohl BAGENAL (1955) als erster darauf hingewiesen, daß sie sich auf einen der FORD-WALFORD-Formel entsprechenden Ansatz zurückführen läßt, in dem an die Stelle der linearen Werte deren Logarithmen treten:

$$\log y_{(n+1)} = \log a + b \cdot \log y_n \quad (17a)$$

Hieraus ergibt sich als Maximalgröße:

$$\log Y_\infty = \frac{\log a}{1 - b} \quad (17b)$$

Die Dimension beim Wendepunkt ist: $\frac{Y_\infty}{e} = 0,368 \cdot Y_\infty$

Die logistische Funktion

Die logistische Funktion (VERHULST 1838) ist ebenfalls der Bevölkerungsstatistik entlehnt. Mit den von mir benutzten Symbolen hat sie die Form:

$$y = \frac{Y_\infty}{1 + b \cdot e^{-k \cdot \tau}} \quad (18)$$

Ihre linealisierte Form ist:

$$\ln \frac{Y_\infty - y}{y} = \ln b - k \cdot \tau \quad (18a)$$

Die Iteration erfolgt wieder mit variierten Werten von Y_∞ . Die Funktion besitzt einen bei $Y_\infty/2$ gelegenen Wendepunkt, sein Zeitpunkt ist gegeben durch: $\frac{\ln b}{k}$. Da der Wendepunkt von Wachstumskurven – sofern vorhanden – allgemein sehr früh liegt, haben die Tiere zu diesem Alter nicht die Hälfte der beobachteten Maximaldimension erreicht. Schon aus diesem Grunde muß man die allgemeinere Anwendbarkeit der logistischen Funktion als Wachstumsmodell in Frage stellen.

Die Reziprokfunktion

In den drei zuvor besprochenen Funktionen wird die mit zunehmendem Alter sich vermindernde Wachstumsgeschwindigkeit – wenn auch im einzelnen in verschiedener Form – durch den Abstand der jeweiligen Größe von einer maximal erreichbaren Dimension beschrieben.

Eine andere Möglichkeit der Wiedergabe der Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit besteht darin, daß man sie als Funktion eines reziproken Alterswertes darstellt. Diesen Weg schlugen erstmalig wohl ZUCKER & ZUCKER (1941) zur mathematischen Beschreibung des Gewichtswachstums von Ratten ein. Unabhängig hiervon leitete ich das gleiche Prinzip aus den Daten des Wachstums eines Fisches ab (KRÜGER 1962, 1964),

führte hierbei allerdings eine wesentliche Verbesserung der Funktion ein. Das in den Wachstumstabellen angegebene Alter wird vom Zeitpunkt der Geburt ab berechnet. Ich bezeichne das Geburtsalter in meiner Fassung der Funktion mit χ . Bei der Geburt – also im Alter Null – haben die Tiere aber schon eine gewisse Dimension und ein gewisses praenatales Alter. Das Gesamtalter setzt sich also zusammen aus dem prae- und dem postnatalen Alter. Daher ist es nur sinnvoll, das Geburtsalter um einen additiven Alterswert zu erhöhen, um das rechnerische Gesamtalter darzustellen. BAGENAL (1955) und später BEVERTON & HOLT (1957) haben daher konsequenterweise die ursprüngliche BERTALANFFY-Funktion durch Einführung des τ_0 -Wertes modifiziert, der mathematisch ebenfalls ein praenatales Alter wiedergibt.

Einen τ_0 entsprechenden Parameter enthält auch die Reziproktfunktion. Ich habe ihn mit ξ bezeichnet. Dieses mathematische praenatale Alter stellt aber eine reine Rechengröße dar und darf nicht einem biologischen praenatalen Alter gleichgesetzt werden.

ZUCKER & ZUCKER (1941) hatten bei ihren Auswertungen rein willkürlich das Alter der Ratten vom Zeitpunkt der Konzeption an gerechnet. In einer früheren Veröffentlichung (KRÜGER 1965) beschrieb ich drei Verfahren, die zur Schätzung des Wertes von ζ dienen können: ein graphisches Verfahren, ein Verfahren, das auf der Auswertung von drei Meßpunkten dient und ein drittes Verfahren, das Prof. Dr. GILLBRICHT, Hamburg, vorschlug, zwar alle Meßpunkte berücksichtigt, aber einen wesentlich höheren Rechenaufwand erfordert und auch keine endgültige Lösung liefert.

Für die Reziproktfunktion wählte ich die Form:

$$y = \frac{Y_\infty}{N \frac{1}{\chi + \zeta}} \quad (19)$$

(y = Dimension; Y_∞ = Maximaldimension; N = Geschwindigkeitskonstante; χ = Geburtsalter; ζ = additiver Alterswert).

Das in die Berechnungen eingehende Alter setzt sich aus dem Geburtstalter χ und dem additiven Alterswert ζ zusammen. Der reziproke Wert dieser Summe bildet den Exponenten der Geschwindigkeitskonstante. Die jeweilige Dimension ergibt sich als

Quotient aus der Maximalgröße Y_∞ und dem Exponentialglied $N \frac{1}{\chi + \zeta}$. Man findet bei dieser Funktion durchweg höhere Werte für die Maximaldimension als bei der BERTALANFFY- und GOMPERTZ-Funktion.

Die Auswertungen beruhen durchweg auf der logarithmierten Funktion:

$$\log y = \log Y_\infty - \frac{1}{\chi + \zeta} \cdot \log N \quad (20)$$

Sie liegt auch der graphischen Darstellung zugrunde. Bei ihrer Durchführung (Abb. 4) trägt man zunächst in einem semilogarithmischen Koordinatenpapier auf der Ordinate eine lineare Hilfs-Skala ab, die den Bereich der Dezimalwerte der reziproken Alterswerte ($\frac{1}{\chi + \zeta}$) umfaßt. In diese Hilfs-Skala setzt man nun die einzelnen reziproken Alterswerte ein und trägt über ihnen die Logarithmen der Meßwerte ab. Hat man einen zutreffenden additiven Alterswert eingesetzt, liegen die Meßpunkte näherungsweise auf einer Geraden. Zeigt die Anordnung der Meßpunkte eine Krümmung, hat

man einen ungünstigen ζ -Wert gewählt und kann versuchen, durch einen anderen ζ -Wert eine bessere Annäherung an die Geradlinigkeit zu erreichen. Diese graphische Bestimmung des ζ -Wertes stellt ein einfaches Verfahren zur größenordnungsmäßigen Schätzung dieses Parameters dar, die als Ausgang für die exakte Bestimmung dienen kann.

Das rechnerische Verfahren zur Bestimmung eines Näherungswertes für das additive Alter geht von Gleichung (20) aus. Durch Multiplikation mit $(\chi + \zeta)$ entfernt man

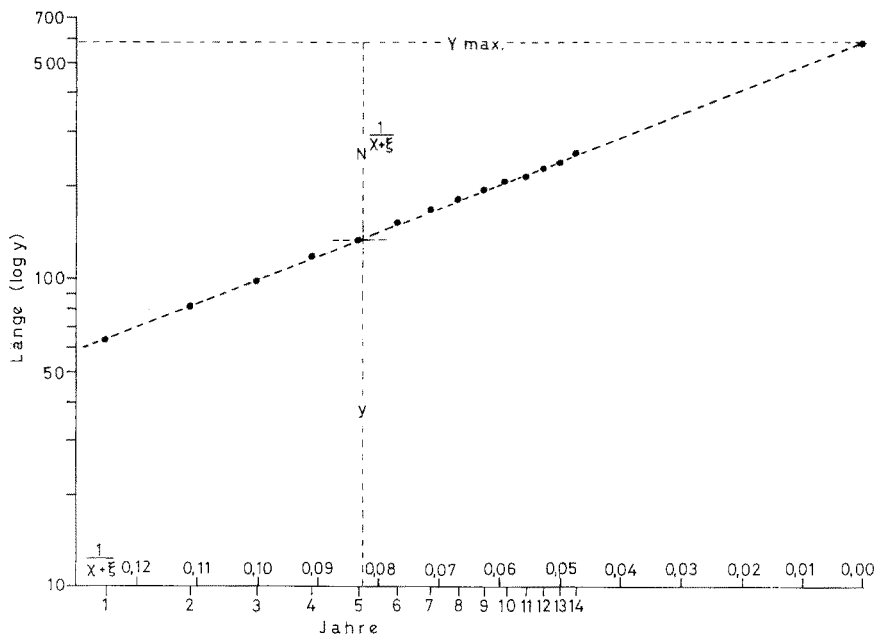


Abb. 4: Graphische Darstellung der Reziprofunktion für die Daten der Abbildung 1. Auf der Ordinate eines semilogarithmisch unterteilten Koordinatensystems fertigt man eine Hilfsskala an, die den in Dezimalbrüchen ausgedrückten Bereich der reziproken – um das additive Alter erhöhten – Alterswerte umfaßt. Durch Verschiebung der Alterswerte kann man einfach eine Änderung des additiven Alters erreichen. Über den einzelnen Alterswerten trägt man die Logarithmen der Meßwerte ab. Bei passend gewähltem ζ ergibt sich eine geradlinige Anordnung der Punkte. $\zeta = 7,0$

den Bruch und gewinnt die erste Bestimmungsgleichung. Diese multipliziert man einmal mit den Alterswerten und zum anderen mit den Logarithmen der Meßwerte und erhält auf diese Weise die beiden anderen Gleichungen, die zur Bestimmung der drei Parameter erforderlich sind, die in der üblichen Weise erfolgt. Die auf diesem Wege ermittelten Parameter stellen aber nur Näherungen dar. Daher soll nur die Lösung für den additiven Alterswert gegeben werden.

Die Berechnung erfordert folgende 7 Summenwerte und die Anzahl n der Wertepaare:

$$\begin{array}{llll} \sum \chi & \sum \log y & \sum \chi \cdot (\log y)^2 & \sum \chi \cdot \log y \\ \sum \chi^2 & \sum (\log y)^2 & \sum \chi^2 \cdot \log y & \end{array}$$

Aus diesen Summenwerten berechnet man dann:

$$\begin{aligned}
 S_{\chi\chi} &= \sum \chi^2 - \frac{(\sum \chi)^2}{n} \\
 S_{yy} &= \sum (\log y)^2 - \frac{(\sum \log y)^2}{n} \\
 S_{\chi y} &= \sum \chi \cdot \log y - \frac{\sum \chi \cdot \sum \log y}{n} \\
 S_{\chi\chi y} &= \sum \chi^2 \cdot \log y - \frac{\sum \chi \cdot \sum \chi \cdot \log y}{n} \\
 S_{\chi y y} &= \sum \chi \cdot (\log y)^2 - \frac{\sum \log y \cdot \sum \chi \cdot \log y}{n}
 \end{aligned}$$

Es ist dann:

$$\zeta = \frac{S_{\chi\chi y} \cdot S_{\chi y} - S_{\chi y y} \cdot S_{\chi\chi}}{S_{\chi y} \cdot S_{\chi y} - S_{yy} \cdot S_{\chi\chi}} \quad (21)$$

Es erübrigt sich, die beiden anderen Parameter auf diesem Wege zu errechnen. Der Näherungscharakter der auf mathematisch exakter Basis bestimmten Parameter beruht darauf, daß die Regressionsberechnung durch die unvermeidlichen Abweichungen der Meßwerte von den mathematisch korrekten stark beeinflußt wird.

Ausgehend von dem ermittelten Näherungswert des additiven Alterswertes gelangt man durch Iteration zu den optimalen Parameterwerten auf der Grundlage der Gleichung (20). Benötigt werden hierfür die Summenwerte, die zur Vereinfachung mit $\sum x$, $\sum y$ und $\sum xy$ bezeichnet werden.

$$\begin{aligned}
 \sum x &= \sum \frac{1}{\chi + \zeta} & \sum y &= \sum \log y & \sum xy &= \sum \frac{1}{\chi + \zeta} \cdot \log y \\
 \sum x^2 &= \left(\frac{1}{\chi + \zeta}\right)^2 & \sum y^2 &= \sum (\log y)^2
 \end{aligned}$$

Aus ihnen werden wiederum in der oben beschriebenen Weise die Zwischenwerte: S_{xx} , S_{yy} und S_{xy} gebildet.

Tabelle 2

Berechnungsbeispiel für die Summenbildung bei der Bestimmung der Parameter der Reziprofunktion nach Daten von BAGENAL (1966) für das Längenwachstum der ♂♂ von *Hippoglossoides platessoides*

Alter (Jahre)	Meßwert (cm)	$\frac{1}{\chi + \zeta}$ $\zeta = 0,8$	$\left(\frac{1}{\chi + \zeta}\right)^2$	log Meßwert	log ² Meßwert	x · y
χ	(cm)	x	x ²	y	y ²	
1	10,5	0,55555	0,30864	1,02119	1,04283	0,56733
2	13,5	0,35714	0,12755	1,13033	1,27765	0,40369
3	15,3	0,26315	0,06925	1,18469	1,40349	0,31176
4	16,3	0,20833	0,04340	1,21219	1,46940	0,25254
		$\sum x =$ 1,38417	$\sum x^2 =$ 0,54884	$\sum y =$ 4,54840	$\sum y^2 =$ 5,19337	$\sum x \cdot y =$ 1,53532

Es ist dann:

$$\log N = \frac{S_{xy}}{S_{xx}} \quad (22)$$

$$\log Y_{\infty} = \frac{\sum y + \log N \cdot \sum x}{n} \quad (23)$$

Das Vorgehen bei der Auswertung von Daten auf der Basis der Reziprofunktion soll an einem Beispiel erläutert werden. Zunächst bildet man die Summenwerte gemäß Tabelle 2 und aus ihnen die Zwischenwerte.

Es ist dann:

$$S_{xx} = 0,54884 - \frac{1,38417^2}{4} = 0,54884 - 0,47898$$

$$S_{xx} = 0,06986$$

$$S_{yy} = 5,19337 - \frac{4,54840^2}{4} = 5,19337 - 5,17199$$

$$S_{yy} = 0,02138$$

$$S_{xy} = 1,53532 - \frac{1,38417 \cdot 4,54840}{4} = 1,53532 - 1,57394$$

$$S_{xy} = -0,03862$$

$$\log N = \frac{0,03862}{0,06986} = 0,55282$$

$$\log L_{\infty} = \frac{4,5484 + 1,38417 \cdot 0,55282}{4} = 1,32840$$

$$L_{\infty} = 21,3 \text{ cm}$$

Für den Korrelationskoeffizienten ergibt sich:

$$r = \frac{0,03862}{\sqrt{0,06986 \cdot 0,02138}} = \frac{0,03862}{0,03865}$$

$$r = 0,99923$$

Die Standardabweichung der Logarithmen ist:

$$s_{\log} = \pm \sqrt{\frac{0,02138 - 0,55282 \cdot 0,03862}{4 - 3}} = \pm \sqrt{0,00003} = \pm 0,00548$$

$$\text{num } s_{\log} = \pm 1,013$$

$$s\% = \pm 1,013 \cdot 100 = 100$$

$$s\% = \pm 1,3$$

Wie man sieht, kann man aus dem Numerus der Standardabweichung der Logarithmen die prozentuale Abweichung leicht ohne Berechnung direkt ablesen.

Hiermit sind die optimalen Parameter zu dem vorgegebenen ζ -Wert und die zugehörigen Streuungsmasse bestimmt. Bei der Reziprofunktion können beide gleichwertig zur Beurteilung der Annäherung an die Meßdaten dienen. Durch Variation von ζ sucht man ihr Optimum.

Man darf sich nicht dadurch beirren lassen, daß die für das additive Alter ermittelten Zahlen in keiner Weise dem Erwartungswert für ein praenatales Alter entspre-

chen. Es handelt sich bei dem ζ -Wert um einen rein mathematischen Parameter, dessen Aufgabe es ist, die Krümmung der Wachstumskurve zu simulieren.

Zur Auswertung kommen fast ausschließlich Daten für das postnatale Wachstum. Nach den bislang vorliegenden Erfahrungen haben die hierfür in Wachstumsfunktionen einzusetzenden Parameter keine Gültigkeit für das larvale und embryonale Wachstum, obwohl auch diese Entwicklungsphasen durch die Reziprofunktion dargestellt werden können. Es gelten in diesem Falle aber andere Parameter, insbesondere ist der Wert für das additive Alter wesentlich niedriger.

Die Funktion schließt einen im Anfangsteil gelegenen Wendepunkt ein und entspricht dadurch dem allgemeinen Verlauf von Wachstumskurven. Sie gestattet daher auch die Darstellung von Daten, die in ihrem Verlauf ein Wachstumsmaximum aufweisen. Die Lage des Wendepunktes berechnet sich aus den Parametern zu:

$$\zeta_{\text{Wendepunkt}} = \frac{\ln N}{2} - \zeta = 1,15 \cdot \log N - \zeta \quad (24)$$

Die Wiedergabe von Gewichtsdaten – auch wenn sie einen Wendepunkt enthalten – bereitet daher keine Schwierigkeiten.

Der entscheidende Parameter der Funktion ist der additive Alterswert ζ . Von ihm hängen der Wert der Maximalgröße und der Geschwindigkeitskonstante ($\log N$) ab. Beide Parameter nehmen einen um so größeren Wert an, je höher ζ ist. Besonders deutlich zeigt $\log N$ diese Abhängigkeit. Auf diese Weise ändert sich der Quotient $\frac{\log N}{\zeta + \zeta}$ nur relativ wenig in Abhängigkeit von ζ und hierdurch erklärt sich, daß nicht allzu starke Abweichungen von ζ vom optimalen Wert die Annäherung an gegebene Daten nicht sehr erheblich beeinflussen. Da für einen eindeutigen Vergleich von Wachstumsparametern die Übereinstimmung des ζ -Wertes unabdingbar ist, kann man bei nicht zu stark differierenden ζ -Werten im Bedarfsfall einen Mittelwert einsetzen.

Der wenig kritische Charakter des ζ -Wertes macht daher auch bei seiner Angabe eine hohe Stellenzahl wenig sinnvoll. Zwei Zahlen sind fast immer ausreichend.

Von besonderer Bedeutung ist bei der Reziprofunktion ihre definierte Beziehung zur allometrischen Funktion, die weiter unten ausführlicher behandelt wird.

Ein Interpolationsverfahren

Bei der iterativen Berechnung erhält man den Bezugsparametern – ζ oder L_∞ – zugeordnete Streuungsmaße. Mit der Annäherung an den optimalen Wert steigt der Korrelationskoeffizient bzw. fällt die Standardabweichung. Überschreitet man das Optimum, so verschlechtern sich wieder die Streuungsmaße. Stellt man diese Beziehung graphisch dar, so erhält man eine Kurve mit einem Minimum bzw. einem Maximum. Begrenzte Abschnitte dieser Kurve kann man durch eine Gleichung zweiten Grades nähern:

$$u = a \cdot v^2 - b \cdot v + c \quad (25a)$$

In dieser Gleichung soll u das Streuungsmaß und v die Bezugsgröße darstellen. Durch Differentiation dieser Gleichung erhält man:

$$\frac{d u}{d v} = 2a \cdot v - b$$

Die Lage des Wendepunktes ergibt sich, wenn man den Differentialquotienten gleich 0 setzt. Also

$$\frac{d u}{d v} = 2a \cdot v - b = 0 \quad (25b)$$

$$v_{\text{Wendepunkt}} = \frac{b}{2a}$$

Für die Bestimmung der Parameter der Gleichung (25a) benötigen wir drei Wertepaare: u_1 und v_1 , u_2 und v_2 , u_3 und v_3 . Zwischen diesen Werten wird der optimale Wert erwartet. Es ist dann:

$$u_{\text{Wendepunkt}} = \frac{(u_1 - u_2) \cdot (v_1^2 - v_3^2) - (u_1 - u_3) \cdot (v_1^2 - v_2^2)}{2 \cdot ([v_1 - v_3] \cdot [u_1 - u_2] - [v_1 - v_2] \cdot [u_1 - u_3])} \quad (25c)$$

Wenn die Spanne der Ausgangswerte um den Optimalwert nicht zu groß ist, liefert (25c) einen sehr genauen Wert für die optimale Bezugsgröße. Er ist aber auf jeden Fall zu kontrollieren und im Bedarfsfall das Interpolationsverfahren in einer engeren Spanne zu wiederholen.

VERGLEICH DER FUNKTIONEN

Die Näherung an die Meßwerte

Ohne Zweifel stellt die möglichst weitgehende Annäherung der aus den Funktionen sich ergebenden Werte an die Meßdaten eine sehr wichtige Forderung dar. Als quantitativer Ausdruck erscheint die aus der Differenz der Logarithmen sich ergebende prozentuale Standardabweichung ($s\%$) als ein sehr geeigneter Ausdruck, der nicht nur ein anschauliches Bild von der Güte der Wiedergabe vermittelt, sondern auch einen Vergleich zwischen Arten unterschiedlicher Größe zuläßt und zu statistischen Maßzahlen in Beziehung gesetzt werden kann. Die prozentuale Standardabweichung wurde in gleicher Weise für alle 4 Funktionen errechnet und lieferte dadurch eine exakte Vergleichsmöglichkeit.

Der Korrelationskoeffizient läuft nur bei der Reziprofunktion der Standardabweichung parallel, bei den anderen Funktionen weichen die Aussagen voneinander ab. Das rührt daher, daß bei ihnen nicht die Dimension selbst als eine Funktion des Alters dargestellt ist, sondern ein Abstand von der Maximaldimension.

Das Bemühen, eine vollständige Übereinstimmung zwischen berechneten und gemessenen Werten herzustellen, ist sinnlos, da die Meßwerte Mittel aus Stichproben sind und dadurch keine eindeutigen Zahlen darstellen. Durch die Standardabweichung beziehungsweise den Variationskoeffizienten kann man den Bereich abgrenzen, innerhalb dessen vermutlich der wirkliche Mittelwert liegt. Daher kann man dann die Näherung einer Funktion als befriedigend ansehen, wenn der Meßwert innerhalb der Grenzen der Standardabweichung liegt. Leider wird vielfach die Standardabweichung der Meßdaten nicht angegeben; sie fehlt auch bei den hier verarbeiteten Meßreihen. Man darf aber annehmen, daß der aus der linearen Standardabweichung sich ergebende Variationskoeffizient [Gleichung (6)], der erfahrungsgemäß für die verschiedenen Alters-

stufen einen recht konstanten Wert darstellt, bei der BERTALANFFY- und der Reziprokfunktion in den getesteten Beispielen in keinem Fall überschritten wird. Die GOMPERTZ-Funktion lieferte beim Steinbutt weniger befriedigende Ergebnisse, durchweg unzulässig hohe Abweichungen lieferte die logistische Funktion. Die drei ersteren Funktionen erscheinen daher zur Simulation von Wachstumskurven geeignet. Zum Teil dürfte es von Zufälligkeiten in den Wachstumsdaten abhängen, welche Funktion ein besseres Ergebnis liefert. Die optimale Näherung an gegebene Zahlenreihen in einzelnen Fällen stellt kein eindeutiges Kriterium für die Beurteilung einer Funktion dar. Man darf auch annehmen, daß andere, hier nicht berücksichtigte Formeln sich zur Beschreibung von Wachstumskurven eignen.

Tabelle 3

Vergleich der Ergebnisse der Auswertungen nach den Funktionen von GOMPERTZ (1825) und von BERTALANFFY (1934, 1951, 1960, 1968) und der Reziprofunktion (KRÜGER 1962, 1965) am Beispiel des Längenwachstums des Thunfisches ($\delta \delta$) (*Thunnus thynnus*) nach Daten von SELLA (1929)

Alter	Meßwerte (kg)	Wachstumsrate (kg)	GOMPERTZ-Funktion		BERTALANFFY-Funktion		Reziprofunktion	
			berechnet	Abweichung %	berechnet	Abweichung %	berechnet	Abweichung %
1	64,0		64,4	+ 0,7	63,2	- 1,3	63,3	- 1,1
2	81,5	17,5	80,1	- 0,6	82,7	+ 1,4	81,9	+ 0,5
3	97,5	16,0	98,4	+ 0,9	101,1	+ 3,7	100,2	+ 2,8
4	118	20,5	116,1	- 1,6	118,7	+ 0,6	118,0	± 0
5	136	18,0	133,7	- 1,7	135,3	- 0,5	135,0	- 0,7
6	153	17,0	150,8	- 1,5	151,0	- 1,3	151,2	- 1,2
7	169	16,0	167,0	- 1,2	166,0	- 1,8	166,4	- 1,5
8	182	13,0	182,2	+ 0,1	180,2	- 1,1	180,8	- 0,7
9	195	13,0	196,2	+ 0,6	193,6	- 0,7	194,3	- 0,4
10	206	11,0	209,0	+ 1,5	206,3	+ 0,2	206,9	+ 0,5
11	216	10,0	220,6	+ 2,1	218,4	+ 1,1	218,9	+ 1,3
12	227	11,0	230,9	+ 1,7	229,9	+ 1,3	230,0	+ 1,3
13	239	12,0	240,0	+ 0,4	240,8	+ 0,7	240,6	+ 0,7
14	254	15,0	248,1	- 2,3	251,0	- 1,2	250,5	- 1,4
			$L_{\infty} = 300$		$L_{\infty} = 440$		$L_{\infty} = 547,9$	
			$\ln b = 0,5915$		$K = 0,0531$		$\log N = 6,9343$	
			$c = 0,1609$		$\tau_0 = 1,9186$		$\xi = 6,4$	
			$s\% = 1,55$		$s\% = 1,64$		$s\% = 1,36$	

Zunächst soll unter Zugrundelegung der als optimal ermittelten Parameter für das Wachstum des Thunfisches (*Thunnus thynnus*) ein Vergleich der Funktionen durchgeführt werden. Ich wähle dieses Beispiel, weil es eine recht weite Altersspanne umfaßt und zueinander gehörige Daten für das Längen- und Gewichtswachstum bietet. Eine gewisse Störung für die Auswertung könnte darauf beruhen, daß in den Daten für das Gewicht die Geschlechter zusammengefaßt sind.

In den Tabellen 3 und 4 sind die aus den angegebenen Parametern sich errechnenden Einzelwerte und ihre prozentuale Abweichung von den Meßwerten angegeben. Diese ausführliche Darstellung erfolgt, um ein klares Bild von der Annäherung an die Daten zu bieten. Die besten Näherungen lieferte die Reziproktfunktion mit einer prozentualen Standardabweichung von 1,36 % für die Länge und von 3,20 % für das Ge-

Tabelle 4

Vergleich der Ergebnisse der Berechnung des Gewichtswachstums des Thunfisches nach den Funktionen von GOMPERTZ, BERTALANFFY und der Reziproktfunktion anhand der Daten von SELLA (1929)

Alter	Meß- werte (kg)	Wachs- tums- rate (kg)	GOMPERTZ- Funktion		BERTALANFFY- Funktion		Reziprok- funktion	
			berech- net	Ab- weichung %	berech- net	Ab- weichung %	berech- net	Ab- weichung %
1	4,4	5,1	4,7	+ 5,7	4,3	— 3,4	4,5	+ 1,3
2	9,5	6,5	8,9	— 6,4	9,2	— 3,0	9,1	— 3,8
3	16	9	15,6	— 2,8	16,7	+ 4,0	16,3	+ 2,0
4	25	15	25,2	+ 0,8	26,8	+ 7,1	26,3	+ 5,4
5	40	18	38,3	— 4,4	39,7	— 0,8	39,3	— 1,6
6	58	18	54,8	— 5,5	55,4	— 4,5	55,4	— 4,6
7	76	19	74,8	— 1,6	74,0	— 2,7	74,3	— 2,3
8	95	25	97,8	+ 2,9	95,2	+ 0,2	95,9	+ 1,0
9	120	25	123,2	+ 2,7	119,1	— 0,8	120,1	± 0
10	145	25	150,5	+ 3,8	145,4	— 0,3	146,5	+ 1,0
11	170	30	178,8	+ 5,2	174,0	+ 2,3	174,8	+ 2,8
12	200	35	207,4	+ 3,7	204,7	+ 2,3	204,9	+ 2,5
13	235	45	235,9	+ 0,4	237,3	+ 1,0	236,5	+ 0,6
14	280		263,5	— 5,9	271,7	— 3,0	269,3	— 3,8
			$W_{\infty} = 530$ kg		$W_{\infty} = 2197$ kg		$W_{\infty} = 3813$ kg	
			$\ln b = 1,7026$		$K = 0,04283$		$\log N = 24,63102$	
			$c = 0,147211$		$\tau_0 = 2,1094$		$\xi = 7,4$	
			$s\%_0 = 4,80$		$s\%_0 = 3,55$		$s\%_0 = 3,20$	

wicht. Etwas weniger gut erweist sich die GOMPERTZ-Funktion mit einem $s\%$ von 1,55 % bei der Wiedergabe des Längenwachstums, ist aber der BERTALANFFY-Funktion mit einem $s\%$ von 1,64 % eine Kleinigkeit überlegen.

Die Einzelwerte lassen einen deutlichen Unterschied in der Interpretation des Kurvenverlaufs erkennen. Während die BERTALANFFY- und die Reziprofunktion hinsichtlich Größenordnung und Vorzeichen weitgehend parallel zueinander verlaufen, ergibt

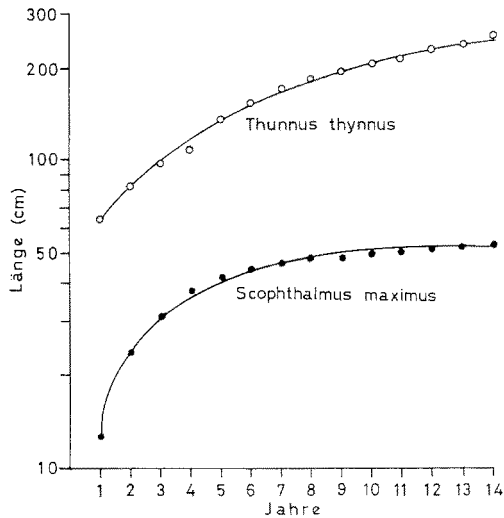


Abb. 5: Vergleich der logarithmischen (relativen) Kurven für das Längenwachstum von Thunfisch und Steinbutt nach Daten von SELLA (1929) und MENGI (1963). Im Gegensatz zu der schwach gekrümmten Kurve des Thunfisches zeigt die Kurve für den Steinbutt im Anfangsteil eine starke Krümmung auf. Diese Unterschiede spiegeln sich auch in den mathematischen Parametern wider

sich ein erheblicher Unterschied bei der GOMPERTZ-Funktion. Bei den beiden zuerst genannten Funktionen findet sich eine ganz aus dem Rahmen herausfallende maximale gleichsinnige Abweichung in der Altersstufe 3. Dieser Wert wird durch die GOMPERTZ-Funktion sehr gut wiedergegeben. Das Maximum der Abweichungen findet sich bei ihr in der Altersstufe 11.

Bei der Wiedergabe der Gewichtsdaten liefert die BERTALANFFY-Gewichts-Funktion mit einer Standardabweichung von 3,55 % ein nur unwesentlich schlechteres Ergebnis als die Reziprofunktion mit einem $s\%$ von 3,20 %. Demgegenüber ist die Gewichts-Wiedergabe durch die GOMPERTZ-Funktion mit $s\% = 4,80\%$ merklich schlechter. Es ist hierbei zu berücksichtigen, daß in der durch die Messungen erfaßten Altersspanne die Längenwerte nur um das 4fache anwachsen, der Faktor für das Gewichtswachstum aber 64 beträgt. Die mathematischen Anforderungen an eine Funktion wachsen verständlicherweise mit dem Umfang der Zuwachsspanne. Wenn auch vermutlich die GOMPERTZ-Funktion bei den Gewichtsdaten noch innerhalb ihres Streubereiches bleibt, so scheinen doch die beiden anderen Funktionen dem wirklichen Wachstumsablauf des Thun näher zu kommen.

Bei der logistischen Funktion lag die prozentuale Standardabweichung bei ca. 15 %, bei der Darstellung des Gewichtswachstums versagte sie vollständig.

Als zweites Beispiel soll die Darstellung des Wachstums des Nordsee-Steinbutts (*Scophthalmus maximus*) nach Daten von MENGI (1963) dienen. Die Wachstumskurven dieses Fisches weisen im Vergleich zum Thun eine stärkere Krümmung auf, wie der niedere Wert von ζ der Reziprofunktion erkennen läßt und wie es die Abbildung 5 deutlich macht.

Bei der Darstellung des Längenwachstums erreichen die Reziprofunktion mit $s\% = 1,54\%$ und die BERTALANFFY-Funktion mit einem $s\% = 2,01\%$ durchaus befriedigende Näherungen an die Meßdaten. Die GOMPERTZ-Funktion gibt die Daten mit einem $s\%$ von 5,87 % wesentlich schlechter wieder. Bei der Wiedergabe der Gewichts-

Tabelle 5

Vergleich der Ergebnisse der Berechnung des Längen-Wachstums der Steinbutt- δ nach den Funktionen von GOMPERTZ, v. BERTALANFFY und der Reziprofunktion anhand der Daten von MENGI (1963)

Alter	Meß- werte (cm)	Wachs- tums- rate (cm)	GOMPERTZ- Funktion		BERTALANFFY- Funktion		Reziprok- funktion	
			berech- net	Ab- weichung %/o	berech- net	Ab- weichung %/o	berech- net	Ab- weichung %/o
1	12,7		13,98	+10,1	12,79	+ 0,7	12,62	- 0,6
2	24,0	11,3	21,63	- 9,9	23,19	- 3,4	24,47	+ 2,0
3	31,5	7,5	28,98	- 8,0	30,89	- 1,9	32,13	+ 2,0
4	37,8	6,3	35,25	- 6,8	36,61	- 3,2	37,28	- 1,4
5	41,9	4,1	40,20	- 4,1	40,85	- 2,5	40,94	- 2,3
6	44,6	2,7	43,90	- 1,6	43,99	- 1,4	43,67	- 2,1
7	46,3	1,7	46,57	+ 0,6	46,32	0,0	45,77	- 1,2
8	47,7	1,4	48,45	+ 1,6	48,04	+ 0,7	47,43	- 0,1
9	48,3	0,6	49,75	+ 3,0	49,33	+ 2,1	48,79	+ 1,0
10	49,5	1,2	50,64	+ 2,3	50,28	+ 1,6	49,91	+ 0,8
11	50,5	1,0	51,25	+ 1,5	50,97	+ 0,9	50,86	+ 0,7
12	51,8	1,3	51,66	- 0,3	50,97	+ 0,9	51,66	- 0,3
13	52,0	0,2	51,93	- 0,1	51,89	- 0,2	52,36	+ 0,7
14	52,3	0,3	52,12	- 0,3	52,18	- 0,2	52,97	+ 1,3
			$L_\infty = 52,5$ cm $\ln B = 0,6803$ $C = 0,4002$ $s\% = 5,87\%$		$L_\infty = 53,0$ cm $K = 0,2991$ $\tau_0 = + 0,076$ $s\% = 2,01\%$		$L_\infty = 61,82$ cm $\log N = 0,9661$ $\zeta = 0,40$ $s\% = 1,54\%$	

daten ist der Unterschied zwischen der Reziprokfunktion mit $s\% = 3,31\%$ und der GOMPERTZ-Funktion mit $s\% = 4,19\%$ nicht so stark.

Von einer Auswertung nach der BERTALANFFY-Gewichtsfunktion habe ich in diesem Falle Abstand genommen, da die für ihre Anwendung unabdingbare Forderung nicht erfüllt ist, daß der Wert des allometrischen Exponenten für die Längen-Gewichtsbeziehung in der Nähe von 3 liegt. Er errechnet sich aus den Daten von MENGI zu 2,23 für die ♂♂ und zu 2,48 für die ♀♀. Man kann in einem solchen Fall zwar auch mit der BERTALANFFY-Funktion arbeiten, wenn man den gefundenen allometrischen Exponenten einsetzt, doch erscheint mir dieses Vorgehen recht umständlich und wenig sinnvoll. Dieses Beispiel zeigt, daß die BERTALANFFY-Gewichtsfunktion streng genommen einen vierten Parameter enthält. Vor allem macht das Beispiel des Steinbutts die weitgehende Anpassungsfähigkeit der Reziprokfunktion an die verschiedensten Wachstumskurven deutlich, da sie in allen Fällen die besten Näherungen liefert.

HOHENDORFF (1966), der die Abweichung des Exponenten der Längen-Gewichtsbeziehung vom hypothetischen Wert 3 nicht beachtete, rechnete – um trotzdem zu einem Ergebnis zu kommen – die Gewichtswerte von MENGI (1963) in Längenwerte um, die nicht mit den Meßwerten von MENGI übereinstimmen. Die bei den Gewichtsdaten von MENGI fehlenden ersten Altersstufen ersetzte er durch Ermessenswerte. Um die Abweichung seiner Zahlen von den Originaldaten zu tarnen, setzte er um ein halbes Jahr erhöhte Alterswerte ein.

Vergleich der Parameterwerte

Die besprochenen Funktionen weisen in ihrem Aufbau gewisse Übereinstimmungen auf und enthalten Parameter, die in ihrer Funktion verglichen werden können. Eine Gegenüberstellung ihrer numerischen Werte erscheint von Interesse und für das Verständnis der Funktionen wertvoll.

Der Maximalwert

Die in den berücksichtigten Funktionen enthaltene Maximalgröße ist am leichtesten einer verständlichen Interpretation zugänglich. Sie stellt die Dimension dar, der sich das Wachstum bei zeitlich unbegrenztem Wachstum nähern würde, also die Dimension für den Alterswert ∞ . Hierfür ergeben sich aber in Abhängigkeit von der mathematischen Formulierung sehr unterschiedliche Werte. Die Maximaldimension stellt also keine eindeutig feststellbare Größe dar. Für die Maximal-Länge errechnet sich aus der GOMPERTZ-Funktion für den Thun 300 cm, aus der BERTALANFFY-Funktion 440 cm und aus der Reziprokfunktion 548 cm. Man findet also sehr erhebliche Unterschiede, und es scheint allgemein zu gelten, daß die GOMPERTZ-Funktion die niedrigsten und die Reziprokfunktion die höchsten Maximalwerte liefert. Man darf daraus schließen, daß die durch die GOMPERTZ-Funktion dargestellte Kurve eine stärkere Krümmung aufweist und dadurch sich eher dem Maximalwert nähert. Im vorliegenden Fall liegen die Maximalwerte aller drei Funktionen erheblich oberhalb des Endwertes der zu-

grunde liegenden Meßreihe, was nicht immer der Fall ist. Der Maximalwert der GOMPERTZ-Funktion stellt sicher nicht die obere Grenze des Längenwachstums der Thunfische dar, kann also nur als eine Anpassung an die spezielle Zahlenreihe angesehen werden. Der allgemein sehr viel höher liegende Maximalwert der Reziprofunktion unterliegt weniger der Gefahr, daß ihn Beobachtungswerte überschreiten.

Das Maximalgewicht der GOMPERTZ-Funktion von 530 kg entspricht näherungsweise dem Wert, der sich aus der Maximallänge nach der allometrischen Beziehung errechnen würde. Das in die Gewichtsformel der BERTALANFFY-Funktion einzusetzende Maximalgewicht von 2197 kg liegt unvergleichlich höher. Das aus der Maximallänge sich ergebende Gewicht wäre 1400 kg. Noch höher errechnet sich das Maximalgewicht der Reziprofunktion mit rund 3800 kg. Es entspricht in der Größenordnung dem Gewicht, das der Maximallänge zuzuordnen wäre.

Die außerordentlich hohen Maximalwerte der Reziprofunktion beim Thunfisch ergeben sich aus dem hohen ζ -Wert, der in diesem Beispiel einzusetzen ist. Bei niedrigen ζ -Werten entfernen sich die ermittelten Maximalwerte nicht so stark von dem höchsten Beobachtungswert. Das gilt auch für die beiden anderen Funktionen.

Einen solchen Wachstumsablauf bietet der Steinbutt als Beispiel. Im Zusammenhang mit der hohen Wachstumsrate in den ersten Jahren ergibt sich aus den Daten von MENGI (1963) für die Reziprofunktion ein additiver Alterswert von 0,4 Jahren für die ♂♂ und von 0,34 Jahren für die ♀♀. Die Maximallänge ergibt sich nach der BERTALANFFY-Funktion für die ♂♂ zu 53,0 cm und nach der GOMPERTZ-Funktion zu 52,5 cm. Für die ♀♀ ergeben sich die beiden Maximallängen von 62,9 cm und 61,8 cm, bei ihnen ist der höchste eingegebene Wert 61,5 cm. Die errechneten Maximallängen liegen so kurz oberhalb der Werte für die Altersstufe 14, die von MENGI als letzte angegeben ist, daß vorauszusehen ist, daß sie von älteren Fischen überschritten wird. In der Tat gibt MENGI als größte gefundene Fischlängen etwa 55 cm für die ♂♂ und 70 cm für die ♀♀ an.

Aus der Reziprofunktion errechnen sich die Maximallängen zu 61,8 cm bzw. 70,7 cm, erfassen also auch diese Höchstlängen in den Fängen dieses Fischbestandes. Man kann aber auch diese Zahlen nicht als Höchstmaße für den Steinbutt ansehen, da in der Literatur Fischlängen von 80 cm und mehr angegeben werden. Es scheint aber das Wachstum des Steinbutt lokale Unterschiede aufzuweisen, wie die von MENGI wiedergegebenen Zahlen aus der Untersuchung von RAE (1957) zeigen, die eine wesentlich höhere Wachstumsrate in schottischen Gewässern erkennen lassen. Die Gültigkeit der errechneten Parameter bleibt also beschränkt auf die von MENGI erfaßte Population in der südlichen Nordsee.

Auch die Daten für das Gewichtswachstum ließen sich, wie wir sehen (Tab. 6), gut durch die GOMPERTZ- und die Reziprofunktion darstellen. Bei ihnen habe ich allerdings Bedenken hinsichtlich ihrer unbedingten Zuverlässigkeit. MENGI berechnete nämlich die Gewichtswerte seiner Tabelle aus den Längenmessungen mit Hilfe des so-

genannten Längen-Gewichts-Koeffizienten: $k = 100 \cdot \frac{W}{l^3}$, der aus Bedürfnissen der Pra-

xis entwickelt wurde. Diese Formulierung kann man aber nicht als einen geeigneten mathematischen Ausdruck für die Beschreibung der Längen-Gewichtsbeziehung ansehen, wie es zumindest in der Regel für die allometrische Funktion (Gleichung [31])

zutritt. Diese fordert, daß die graphische Darstellung in einem doppelt-logarithmisch unterteilten Koordinatensystem eine Gerade liefert, wenn man den Logarithmen der Längenwerte die Logarithmen der zugehörigen Gewichte zuordnet.

Tabelle 6

Vergleich der Ergebnisse der Berechnung des Gewichtswachstums der Steinbutt-♂♂ nach der GOMPERTZ- und der Reziprofunktion anhand der Daten von MENGİ (1963)

Alter	Meß- werte (kg)	Wachs- tums- rate (kg)	GOMPERTZ-Funktion berech- net	Ab- weichung ‰	Reziprofunktion berech- net	Ab- weichung ‰
1					0,382	
2					0,712	
3	1,04		1,065	+ 2,4	1,044	+ 0,4
4	1,35	0,31	1,326	- 1,8	1,354	+ 0,3
5	1,65	0,30	1,587	- 3,8	1,633	- 1,0
6	1,85	0,20	1,839	- 0,6	1,882	+ 1,7
7	2,23	0,38	2,076	- 6,9	2,103	- 5,7
8	2,29	0,06	2,292	+ 0,1	2,299	+ 0,4
9	2,47	0,18	2,486	+ 0,7	2,474	+ 0,2
10	2,53	0,06	2,657	+ 5,0	2,630	+ 4,0
11	2,65	0,12	2,806	+ 5,9	2,771	+ 4,6
12	2,85	0,20	2,935	+ 2,63	2,897	+ 1,7
13	3,11	0,26	3,045	- 2,1	3,012	- 3,2
14	3,21	0,10	3,138	- 2,2	3,116	- 2,9
			$W_{\infty} = 3,6 \text{ kg}$		$W_{\infty} = 5,22 \text{ kg}$	
			$\ln B = 7,9243$		$\log N = 3,6353$	
			$C = 0,1984$		$\xi = 2,2$	
			$s\% = 4,19 \%$		$s\% = 3,31 \%$	

Es ist dieses ein sehr einfaches und schnell durchzuführendes Verfahren zur Klärung der Frage, ob in einem gegebenen Falle die allometrische Funktion anwendbar ist. Trägt man in dieser Weise die Daten von MENGİ auf (Abb. 6), so ergeben die eingetragenen Punkte eindeutig eine Kurve, die nur in sehr grober Näherung durch eine Gerade ersetzt werden kann. Der Wert des Exponenten dieser Regressionsgeraden betrage etwa 2,2, weicht also stark von dem Erwartungswert von 3,0 ab, wie ihn der Längen-Gewichts-Koeffizient voraussetzt.

Eine hinreichend exakte Darstellung der Daten von MENGİ (1963) durch die allometrischen Längen-Gewichtsbeziehung ist nicht möglich und gestattet aus diesem

Grunde auch nicht eine zuverlässige Zuordnung der theoretischen Maximalgewichte zu den ermittelten Maximallängen.

Da die BERTALANFFY-Gewichtsfunktion die Gültigkeit der allometrischen Beziehung voraussetzt, habe ich von ihrer Auswertung abgesehen. HOHENDORF (1966) errechnete für die ♂♂ das Maximalgewicht zu 3,25 kg. Aus der GOMPERTZ-Funktion ermittelte ich W_∞ zu 3,6 kg. Beide Werte stellen mit Sicherheit nicht einen oberen Grenzwert für die Nordseepopulation dar. Eher gilt dieses von den Maximalwerten der Reziprofunktion, die für die ♂♂ 5,2 kg betragen und für die ♀♀ 12,0 kg.

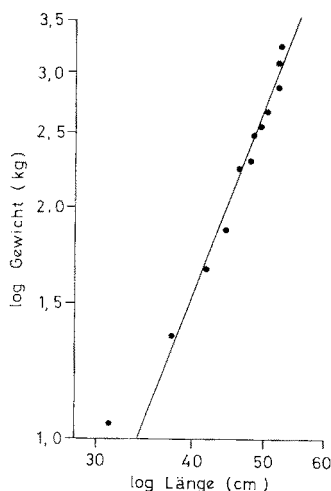


Abb. 6: Doppellogarithmische Darstellung der Beziehung zwischen Länge und Gewicht beim Steinbutt. Die Punkte weichen erheblich von der erwarteten geradlinigen Anordnung ab. Die Längen-Gewichts-Beziehung kann in diesem Falle nicht befriedigend durch die allometrische Funktion beschrieben werden. Die Steigung der Kurve liegt unter dem Winkel, der für den Exponenten 3 zu erwarten wäre

Der in den berücksichtigten Funktionen enthaltene Maximalwert ergibt sich aus der Extrapolation des Kurvenbereichs für den Alterswert ∞ . Ihm nähern sie sich, ohne daß er realiter erreicht wird. Die Höhe des Maximalwertes hängt von der Kurvengestalt ab, die die Funktion beschreibt. Hieraus erklären sich die unterschiedlichen Werte, die wir an unseren Beispielen fanden. Abgesehen von den Fällen, in denen er realiter überschritten werden kann, besitzen wir keine Möglichkeit, seinen Wert am biologischen Material zu kontrollieren. Man darf die Maximalgröße der Wachstumsfunktionen also nur als eine rein mathematische Rechengröße auffassen.

Die Geschwindigkeitskonstante

Wachstumsprozesse sind dadurch charakterisiert, daß die auf die jeweilige Größe bezogenen Wachstumsraten kontinuierlich abnehmen. Hieraus ergibt sich die Annäherung an eine bestimmte Endgröße, wie sie für das organische Wachstum kennzeichnend

ist. Die zutreffende Wiedergabe dieser Wachstumsverminderung stellt das besondere Problem der Wachstumsmathematik dar.

In den besprochenen Funktionen wird dieses durch eine konstant bleibende Geschwindigkeitskonstante erreicht, zu der ein Glied tritt, das die Abnahme der Wachstumsraten darstellt. In der GOMPERTZ- und in der BERTALANFFY-Funktion wird dieses Glied durch den im Verlauf des Wachstums sich vermindern den Abstand von der Endgröße gebildet. In der Reziprofunktion übernimmt diese Aufgabe ein reziproker Alterswert, wie der Name kennzeichnet.

Aus der kontinuierlichen Abnahme der Wachstumsraten, die zudem bei den einzelnen Arten unterschiedlich schnell verläuft, folgt, daß man bei Wachstumsprozessen nicht von einer eindeutig bestimmbar en Wachstumsgeschwindigkeit sprechen kann. Aus diesem Grunde stellen auch die in den Funktionen enthaltenen Geschwindigkeitskonstanten nicht einen quantitativen Ausdruck für die Wachstumsgeschwindigkeit dar. Sie sind vielmehr rein mathematische Parameter, deren Wert von der speziellen Formulierung abhängt.

Die Geschwindigkeitskonstante bildet in der BERTALANFFY-Funktion der Parameter K ; in der GOMPERTZ-Funktion bezeichnete ich sie mit C und in der Reziprofunktion wird sie durch den Parameter N wiedergegeben. Die Geschwindigkeitskonstanten stellen in der graphischen Darstellung der linealisierten Gleichung die Steigung der Regressionsgeraden dar.

Es ist irreführend, die Geschwindigkeitskonstante K der BERTALANFFY-Funktion in dem Sinne als eine Beschreibung der Wachstumsgeschwindigkeit zu deuten, daß höhere Werte von K einer höheren Wachstumsgeschwindigkeit entsprechen (KRÜGER 1970a, b). Dieser Befund soll hier durch ein weiteres Beispiel belegt werden.

Für das Längenwachstums der beiden Geschlechter des Nordsee-Steinbutts errechnen sich als optimale K -Werte für die ♂♂ 0,2991 und für die ♀♀ 0,2494. Hiernach sollten die Männchen eine höhere Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen als die Weibchen. Nun ist aber nach MENG (1963) die Ausgangsgröße der beiden Geschlechter mit 12,7 cm für die erste Altersgruppe übereinstimmend, aber die Männchen erreichen mit 14 Jahren nur eine Länge von 52,3 cm, wogegen die gleichaltrigen Weibchen 61,5 cm messen. Ganz offensichtlich weisen also die Weibchen im Gegensatz zu dem niederen K -Wert die höhere Wachstumsgeschwindigkeit auf. Man kann also die Höhe des K -wertes nicht als eine Kennzahl für die Wachstumsgeschwindigkeit ansehen.

Den mathematischen Ausdruck für die Wachstumsgeschwindigkeit zu beliebigen Zeiten erhält man durch den Differentialquotienten der Funktion. Für die BERTALANFFY-Funktion (Gleichung 9a) ergibt sich:

$$\frac{d l}{d \tau} = L_{\infty} \cdot K \cdot e^{-K(\tau - \tau_c)} \quad (26a)$$

Nach Gleichung (9b) kann man für $e^{-K(\tau - \tau_c)}$ auch $\frac{L_{\infty} - l}{L_{\infty}}$ setzen und erhält:

$$\frac{d l}{d \tau} = (L_{\infty} - l) \cdot K \quad (26b)$$

In die Beschreibung der Wachstumsgeschwindigkeit geht also die Maximalgröße ein. Da diese für die beiden Geschlechter nicht übereinstimmt, kann man auch keine vergleichbaren Werte für K erwarten. Gleichung (26b) macht deutlich, daß die Wachs-

tumsverlangsamung in der BERTALANFFY-Funktion durch die Differenz zwischen Maximalwert und erreichter Größe dargestellt wird. Formt man Gleichung (26b) um in

$$\frac{1}{L_{\infty} - l_{\tau}} \cdot \frac{d l}{d \tau} = K \quad (26c)$$

so erkennt man, daß mit zunehmendem Wert von L_{∞} K geringer werden muß. Der Vergleich zwischen Thunfisch und Steinbutt bestätigt diese Folgerung.

Durch die gegensinnige Änderung der Werte für den Faktor b der FORD-WALFORD-Formel gegenüber dem Wert K , zwischen denen eine mathematisch definierte Beziehung besteht (KRÜGER 1967b), gibt b das Verhältnis von Wachstumsgeschwindigkeiten zutreffender wieder als der BERTALANFFY-Parameter. Aus diesem Zusammenhang läßt sich auch ableiten, daß höhere Werte von K stärker gekrümmten Kurven zukommen und niedere Werte von K einen flachen Kurvenverlauf kennzeichnen. Der Vergleich der BERTALANFFY-Parameter für das Längenwachstum von Thunfisch und Steinbutt bestätigt diese Beziehung.

Der Differentialquotient der GOMPERTZ-Funktion lautet nach ZUCKER & ZUCKER (1941):

$$\frac{d y}{d \tau} = C \cdot y (\ln Y_{\infty} - \ln y) \quad (27)$$

Durch die Differenz zum Maximalwert entspricht er der BERTALANFFY-Funktion. In ihm tritt nur an die Stelle der linearen Differenz die Differenz der Logarithmen. Aus dieser Parallele ergibt sich, daß die Geschwindigkeitskonstante C für die ♀♀ von *Scophthalmus maximus* einen geringeren Wert hat als für die ♂♂.

Für die Reziprofunktion lautet der Differentialquotient:

$$\frac{d y}{d \chi} = y \cdot \frac{\ln N}{(\chi + \zeta)^2} \quad (28a)$$

oder für die Logarithmen:

$$\frac{d \ln y}{d \chi} = \frac{\ln N}{(\chi + \zeta)^2} \quad (28b)$$

Im zweiten Ausdruck tritt neben der Geschwindigkeitskonstante nur noch das additive Alter ζ als Parameter auf. Da die Reziprofunktion gegenüber Abweichungen des ζ -Wertes vom Optimum nicht sehr empfindlich ist, kann man in vielen Fällen für die verglichenen Wachstumsprozesse – zum Beispiel für das Wachstum der beiden Geschlechter einer Art – einen gemeinsamen Wert einsetzen. Unter diesen Umständen kommt man zu zuverlässigen Zahlen, wobei die höhere Wachstumsgeschwindigkeit auch durch einen höheren Wert von $\log N$ seinen Ausdruck findet. Beim Steinbutt ergab sich zum Beispiel für die ♂♂ $\log N$ zu 0,9661 und für die ♀♀ $\log N$ zu 1,0427 für das Längenwachstum bei einem ζ -Wert von 0,4. In diesen Zahlen kommt die größere Wachstumsgeschwindigkeit der ♀♀ deutlich zum Ausdruck.

Da der Wert von $\log N$ stark von dem Wert für ζ abhängt, ist ein Vergleich von Geschwindigkeitskonstanten untereinander nur bei identischem ζ zulässig. Es ist ferner zu berücksichtigen, daß in dem Bereich vor dem Wendepunkt die Wachstumsgeschwindigkeit nicht dem zahlenmäßigen Wert von $\log N$ parallel läuft.

Die Geschwindigkeitskonstanten stellen nur relative Maßzahlen dar. Eine eindeutige und brauchbare Beschreibung der Wachstumsgeschwindigkeit als solche besteht

bis heute noch nicht. Man könnte daran denken, eine Halbwertszeit zu benutzen, das Alter, bei dem der halbe Maximalwert ($\frac{Y_\infty}{2}$) erreicht wird. Die Halbwertszeit ist bestimmt durch: $\frac{\log N}{\log 2} - \zeta$.

Die Auswertung für das Gewichtswachstum des Thunfisches ergab ein Alter von 74 Jahren und hierfür einen mittleren jährlichen Zuwachs von 26 kg. Letzterer Wert erscheint für die erfassbare Wachstumsspanne wesentlich zu hoch. Wenn sich auch für den Steinbutt sinnvollere Werte ergaben, so erscheint dieses Verfahren nicht von einer allgemeineren Anwendbarkeit.

Der additive Zeitwert

Bei der Reziprofunktion bildet der additive Alterswert ζ für die Darstellung von Wachstumsdaten eine integrierende Rolle. Er wird zum angegebenen Alter addiert – beziehungsweise gelegentlich von ihm subtrahiert – dann nämlich, wenn die Fische der Altersstufe 1 jünger als ein Jahr alt sind. Die Funktion dieses Parameters ist die Anpassung an die vorliegende Kurvengestalt der Meßdaten. Mathematisch stellt er ein praenatales Alter dar, das unter der Voraussetzung gültig wäre, daß die aus dem postnatalen Wachstum abgeleiteten Parameter auch für das praenatale Wachstum Gültigkeit haben. Das scheint aber höchstens in Ausnahmefällen zuzutreffen. Das additive Alter ζ stellt also einen rein mathematischen Parameter dar, der eine biologische Deutung nicht zuläßt. Für $(-\zeta)$ wird der Alterswert gleich Null und die ihm zugeordnete Dimension gleichfalls Null.

Die gleiche Bedeutung kommt dem τ_0 -Wert der BERTALANFFY-Funktion zu. Die ursprüngliche Fassung dieser Formel enthielt an seiner Stelle den Parameter $(L_\infty - L_0)$. In dieser Form ergibt die BERTALANFFY-Funktion für den Alterswert Null eine reale Dimension (L_0), was mathematisch nicht befriedigen kann. Aus diesem Grunde führten BAGENAL (1955) sowie BEVERTON & HOLT (1957) den additiven Zeitwert τ_0 ein, der ebenso wie ζ den Zeitpunkt kennzeichnet, für den der Organismus die Dimension Null hat. Selbstverständlich haben wir es auch hier mit einem Parameter zu tun, der nur mathematische, aber keine biologische Bedeutung hat.

Eine grundsätzlich andere Bedeutung hat der von ZUCKER & ZUCKER (1941) in die GOMPertz-Funktion eingeführte τ_0 -Wert. Er tritt an die Stelle des Parameters B, der in dieser Fassung fehlt. Durch Umformung der logarithmierten Gleichung erhält man:

$$\tau_0 = \frac{\ln B}{C} \quad (29)$$

τ_0 ist damit nichts anderes als das Alter für den Wendepunkt der GOMPertz-Kurve. Die Dimension ist zu dieser Zeit:

$$y_{\text{Wendepunkt}} = \frac{L_\infty}{e} \quad (30)$$

Da die GOMPertz-Funktion nicht gleich Null gesetzt werden kann, ist bei ihr die Ermittlung eines praenatalen Alters nicht möglich.

Der ζ -Wert der Reziprofunktion und der τ_0 -Wert der BERTALANFFY-Funktion stellen Extrapolationen des aus den Meßwerten geschätzten Kurvenverlaufs für die Dimension Null dar. Durch die unterschiedliche Interpretation führen sie nicht zu den gleichen Werten. Schon, wenn wir versuchen, aus den Parametern für das imaginale Wachstums das Geburtsgewicht zu berechnen, kommen wir im allgemeinen zu offensichtlich unzutreffenden Werten. Man darf hieraus wohl schließen, daß die Wachstumskurve zwischen Geburt und der frühesten erfaßten Altersstufe eine Unstetigkeit aufweist, die schon für die Geburt keine Extrapolation zuläßt.

Leider besitzen wir für Fische nur sehr wenige Daten über das Wachstum in dieser Zeitspanne. Als Beispiel hatte ich eine Untersuchung von MANSUETI (1958) über das Larvenwachstum von *Roccus saxatilis* gewählt (KRÜGER 1965). Die Unsicherheit der Meßdaten gestattet keine sichere Bestimmung des ζ -Wertes. Der damals geschätzte Wert von etwa 30 Tagen erscheint auch jetzt noch geeignet, jedoch lieferte die Bestimmung der beiden anderen Parameter bei der Neuberechnung eine bessere Annäherung an die Daten. Es ergab sich auch hierbei wieder, daß die Parameter für das Larvenwachstum die Länge bei der Geburt und bis zum Alter von 4 Wochen sehr gut wiedergeben. Nicht von den Parametern mehr erfaßt werden die 14 Wochen alten Larven, deren Länge sich aber durch Extrapolation der imaginalen Wachstumskurve darstellen läßt.

Während für das imaginale Wachstum ein ζ -Wert in der Größenordnung von Jahren einzusetzen ist, beträgt er für das Larvenwachstum nur einen Monat. Hiermit

Tabelle 7

Larvenwachstum von *Roccus saxatilis* nach Daten von MANSUETI (1958). Die Messungen enthalten offensichtlich unwahrscheinliche Werte. Aus diesem Grund ergibt sich auch für die Standardabweichung ein ungewohnt hoher Wert. Der Auswertung zugrunde gelegt wurden die Angaben zwischen der Geburtslänge und der Länge im Alter von 4 Wochen. Die Längen von 8 und 14 Wochen alten Larven liegen eindeutig außerhalb der von den larvalen Parametern erfaßten Spanne. Sie werden von den imaginalen Parametern erfaßt

Alter (Tage)	Gemessene Länge (mm)	Berechnete Länge	Abweichung %
Geburt	2,9–3,2	3,1	
1	3,6	3,7	+ 3,2
1,5	4,4	4,0	– 8,8
2	5,1	4,3	– 15,2
3	5,1	5,0	– 2,1
4	5,8	5,7	– 1,5
6	6,0	7,3	+ 22,0
8	9,0	9,1	+ 1,5
16	13,0	18,3	+ 40,5
25	36,0	31,3	– 13,1
28	42,0	36,1	– 14,1
56	68	85,0	+ 25,0
98	75	151,8	+ 50,0
		= 30	
		L = 498 mm	
		log N = 66,0306	
		s ₀ = 18,7 %	

kommt er einem biologisch sinnvollen praenatalen Alter schon näher. Berechnet man aber aus den larvalen Parametern die Dimension für den Augenblick der Befruchtung, so erhält man einen eindeutig zu hohen Wert. Die larvalen Parameter besitzen offensichtlich schon keine Gültigkeit mehr für das embryonale Wachstum, das demnach durch eigene Parameter zu beschreiben wäre.

Vielleicht erweckt die hiermit vorgeschlagene Unterteilung des Wachstums in einzelne Zyklen oder Perioden den Verdacht einer willkürlichen Lösung. Da aber auch in anderen Fällen – z. B. beim Menschen (KRÜGER 1972) – das Embryonalwachstum mathematisch nur als eine gesonderte Wachstumsperiode dargestellt werden kann, erscheint die beim Wachstum der Fische vorgenommene Unterteilung ein allgemein verbreitetes Phänomen zu bilden.

Man muß berücksichtigen, daß Embryonal- und Larvenwachstum nur einen minimalen Bruchteil der gesamten Wachstumszeit bilden, daß aber in dieser kurzen Zeitspanne die relativen Dimensionsänderungen in der gleichen Größenordnung liegen, wie beim imaginalen Wachstum. Mathematisch diese Verhältnisse durch eine einheitliche Funktion wiederzugeben, ist bislang weder versucht worden, noch erscheint es als möglich. So sind wir gezwungen, an einer Unterteilung der Wachstumskurven festzuhalten. Solange sie mit biologisch gegebenen Grenzen übereinstimmt, verliert sie den Charakter einer reinen ad-hoc-Lösung.

Die additiven Zeitwerte der BERTALANFFY- und der Reziprokfunktion bestimmen den Zeitpunkt, zu dem für den Organismus sich die Dimension zu Null errechnet. Dieser Zeitpunkt stimmt aber für beide Funktionen nicht überein. Der additive Zeitwert der BERTALANFFY-Funktion beträgt für den Thunfisch 1,9 Jahre für das Längenwachstum bzw. 2,1 Jahre für das Gewichtswachstum. Wesentlich höher liegen mit 6,4 bzw. 7,4 Jahren die additiven Zeitwerte der Reziprokfunktion.

Für das Längenwachstum des Steinbutt ergab sich aus der BERTALANFFY-Funktion der τ_0 -Wert zu + 0,076 Jahren für die Männchen und zu + 0,067 Jahren für die Weibchen. Der im allgemeinen negative τ_0 -Wert hat in diesem Fall ein positives Vorzeichen, ist daher von den Alterswerten zu subtrahieren. Vorausgesetzt, daß die Altersbestimmungen zutreffend sind, würde das bedeuten, daß rechnerisch die Dimension Null schon vor der Geburt erreicht wird, was formal natürlich widersinnig ist.

Vom Alter zu subtrahierende Zeitwerte – also positives τ_0 bzw. negatives ζ – können bei zu hoher Schätzung des Alters auftreten.

Entsprechend dem in der Nähe von Null gelegenen τ_0 -Wert der BERTALANFFY-Funktion, ist auch der ζ -Wert der Reziprokfunktion mit 0,40 bzw. 0,36 wesentlich niedriger als beim Thunfisch. Man kann hier eine gewisse Parallele zwischen beiden Funktionen feststellen.

Eine wichtige Eigenschaft des ζ -Wertes ist es, daß Abweichungen vom günstigsten Wert die Annäherung an gegebene Zahlenreihen nicht erheblich verschlechtern. Es ist daher möglich, mit Näherungswerten zu arbeiten und es erübrigt sich, ihn mit hohen Stellenzahlen zu errechnen und anzugeben.

Der Wendepunkt

Eine weitere Möglichkeit zur Prüfung einer Wachstumsfunktion auf ihre Eignung stellt die zutreffende Wiedergabe des Wendepunktes dar. Es wird gelegentlich bezweifelt, ob man einen Wendepunkt als wesentliches Merkmal von Wachstumskurven ansehen muß. In der Tat ist er in vielen Fällen nicht zu erkennen. Vor allem gilt dieses bei Kurven für das Längenwachstum, aber auch beim Gewichtswachstum kann man ihn vermissen, wie die Daten für das Gewichtswachstum des Thun zeigen.

Es ist nur die lineare Darstellung des Meßwertes als Funktion des linearen Alterswertes – die sogenannte „absolute“ Wachstumskurve –, die einen Wendepunkt erkennen läßt. Die Logarithmen der Meßwerte liefern in der sogenannten „relativen“ Wachstumskurve eine sich kontinuierlich abflachende Kurve ohne Wendepunkt. Der Wendepunkt ergibt sich als Konsequenz der mit zunehmendem Alter abnehmenden relativen Wachstumsraten, die man in Prozent der Ausgangsgröße ausdrücken kann. Wäre diese prozentuale Wachstumsrate konstant, würde sie der Zinseszins-Berechnung folgen und in semilogarithmischer Darstellung eine Gerade ohne Endwert ergeben. Bei diesem exponentiellen Wachstum nehmen die linearen Wachstumsraten kontinuierlich zu.

Die Krümmung der relativen Wachstumskurve ist ein Ausdruck dafür, daß im Verlauf des Alterns eine Verminderung der prozentualen Wachstumsraten eintritt. Vor dem Wendepunkt findet man – entsprechend dem exponentiellen Charakter des Wachstums – noch steigende lineare Wachstumsraten. Da aber mit zunehmender Tiergröße die relativen Wachstumsraten immer geringer werden, übertreffen sie nach einiger Zeit in linearer Darstellung den exponentiellen Zuwachs. Der Wendepunkt stellt eine rein mathematische Konsequenz der monoton sich abflachenden logarithmischen Wachstumskurve dar. Die Gegebenheit eines Wendepunktes läßt sich also gedanklich aus elementaren Eigenschaften des Wachstumsprozesses ableiten. Wir kennen auch zahlreiche Wachstumskurven mit einem deutlichen Wendepunkt. Wenn wir ihn in anderen Fällen vermissen, müssen wir das in dem Sinn deuten, daß die gegebene Meßreihe den Wendepunkt nicht einschließt, daß er vor oder hinter ihr liegt.

Eine wirklich brauchbare Wachstumsfunktion muß die Forderung erfüllen, daß sie in gleicher Weise sowohl die Kurvenabschnitte vor dem Wendepunkt, wie auch die nach ihm darstellen kann. Der von BRODY (1945) vorgeschlagene Weg durch zwei grundsätzlich verschiedene Funktionen die Kurvenabschnitte vor und nach dem Wendepunkt zu beschreiben, erscheint unbefriedigend.

Die PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion schließt keinen Wendepunkt ein und ist daher nur geeignet nach dem Wendepunkt liegende Kurvenabschnitte mit abnehmender Wachstumsrate zu beschreiben. Da die Daten für das Längenwachstum in vielen Fällen keinen oder einen sehr früh liegenden Wendepunkt aufweisen, ist die BERTALANFFY-Funktion auf die Darstellung des Längenwachstums beschränkt und hierfür in den meisten Fällen auch gut geeignet. Die durch Einführung des Exponenten 3 gebildete Gewichtsfunktion (Gleichung 13) besitzt einen Wendepunkt. Seine Lage ist nach HOHENDORF (1966):

$$\tau_{\text{Wendepunkt}} = \frac{1,1}{K} + \tau_0 \quad (14)$$

Der Organismus hat zu dieser Zeit 29,6 % seines Maximalgewichts erreicht. Der Wendepunkt der Reziprofunktion liegt bei:

$$\chi_{\text{Wendepunkt}} = 1,15 \cdot \log N - \zeta \quad (24)$$

Bei idealen Meßwerten kann man die Lage des Wendepunktes aus den linearen Zuwachsraten schätzen. In Wirklichkeit ist seine Lage durch die unvermeidlichen Fehler der Daten nicht immer eindeutig zu erkennen, insbesondere, da er häufig nur schwach ausgeprägt ist. Trotzdem erscheint ein Vergleich der errechneten Wendepunkte mit den Wachstumsraten der Meßreihen von Interesse.

Betrachten wir zunächst das Längenwachstum des Thunfisches. Für dieses errechnet sich aus der GOMPERTZ-Funktion die Lage des Wendepunktes bei 3,7 Jahren und aus der Reziprofunktion bei 1,6 Jahren. Die maximale Zuwachsrate liegt mit 20,5 cm zwischen den Altersstufen 3 und 4, was dem GOMPERTZ-Wert entsprechen würde. Allerdings sind die Zuwachsraten in den ersten Altersstufen sehr unregelmäßig, so daß eine frühere Lage des Wendepunktes, wie sie sich nach der Reziprofunktion ergibt, durchaus im Bereich des Möglichen liegt.

Für das Gewichtswachstum des Thunfisches errechnet sich der Wendepunkt aus der GOMPERTZ-Funktion bei 11,6 Jahren. Da die Zuwachsraten aber nach diesem Zeitpunkt noch eindeutig zunehmen, ist dieser Wert sicher unzutreffend. Aus der Reziprofunktion ergibt sich die Lage des Wendepunktes bei etwa 21 Jahren und aus der BERTALANFFY-Gewichtsfunktion bei etwa 24 Jahren. Da die Meßdaten nicht so weit reichen, ist eine Kontrolle nicht möglich, seine sehr späte Lage jenseits der Meßwerte aber eindeutig.

Die Feststellung, daß die Daten für das Gewichtswachstum des Thunfisches in ganzem Umfang im Bereich vor dem Wendepunkt liegen, ist dadurch von Interesse, daß sich zeigt, daß die Reziprofunktion auch den Abschnitt der Wachstumskurve vor dem Wendepunkt in sehr guter Näherung darzustellen vermag. Die GOMPERTZ-Funktion liefert zwar auch eine noch befriedigende Wiedergabe der Meßdaten, führt aber hinsichtlich der Lage des Wendepunktes zu einem falschen Ergebnis.

Beim Steinbutt liegen die Verhältnisse weniger klar. Für das Längenwachstum ergibt sich nach der GOMPERTZ-Funktion die Lage des Wendepunktes bei 1,7 Jahren und nach der Reziprofunktion bei 0,7 Jahren. Die höchste Wachstumsrate liegt bei den angegebenen Daten mit 11 cm, zwischen den Altersstufen 1 und 2. Da aber die Fische im ersten Lebensjahr auf 12,7 cm herangewachsen sind, liegt in dieser Spanne die höchste Wachstumsrate vor, was der Schätzung der Reziprofunktion entspricht.

Die Gewichtsdaten von MENGI (1963) für den Steinbutt stützen sich – wie oben erwähnt – nicht auf direkte Wägungen, sind also weniger vertrauenswürdig. Nach der Reziprofunktion würde der Wendepunkt bei einem Alter von 2 Jahren liegen, also einem Bereich, für den MENGI keine Werte angibt. Die Fische erfahren aber in den 3 ersten Lebensjahren einen durchschnittlichen jährlichen Gewichtszuwachs von 0,34 kg. Diese Zunahme liegt oberhalb des in den Daten erfaßten höchsten Zuwachses von 0,31 kg. Daher erscheint der aus der Extrapolation der Reziprofunktion sich ergebende Wendepunkt wahrscheinlicher, als der Wert von 4 Jahren, der sich aus der GOMPERTZ-Funktion ergibt.

Die gegebenen Beispiele lassen die Schwierigkeiten erkennen, die bei der Bestimmung der Lage des Wendepunktes aus empirischen Daten auftreten können. Seine ge-

naue Schätzung erfordert sehr zuverlässige Unterlagen. Trotzdem erscheint mir seine Festlegung auch aus praktischen Gründen sehr bedeutungsvoll und der Weg über ein mathematisches Wachstumsmodell bei weniger gut gesicherten Daten der gangbarste Weg. Die Reziprofunktion erscheint hierfür besonders geeignet.

Die ausgewerteten Beispiele haben gezeigt, daß die Wendepunkte für Längen- und Gewichtswachstum zeitlich nicht übereinstimmen und sogar – wie beim Thunfisch – sehr große Differenzen aufweisen können. An Hand der mathematischen Wachstumsmodelle ist diese Tatsache auch leicht verständlich. In die Formulierung des Wendepunktes geht bei allen drei berücksichtigten Funktionen die Geschwindigkeitskonstante ein, der Maximalwert fehlt. Da die Geschwindigkeitskonstanten für Länge und Gewicht nicht übereinstimmen, müssen sich auch für die Wendepunkte verschiedene Werte ergeben.

Diese Tatsache zu erwähnen ist vielleicht aus dem Grunde von Interesse, da manche Autoren im Wendepunkt eine physiologisch bedeutungsvolle Phase sehen. Wenn aber die verschiedenen Wachstumsraten eines Organismus zu unterschiedlichen Zeitpunkten ihr Maximum erreichen, wird diese Deutung hinfällig und muß durch eine mathematische Interpretation ersetzt werden, die die exponentielle Beziehung zwischen den Dimensionen eines Organismus erfaßt.

DIE ALLOMETRISCHE BEZIEHUNG

Die weiter oben durchgeführte Testung der Annäherung der rechnerischen Werte an die Meßdaten und die Schätzung des Wendepunktes prüften die Möglichkeit der Simulation von Wachstumskurven durch die drei Funktionen. Die Testung ergab, daß alle drei in gegebenen Grenzen diese Aufgabe zu erfüllen vermögen, allerdings ergab sich in allen Fällen eine Überlegenheit der Reziprofunktion. Ganz eindeutig ergibt sich aber eine solche durch die Möglichkeit, aus der Reziprofunktion die sogenannte allometrische Formel abzuleiten.

Die allometrische Funktion setzt das Wachstum von zwei Organen oder auch Dimensionen in eine quantitativ faßbare Beziehung. Bezeichnet man die beiden Dimensionen mit x und y , so benutze ich für sie die Schreibung:

$$y = a \cdot x^{\beta} \quad (31)$$

Im Prinzip ist diese relative Wachstumsbeschreibung schon sehr lange bekannt und ihre Gültigkeit an einer Vielzahl von Beispielen bestätigt. Die mathematische Ableitung der allometrischen Formel aus einer Wachstumsfunktion stellt daher ein ausschlaggebendes Kriterium für die Eignung einer Wachstumsformel dar.

In der allometrischen Funktion werden zwei Dimensionen eines Organismus unter Ausschaltung des Alters miteinander verglichen. Eine solche Ausschaltung ist nur möglich, wenn die Wachstumsformel gestattet, beide Dimensionen als Funktion eines gleichen Alterswertes darzustellen. Diese Möglichkeit bietet die Reziprofunktion, da sie gestattet, die verschiedensten Wachstumsprozesse eines Organismus auf der Basis eines identischen additiven Alterswertes darzustellen und die direkte Beziehung zwischen

zwei Dimensionen herzustellen (KRÜGER 1964, 1970a). Auf diese Weise lassen sich die allometrischen Parameter aus den Wachstumsparametern ableiten. Es ist nämlich:

$$\beta = \frac{\log N_y}{\log N_x} \quad (32)$$

und:

$$\log a = \log Y_{\max} - \beta \cdot \log X_{\max} \quad (33)$$

Man kann im allgemeinen die Beziehung zwischen Länge und Gewicht bei einem Organismus durch die allometrische Funktion beschreiben, wenn es möglich ist, beide Dimensionen auf der Basis eines identischen ξ -Wertes darzustellen. Das ist beim Thunfisch der Fall, wenn wir für das additive Alter als mittleren Wert 7 einsetzen. Die Annäherung an die Meßdaten wird hierdurch nur unerheblich verschlechtert. $\log N_y$ für das Gewicht beträgt in diesem Fall 23,066 und $\log N_x$ für die Länge beträgt 7,690. Als Quotient ergibt sich 2,9995. Die direkte Berechnung des allometrischen Exponenten liefert 2,9973. Die minimale Differenz bestätigt die gegebene Ableitung.

Für die Berechnung des Ordinatenschnittes werden die Maximalgrößen der Reziproktfunktion benötigt. Sie sind für die Länge 586,45 cm und 3330,32 kg. Aus ihnen errechnet sich nach Gleichung (33) der Wert von $\log a$ zu $-4,781$, die direkte Auswertung liefert $-4,776$. Der sehr niedere Wert von a erklärt sich dadurch, daß die Gewichtswerte in kg eingesetzt sind.

In der BERTALANFFY-Gewichtsfunktion ist der allometrische Exponent schon als 4. Parameter enthalten. Sie scheidet daher für die vorliegende Fragestellung aus. Hinsichtlich der GOMPERTZ-Funktion findet man in der Literatur die Ansicht vertreten, daß sie mit der allometrischen Beziehung vereinbar sei. Daher erschien es mir wünschenswert, diese Frage an Hand des vorliegenden Zahlenmaterials zu prüfen. Als optimale GOMPERTZ-Parameter ergaben sich für L_∞ : 300 cm und für W_∞ : 530 kg. Gemäß der allometrischen Beziehung entspricht einer Länge von 300 cm ein Gewicht von 530 kg. Aus dem Gewicht von 530 kg ergäbe sich eine Länge von 316 cm. Da Abweichungen der Meßreihen von den Sollwerten die Approximation nicht stark beeinflussen und die Maximalwerte nicht sehr weit auseinander liegen, wurden die GOMPERTZ-Parameter für die dazwischen liegenden mittleren Maximalwerte bestimmt, die die allometrische Beziehung erfüllen, nämlich $L_\infty = 308$ cm und $W_\infty = 490$ kg. Für die zugehörigen Parameter ergaben sich folgende Werte:

$L_\infty = 308$ cm	$W_\infty = 490$ kg
$\ln B_l = 0,5853$	$\ln B_w = 1,7067$
$C_l = 0,1524$	$C_w = 0,1549$
$s\% = 1,85$ ‰	$s\% = 5,35$ ‰

Überraschend ist der fast übereinstimmende Wert für die Geschwindigkeitskonstante C . Hierdurch kommt der Unterschied zwischen der Längen- und Gewichtsfunktion im Wesentlichen in dem Wert von $\ln B$ zum Ausdruck. Es ergibt sich für den Quotienten $\frac{\ln B_w}{\ln B_l} = 2,916$. Diese Zahl liegt zwar in der Nähe des theoretischen Exponenten von etwa 3,0, erzielt aber nicht die Näherung, die mit der Reziproktfunktion erreicht wurde.

Die BERTALANFFY-Funktion übertrifft zwar die GOMPERTZ-Funktion in der Güte der Wiedergabe der Wachstumsdaten, doch lassen die in die Längen- und Gewichts-

funktion eingesetzten Parameter keine Beziehung zu den allometrischen Parametern erkennen. Besonders deutlich wird das an den Maximalwerten. Einer Fischlänge von 440 cm würde ein Gewicht von 1406 kg entsprechen. Demgegenüber steht ein Maximalgewicht von 2197 kg in der Gewichtsfunktion. Die beiden anderen Parameter – K und τ_0 – liegen in der gleichen Größenordnung, was verständlich ist, da sie sie aus einer Lineardimension ($\sqrt[3]{W}$) berechnet werden.

Während beim Thunfisch die allometrische Beziehung zwischen Länge und Gewicht in nahezu idealer Form erfüllt ist, trifft dieses für den Steinbutt nicht zu. Bei ihm mußten zur Beschreibung von Längen- und Gewichtswachstum stark auseinander weichende ζ -Werte eingesetzt werden, nämlich 0,4 für das Längenwachstum und 2,2 für das Gewichtswachstum. Die Differenz ist zu groß als daß man in diesem Falle einen gemeinsamen mittleren Wert einsetzen könnte. Hiermit entfällt auch die Möglichkeit zur Ausschaltung des Alterswertes, die die Voraussetzung für die Ableitung der allometrischen Parameter bildet. Sie ist nur bei identischem ζ -Wert möglich.

Die graphische Darstellung in einem doppeltlogarithmisch unterteilten Koordinatensystem ergibt auch nicht die erwartete Gerade, sondern eine Kurve (Abb. 6). Die rechnerische Auswertung der Längen- und Gewichtsbeziehung auf der Basis der allometrischen Funktion ergibt für den Exponenten β den Wert 2,2, er hat nur sehr bedingte Aussagekraft. Nach den Daten von MENGI (1963) scheint also beim Steinbutt keine eindeutige allometrische Beziehung zwischen Länge und Gewicht vorzuliegen. Man darf dieses abweichende Verhalten wohl mit dem asymmetrischen Wachstum des Fisches in Verbindung bringen.

DISKUSSION

Die vorliegende Untersuchung hatte die Aufgabe, die Eignung der bekanntesten Funktionen zur Wiedergabe von Wachstumsdaten zu vergleichen. Als Beispiele dienten der Thunfisch und der Steinbutt, für die relativ lange Meßreihen vorliegen. Beide Arten weisen deutlich hervortretende Unterschiede im Verlauf ihrer Wachstumskurven auf. Dem Vergleich unterworfen wurde die PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion, die GOMPERTZ-Funktion und eine vom Autor vorgeschlagene Funktion, die als Reziprokfunktion bezeichnet worden ist. Die zunächst auch in Betracht gezogene logistische Funktion wurde im Verlauf der Untersuchung nicht mehr berücksichtigt, da sie durchweg zu schlechte Ergebnisse lieferte.

Als einheitliche quantitative Beschreibung der rechnerischen Annäherung an die empirischen Werte diente eine in Prozent ausgedrückte Standardabweichung. Ihr Minimum wurde der Parameterbestimmung zugrunde gelegt. Man kann eine Funktion als geeignet ansehen, wenn die prozentuale Standardabweichung nicht den Variationskoeffizienten der Meßwerte überschreitet. Leider fehlte für die benutzten Daten die Angabe der Streuungsmaße, doch dürfte anzunehmen sein, daß die geforderte Bedingung bei den drei Funktionen erfüllt ist. Als ungeeignetes Streuungsmaß erwies sich für die vorliegenden Zwecke der Korrelationskoeffizient. Es ist durchaus möglich, daß andere hier nicht berücksichtigte Formelvorschläge die gestellte Bedingung erfüllen würden.

Die Wachstumsdaten umfassen in dem formal möglichen Bereich zwischen Null und Unendlich nur eine minimale Spanne, in der bei Exponentialfunktionen Unterschiede im Kurvenverlauf sehr gering sein können. Die zur Kontrolle dienende Standardabweichung gestattet aber auch, geringe Unterschiede in der Güte der Wiedergabe der Meßdaten objektiv zu erfassen.

Abweichungen des mathematischen Kurvenverlaufs von der biologischen Wachstumskurve treten um so deutlicher zutage, je größer die erfaßte Altersspanne und die in dieser Zeit erfolgte Größenzunahme ist. Die bei den beiden Beispielen erfaßten 14 Altersstufen stellen zwar keine Maximalspanne dar, doch gehen nur wenige Wachstumsmessungen an Fischen über 20 Jahre hinaus. Die Auswahl erfolgte auch aus dem Grunde, weil sie zueinander gehörige Längen- und Gewichtsangaben bieten, was besonders für die Behandlung des Allometrie-Problems von Wichtigkeit war.

Die Größenzunahme war bei den Beispielen auch erheblich und umfaßte beim Thunfisch 2 Zehnerpotenzen für das Längenwachstum und drei Zehnerpotenzen beim Gewichtswachstum.

Bei allen Auswertungen ergab sich eine mehr oder minder deutliche Überlegenheit der Reziproktfunktion. Diese Überlegenheit beruht wesentlich darauf, daß sie einen asymmetrischen Wendepunkt enthält. Der im Anfangsteil typischer Wachstumskurven befindliche Wendepunkt hat der mathematischen Formulierung von Wachstumsvorgängen erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Die BERTALANFFY-Funktion vermag überhaupt nur den nach dem Wendepunkt liegenden Kurventeil mit fallenden Wachstumsraten wiederzugeben, wie er häufig beim Längenwachstum vorliegt. Sie versagt aber bei dem vor dem Wendepunkt liegenden Kurvenabschnitt mit steigenden Wachstumsraten. Ihre Einsatzmöglichkeit ist hierdurch naturgemäß eingeschränkt. Durch Einführung eines Exponenten > 1 für die Klammer $(1 - e^{-k(\tau - \tau_0)})$ erhält die BERTALANFFY-Funktion einen Wendepunkt und wird in Form der Gewichtsfunktion für Gewichtsdaten anwendbar, die einen Wendepunkt enthalten.

Die GOMPERTZ-Funktion enthält einen bei $\frac{L_\infty}{e}$ gelegenen Wendepunkt und ist dadurch in gleicher Gestalt geeignet, Kurven mit einem Wendepunkt und Kurvenabschnitte vor und hinter diesem darzustellen. Allerdings erreicht sie in vergleichbaren Fällen nicht die Güte der Approximation, die die BERTALANFFY-Funktion erreicht.

Mit der Reziproktfunktion ist jetzt eine weitere Wachstumsformel mit asymmetrisch gelegenen Wendepunkt gegeben, die durch diese Eigenschaft ebenfalls universelle Anwendbarkeit besitzt. Sie übertrifft aber die GOMPERTZ-Funktion hinsichtlich der Annäherung an Wachstumsdaten. Sie kommt der Gestalt eines mathematischen Wachstumsmodells offensichtlich näher als die beiden anderen Funktionen.

Angesichts der um den Wendepunkt unsymmetrischen Wachstumskurven kann man die logistische Funktion mit ihrem symmetrisch gelegenen Wendepunkt mit Sicherheit als ungeeignet bezeichnen.

Es ist aber unzureichend, die Beurteilung einer Wachstumsfunktion nur auf der Näherung an gegebene Wachstumsdaten zu begründen. Sie muß auch darüber hinausgehende Folgerungen berücksichtigen. Hier wurde das wichtige Problem der Ableitung der allometrischen Funktion eingehender behandelt. Sie ist in definierter Weise nur für

die Reziproktfunktion möglich. Die GOMPERTZ-Funktion ergab rechnerisch nur eine Näherungsbeziehung.

Die sehr einfache allometrische Funktion macht wahrscheinlich, daß sie sich nur mit einfachen Wachstumsformulierungen vereinbaren läßt. Schon die etwas kompliziertere BERTALANFFY-Funktion gestattet keine Ableitung. Es hängt das damit zusammen, daß die in der Funktion enthaltene Klammer $(1 - e^{-K(\tau - \tau_0)})$ die Herstellung einer direkten Beziehung zwischen Dimension und Alterswert unmöglich macht. Da Funktionen ähnlicher Gestalt verschiedentlich in der Literatur vorgeschlagen wurden, muß man annehmen, daß auch sie der Forderung nach einer definierten Beziehung zur allometrischen Funktion nicht gerecht werden können.

Dem hier am Beispiel des Fischwachstums durchgeführten Funktionsvergleich kommt dadurch allgemeinere Bedeutung zu, daß der durch die Funktionen erfaßte Wachstumsverlauf offensichtlich weiter verbreitet ist und daher die Möglichkeit einer optimalen mathematischen Beschreibung ein wichtiges Problem darstellt. Schon frühere Autoren hatten auf die große Ähnlichkeit von Wachstumskurven verschiedenster Herkunft hingewiesen. Wachstumsformeln bieten die Möglichkeit, eine solche Übereinstimmung ganz objektiv zu bestätigen oder abzulehnen.

Mit Sicherheit verläuft nach dem gleichen Kurventyp das Wachstum der Muscheln und wahrscheinlich das der Krebse und anderer Wirbelloser. Für Protozoen hatte ich es früher nachgewiesen (KRÜGER 1967b). Vor kurzem zeigte ich, daß man mit der Reziproktfunktion das menschliche Embryonalwachstum erstaunlich genau beschreiben kann (KRÜGER 1972). In diesem Fall erstrecken sich die Dimensionsänderungen sogar über 4 Zehnerpotenzen. Auch das postnatale Wachstum von Ratte und Mensch verläuft offensichtlich nach dem gleichen Typus. Bei dem begrenzten Wachstum der Säugetiere ist allerdings zu berücksichtigen, daß nach dem Erreichen der Geschlechtsreife eine starke Verlangsamung des Wachstums eintritt, so daß an dieser Stelle eine Unstetigkeit in den Kurven auftritt.

Bei Fischen läßt die Geschlechtsreife keinen Einfluß auf das Wachstum erkennen; sie wachsen nach dieser Zeit unvermindert weiter. Die Fische haben unseres Wissens ein unbegrenztes Wachstum, das bis zum Tode andauert. Wenn Fische schnell eine scheinbare Endgröße erreichen, so erklärt sich das dadurch, daß einem sehr starken anfänglichen Wachstum ein sehr starker Abfall der Wachstumsgeschwindigkeit folgt, die schließlich unmerklich gering wird. In der Reziproktfunktion ist dieses Wachstum durch sehr niedrige Werte für das additive Alter ζ ausgezeichnet. In diesem Fall nähert sich das Wachstum sehr schnell der Maximalgröße und kommt ihr sehr nahe.

Die mathematische Analyse des Fischwachstums hat also dadurch große Bedeutung, da sie auch auf andere Tiergruppen übertragen werden kann. Der Vorzug, den das Fischwachstum für mathematische Auswertungen bietet, liegt darin, daß über größere Altersspannen reichende Kurven vorliegen, die offensichtlich keine Unstetigkeit enthalten. Daher erscheint es als ein günstiges Objekt zur Bearbeitung von Fragen der Wachstumsmathematik, und es wurde immer wieder zu solchen Untersuchungen herangezogen.

Die BERTALANFFY-Funktion und die Reziproktfunktion nehmen in dem Bereich nach dem Wendepunkt einen nahezu übereinstimmenden Verlauf. Diese Beobachtung ist dadurch von praktischer Bedeutung, da die BERTALANFFY-Funktion in Gestalt der FORD-

WALFORD-Darstellung einen sehr einfach durchzuführenden graphischen Test gestattet, zur Klärung der Frage, ob gegebene Daten dem bei Fischen nachgewiesenen Wachstumsablauf entsprechen. Allerdings dürfen die Daten keinen Wendepunkt enthalten und müssen fallende lineare Wachstumsraten erkennen lassen.

So ergibt die FORD-WALFORD-Darstellung für das menschliche Längenwachstum zwischen dem ersten Lebensjahr und der Geschlechtsreife in guter Näherung eine Gerade. In erster Näherung entspricht es also dem bei Fischen gefundenen Kurventyp. Die sexuelle Reifung bedingt dann eine Abnahme der Wachstumsrate, die in der FORD-WALFORD-Darstellung als deutliche Abflachung der Ausgleichsgeraden zutage tritt. Sie führt nach einigen Jahren zum Wachstumsstillstand.

Die logistische Funktion erwies sich als kaum geeignet für eine Wachstumsdarstellung. Der Versuch von PERL & REED (1925) und neuerdings wieder von KRETSCHMANN & WINGERT (1971) durch Einführung zusätzlicher Parameter eine bessere Anpassung an Wachstumsdaten zu erreichen, kann nicht als glücklich angesehen werden. Die Vermehrung der Parameterzahl bedingt einmal einen erheblich höheren Rechenaufwand, zum anderen fällt eine sinnvolle biologische Deutung bei ihnen noch schwerer als bei den Drei-Parameterfunktionen. In solcher Form bietet die logistische Funktion keinerlei Vorzug gegenüber Polynomen, die aus demselben Grund nicht als geeignete Lösung einer mathematischen Beschreibung von Wachstumsvorgängen angesehen werden können.

Wesentlich besser als die logistische Funktion entsprechen die drei anderen hier berücksichtigten Funktionen den Ansprüchen an eine Wachstumsformel. Sie beschreiben offensichtlich einen sehr verbreiteten Kurvenverlauf. Überdies besitzen sie den Vorzug, daß die Bestimmung der in ihnen enthaltenen Parameter relativ einfach ist. Als besonders anpassungsfähig erwies sich die Reziprofunktion. Es dürfte sich daher stets empfehlen, zunächst die Eignung dieser zum Teil schon länger bekannten Funktionen auf ihre Brauchbarkeit zu prüfen, ehe man sich zur Entwicklung neuer Funktionen entschließt, deren Überlegenheit dann zu erweisen bleibt. Vorliegende Untersuchung dürfte für eine solche Prüfung wesentliche Gesichtspunkte aufgezeigt haben.

Die hier vorgeschlagene Möglichkeit zur objektiven Beschreibung der Annäherung an gegebene Daten stellt aber nur ein Kriterium dar. Wohl ebenso wichtig ist die zutreffende Wiedergabe des Wendepunktes und die hiermit zusammenhängende Forderung, daß die Daten zu beiden Seiten des Wendepunktes in gleicher Güte wiedergegeben werden. Eine noch stärkere Einengung bei der Auswahl von Wachstumsfunktionen stellt die Forderung dar, daß sie eine mathematische Deutung der in sehr vielen Fällen gültigen allometrischen Beziehung zulassen. Gerade letztere Bedingung ist besonders schwierig zu erfüllen und wurde lange Zeit für unmöglich gehalten. Bislang scheint sie nur von der Reziprofunktion erfüllt zu werden.

Abstand nehmen muß man aber von der früher erhobenen Forderung, daß nur solche Parameter in Wachstumsformeln eingesetzt werden dürfen, die man biologischen Gegebenheiten entnehmen kann. Die Schwierigkeiten, die sich bei der biologischen Deutung der Parameter ergeben, war oben behandelt worden. Man darf sie nur als rein mathematische Größen ansehen, die der Beschreibung des Kurvenverlaufs dienen. Als vorteilhaft erscheint es, wenn die Funktionen eine einfache graphische Darstellung zulassen. Sie bietet oft die Möglichkeit zur Überprüfung rechnerischer Ergebnisse.

Die Bedeutung mathematischer Wachstumsformulierungen ist mannigfacher Art. Zunächst zeigt sie in objektiver Weise den grundsätzlich gleichartigen Verlauf sehr unterschiedlich erscheinender Kurven auf und gestattet eindeutige Aussagen. Darüber hinaus erscheinen Wachstumsformulierungen geeignet, uns dem Verständnis grundlegender Prinzipien von Wachstumsprozessen näherzubringen. Erinnerung sei an das Anabolismus-Katabolismus-Konzept, aus dem PÜTTER (1920) und v. BERTALANFFY (1934) ihre übereinstimmende Wachstumsformulierung ableiteten. Des weiteren kann auf die Bedeutung für Ertragsberechnungen hingewiesen werden, wofür das Werk von BEVERTON & HOLT (1957) ein Beispiel bietet.

Die mathematische Formulierung von Wachstumsvorgängen, wie sie hier angestrebt wurde, bedeutet nicht zugleich die Aufhellung der ihr zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten. Sie stellt lediglich eine adäquate Form der Beschreibung quantitativer Daten dar, wie sie die Grundlage von Wachstumsmessungen bilden.

Im Gegensatz hierzu stehen Bemühungen, Wachstumsformeln aus bestimmten Annahmen abzuleiten. Ein Beispiel bildet die PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion. In neuester Zeit unternahmen ZOTINA & ZOTIN (1972) einen solchen Versuch auf der Basis der Formulierungen der Thermodynamik irreversibler Prozesse. Solche Versuche können aufschlußreich sein, wenn sich ihre Beziehung zur rein deskriptiven Beschreibung erkennen läßt und die abgeleiteten Funktionen Forderungen erfüllen, die in vorliegender Untersuchung als bedeutungsvoll erkannt wurden.

Es kann kein Zweifel daran bestehen, daß in Zukunft ein tieferes Eindringen in das Verständnis von Wachstumsvorgängen nur auf dem Wege über geeignete mathematische Modelle möglich sein wird.

ZUSAMMENFASSUNG

1. An Wachstumsdaten für den Thunfisch (*Thunnus thynnus*) und den Nordsee-Steinbutt (*Scophthalmus maximus*) wird ein numerischer Vergleich der Wachstumsformeln von v. BERTALANFFY (1934), GOMPERTZ (1824) und einer vom Autor vorgeschlagenen Funktion (KRÜGER 1962, 1965), die als Reziprofunktion bezeichnet wird, durchgeführt.
2. Die Ermittlung der optimalen Parameterwerte erfolgt an den linealisierten Funktionen auf dem Wege der Regressionsberechnung.
3. Als objektives quantitatives Maß für die Streuung der Meßwerte um die theoretischen Werte dient eine in Prozent ausgedrückte Standardabweichung ($s\%$), die auf der Summe der quadrierten Differenzen der Logarithmen beruht.
4. Die drei geprüften Funktionen erscheinen zur mathematischen Wiedergabe von Wachstumsdaten geeignet. In allen Fällen ergab die Reziprofunktion die besten Näherungen. Die logistische Funktion lieferte so unbefriedigende Ergebnisse, daß sie unberücksichtigt blieb.
5. Es wurde ein Vergleich der optimalen Parameterwerte der Funktionen durchgeführt. Eine biologische Deutung erscheint nicht zulässig. Es handelt sich bei ihnen um rein mathematische Zahlenwerte.

6. Die Reziproktfunktion enthält, ebenso wie die GOMPERTZ-Funktion einen asymmetrischen – im Anfangsteil der Kurve gelegenen – Wendepunkt. Hierdurch besitzen beide Funktionen einen universelleren Anwendungsbereich und sind in unveränderter Form geeignet, auch Gewichtsdaten, die einen Wendepunkt einschließen, wiederzugeben. Die BERTALANFFY-Funktion ist durch das Fehlen eines Wendepunktes nur für die Darstellung des Kurvenbereiches nach dem Wendepunkt mit fallenden Wachstumsraten geeignet.
7. Der Wendepunkt in linearen Wachstumskurven ergibt sich als rein mathematische Folgerung aus der kontinuierlichen Abnahme der relativen Wachstumsgeschwindigkeit.
8. Der besondere Vorzug der Reziproktfunktion besteht darin, daß sie in eine mathematisch ableitbare Beziehung zur allometrischen Funktion gesetzt werden kann. Die GOMPERTZ-Funktion liefert hierfür nur eine Näherungslösung.

Danksagung. Die Auswertungen erfolgten auf dem Klein-Computer 700 B der Fa. WANG, der mir dankenswerterweise von der Deutschen Forschungsgemeinschaft zur Verfügung gestellt wurde.

Symbolerklärungen

a	=	Ordinatenabschnitt der Gleichung einer Geraden	n	=	Anzahl
b	=	Steigung der Gleichung einer Geraden	N	=	Geschwindigkeitskonstante der Reziproktfunktion
B	=	Exponent der GOMPERTZ-Funktion	r	=	Korrelationskoeffizient
β	=	Exponent der allometrischen Funktion	s	=	Standardabweichung
C	=	Geschwindigkeitskonstante der GOMPERTZ-Funktion	s_{\log}	=	Standardabweichung der Logarithmen
e	=	Basis der natürlichen Logarithmen	$s\%$	=	prozentuale Standardabweichung
k	=	Geschwindigkeitskonstante der logistischen Funktion	S	=	Summe der Abweichungsquadrate
K	=	Geschwindigkeitskonstante der BERTALANFFY-Funktion	τ	=	Zeit oder Geburtsalter
l	=	Länge	χ	=	Geburtsalter
L_{∞}	=	Maximal-Länge	w	=	Gewicht
log	=	dekadischer Logarithmus	W_{∞}	=	Maximalgewicht
ln	=	natürlicher Logarithmus	x	=	unabhängige Variable (Argument)
			y	=	abhängige Variable
			Y_{∞}	=	Maximaldimension
			ζ	=	additiver Zeitwert der Reziproktfunktion

ZITIERTE LITERATUR

- ALLEN, K. R., 1966. A method of fitting growth curves of the BERTALANFFY type to observed data. J. Fish. Res. Bd Can. **23**, 163–179.
- BAGENAL, T. B., 1955. The growth rate of the long rough dab *Hippoglossoides platessoides*. J. mar. biol. Ass. U. K. **34**, 297–311.
- 1966. The growth rate of the long rough dab *Hippoglossoides platessoides*. – A correction. J. mar. biol. Ass. U. K. **34**, 643–647.

- BERTALANFFY, L. VON, 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. 1. Allgemeine Grundlagen der Theorie. Wilhelm Roux. Arch. EntwMech. Org. **131**, 613–653.
- 1951. Theoretische Biologie. Francke, Bern **2**, 1–418.
- 1960. Principles and theory of growth. In: Fundamental aspects of normal and malignant growth. Ed. by W. W. NOWINSKI. Elsevier, Amsterdam, 137–259.
- 1968. General system theory. Braziller, New York, 289 pp.
- BEVERTON, R. J. H. & HOLT, S. J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Invest., Lond. (Ser. 2) **19**, 1–533.
- BRODY, S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold, New York, 1023 pp.
- FORD, E., 1933. An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924–1933. J. mar. biol. Ass. U. K. **19**, 305–384.
- GOMPERTZ, B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality. Phil. Trans. R. Soc. **36**, 513–585.
- HOEPPE, K., 1959. Das reaktionskinetische Grundgesetz auf das Wachstum bezogen und anderen Wachstumsformulierungen gegenübergestellt. Diss. Univ. Gießen, 201 pp.
- HOHENDORF, K., 1966. Eine Diskussion der BERTALANFFY-Funktion und ihre Anwendung zur Charakterisierung des Wachstums von Fischen. Kieler Meeresforsch. **22**, 70–97.
- KRETSCHMANN, H.-J. & WINGERT, F., 1971. Computeranwendung bei Wachstumsproblemen in Biologie und Medizin. Springer, Berlin, 261 pp.
- KRÜGER, F., 1962. Über die mathematische Darstellung des tierischen Wachstums. Naturwissenschaften **49**, 454.
- 1964. Mathematische Ableitung der allometrischen Wachstumsfunktion. Zool. Anz. (Suppl.) **27**, 249–253.
- 1965. Zur Mathematik des tierischen Wachstums. I. Grundlagen einer neuen Wachstumsfunktion. Helgoländer wiss. Meeresunters. **12**, 78–136.
- 1967a. Zur mathematischen Wiedergabe des Rattenwachstums. Zool. Anz. (Suppl.) **30**, 587–599.
- 1967b. BERTALANFFY-Funktion und FORD-WALFORD-Formel. Helgoländer wiss. Meeresunters. **16**, 193–206.
- 1969. Das asymptotische Wachstum der Fische – ein Nonsens? Helgoländer wiss. Meeresunters. **19**, 205–215.
- 1970a. Zum Problem der Allometrie-Summation. Biol. Zbl. **89**, 65–85.
- 1970b. Probleme der mathematischen Darstellung des Fischwachstums. Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch. **21**, 224–233.
- 1972. Zur mathematischen Beschreibung des menschlichen Embryonalwachstums. Acta anat. **82**, 198–217.
- MANSUETI, R., 1958. Eggs, larvae and young of the striped bass, (*Roccus saxatilis*). Contr. Chesapeake biol. Lab. **112**, 1–35.
- MENGI, T., 1963. Über das Wachstum des Steinbutts (*Scophthalmus maximus* L.) in der Nordsee. Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch. **17**, 119–132.
- PÜTTER, A., 1920. Wachstumsähnlichkeiten. Pflügers Arch. ges. Physiol. **180**, 298–340.
- RAE, B. B., 1957. A preliminary account of the turbot in Scottish waters. Scott. Fish. Bull. **8**.
- RAFAIL, S. Z., 1973. A simple and precise method for fitting a von BERTALANFFY growth curve. Mar. Biol. **19**, 354–358.
- SACHS, L., 1969. Statistische Auswertungsmethoden. Springer, Berlin, 677 pp.
- SELLA, M., 1929. Migrazioni e habitat del tonno (*Thunnus thynnus*) studiati col metodo degli ami, con osservazioni su l'accrescimento. Memorie R. Com. talassogr. ital. **156**, 1–24.
- THOMPSON, D'ARCY W., 1952. On growth and form. Univ. Press, Cambridge **1**, 1–464.
- TOMLINSON, P. K. & ABRAMSON, N. J., 1961. Fitting a von BERTALANFFY growth curve by the least squares. Fish. Bull. Calif. **116**, 1–69.
- VERHULST, P. F., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corresp. math. **10**, 113–121.
- WALFORD, L. A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **90**, 141–147.

- WINSOR, C. P., 1932. The GOMPERTZ curve as a growth curve. Proc. natn Acad. Sci. U.S.A. **18**, 1-8.
- ZOTINA, R. S. & ZOTIN, A. I., 1972. Towards a phenomenological theory of growth. J. theor. Biol. **35**, 213-225.
- ZUCKER, L. & ZUCKER, T. F., 1941. A simple time weight relation observed in well nourished rats. J. gen. Physiol. **25**, 445-463.

Anschrift des Autors: Prof. Dr. F. KRÜGER
Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale)
2 Hamburg 50
Palmaille 9
Bundesrepublik Deutschland