HELGOLÄNDER MEERESUNTERSUCHUNGEN
Helgoländer Meeresunters. 35, 405–407 (1982)

Zur mathematischen Simulation tierischer Wachstumskurven

F. Krüger †

Biologische Anstalt Helgoland (Zentrale); Notkestr. 31, D–2000 Hamburg 52, Bundesrepublik Deutschland

ABSTRACT: **On the mathematical simulation of growth curves of animals.** Advantages and limitations of different functions, employed to describe growth processes of animals, are briefly discussed. In this paper, a modification of a growth formula proposed by Johnson (1935) and used by the author is presented. Its parameters are described, but further testing is required to evaluate to which extent the altered function delivers better approximations to the growth data observed.

EINLEITUNG

Die Bemühungen um eine mathematische Beschreibung von Wachstumsvorgängen reichen bis in das vorige Jahrhundert zurück. Unter der Vielzahl von Vorschlägen gewann eine von Pütter (1920) aufgestellte Funktion größere Bedeutung. Er leitete sie aus einem hypothetischen Ansatz über das Gleichgewicht von auf- und abbauenden Prozessen beim Wachstum ab. In etwas vereinfachter Form fand sie als "Bertalanffy-Funktion" (von Bertalanffy, 1934) weite Anwendung. Die Formel enthält bei Längenberechnungen aber keinen Wendepunkt, wie er für typische Wachstumskurven charakteristisch ist. Dadurch ist ihr Anwendungsbereich eingeschränkt. Der Versuch, die einen Wendepunkt enthaltende Gompertz-Formel als Wachstumsfunktion zu benutzen, hatte nur begrenzten Erfolg (Gompertz, 1825).

In diesen beiden Formeln wird die im Verlauf des Alterns eintretende Verlangsamung des Wachstums durch eine Potenz von e – der Basis der natürlichen Logarithmen – wiedergegeben. Ich selbst testete an zahlreichen Beispielen eine andere Formel (Krüger, 1962), bei der das Abklingen der Wachstumsraten durch einen reziproken Alterswert dargestellt wird, der sich zusammensetzt aus dem Geburtsalter (χ) und einem additiven Alterswert (ζ). Kürzlich wies Ricker (1979) darauf hin, daß Johnson (1935) diese Formel zuerst vorgeschlagen hatte.

Diese von mir als "Reziprok-Funktion" bezeichnete Formel besitzt nicht nur einen Wendepunkt, sondern liefert zumeist bessere Näherungen an Wachstumsdaten als die zuvor genannten Funktionen. Aber vielfältige Erfahrungen ergaben, daß sie nicht nur zu unwahrscheinlich hohen oberen Grenzwerten (Y_∞) führt, sondern auch die Lage des Wendepunktes zu früh errechnet.

Als Ursache für diese Fehlschätzungen stellte sich heraus, daß der Anstieg der Werte der harmonischen Reihe zu flach verläuft (Krüger, 1981). Daher setzte ich in der Funktion die reziproken Quadrate der summierten Alterswerte ein. Diese Abwandlung

 0174-3597/82/0035/0405/$ 02.00

der Johnson-Funktion liefert zumeist nicht nur bessere Annäherungen an die Daten, sondern auch niedrigere Maximalwerte (Y_∞) und eine Anhebung des Alters für den Wendepunkt.

Als Kriterium diente bei den Vergleichen eine prozentuale Standardabweichung, die sich in einfachster Weise aus der Standardabweichung der Logarithmen ergibt, die man bei der Regressionsauswertung der logarithmierten Funktion erhält.

ERGEBNISSE UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die systematischen Untersuchungen von Sager (1981, dort auch weitere Literatur) zur mathematischen Darstellung von Sigmoidkurven waren Veranlassung, auch über 2 liegende Potenzen der harmonischen Reihe auf ihre Eignung zur Wachstumsbeschreibung zu prüfen. Hierbei ergab sich, daß man in vielen Fällen mit höheren Exponenten eine noch bessere Wiedergabe von Wachstumsdaten erreicht. Demnach ist die optimale Wachstumsbeschreibung nicht an einen bestimmten Exponenten (p) gebunden. Die logarithmierte Formel, die ich als "Potenz-Funktion" bezeichnen werde, hätte demnach die Gestalt:

$$\log y_\chi = \log Y_\infty - \frac{1}{(\chi+\zeta)^p} \log B \tag{1}$$

In ihr bedeuten: y_χ = Dimension beim Alter χ; ζ = additiver Alterswert; Y_∞ = Maximaldimension; B = Geschwindigkeitskonstante; p = Exponent.

Die Gleichung stellt die Gleichung einer Geraden dar, deren Parameter auf dem Wege der iterativen linearen Regressionsberechnung ermittelt werden können, wenn man die Werte von p und ζ vorgibt und variiert. Als optimal wird die Kombination angesehen, die eine minimale prozentuale Standardabweichung liefert.

Das vermutlich asymptotische Wachstum von Fischen, über das auch zahlreiche Untersuchungen vorliegen, eignet sich sehr gut zur Testung von Wachstumsfunktionen. Die Erfahrung hat gezeigt, daß von diesem abgeleitete Funktionen auch auf andere Tiergruppen angewendet werden können.

Die Auswertung einer größeren Zahl von Wachstumsreihen, auf deren Einzeldarstellung an dieser Stelle verzichtet wird, ergab als optimale Exponenten der Potenzfunktion Werte zwischen 1 und 5. Nun hängt der Wert der Parameter stark von der Höhe des Exponenten ab. Insbesondere trifft das auf log B und ζ zu, während der Maximalwert (Y_∞) nur in engeren Grenzen schwankt.

Diese starke Abhängigkeit der Parameter-Werte vom Exponenten macht vergleichende Analysen praktisch unmöglich. Es wäre daher günstig, wenn man sich auf einen einheitlichen Exponenten beschränken könnte. Einen direkten Hinweis auf einen solchen lieferten die ausgewerteten Beispiele allerdings nicht. Es zeigte sich aber, daß die prozentuale Standardabweichung nur wenig von der Höhe des Exponenten abhängt; daher liefern auch dem Optimum benachbarte Exponenten Näherungen, die als sehr gute Kurvenwiedergaben angesehen werden können.

Aufgrund dieser Erkenntnis und mit Rücksicht auf das Vorkommen höherer Exponenten schlage ich vor, die Basis e der natürlichen Logarithmen als gemeinsamen Exponenten einzusetzen. Er ergab bei der Mehrzahl der ausgewerteten Beispiele eine nur geringfügig gegenüber dem Minimum erhöhte prozentuale Streuung. Die Zahl e würde also an die Stelle des früher vorgeschlagenen Exponenten 2 treten (Krüger, 1981) und die empfohlene Funktion in algebraischer Schreibung lauten:

$$y_\chi = \frac{Y_\infty}{B^{(\chi+\zeta)^{-e}}} \tag{2}$$

Der einheitliche Exponent würde die Anwendung der Funktion erheblich vereinfachen; es bedarf aber noch einer umfangreicheren Erfahrung an konkreten Beispielen, um zu erkennen, ob der empfohlene Exponent die Erwartung an eine befriedigende mathematische Beschreibung von Wachstumsvorgängen erfüllt.

Da zur Charakterisierung von Wachstumskurven die Lage des Wendepunktes gehört, sollen anschließend in allgemeiner Form die Formeln für das Alter und die Dimension am Wendepunkt gegeben werden:

$$\chi_{Wdp} = \sqrt[p]{\frac{p \cdot \ln B}{p+1}} - \zeta \tag{3}$$

$$y_{Wdp} = \frac{Y_\infty}{e^{\left(1+\frac{1}{p}\right)}} \tag{4}$$

Die erhebliche Unsicherheit vieler biologischer Meßwerte beeinträchtigt zumeist die rechnerischen Auswertungen, so daß auch den mathematisch optimalen Parametern nur bedingte Gültigkeit zugesprochen werden kann.

ZITIERTE LITERATUR

Bertalanffy, L. von, 1934. Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. I. – Wilhelm Roux' Arch. EntwMech. Org. *131*, 613–653.

Gompertz, B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality. – Phil. Trans. R. Soc. *36*, 513–585.

Johnson, N. O., 1935. A trend line for growth series. – J. Am. statist. Ass. *30*, 717.

Krüger, F., 1962. Über die mathematische Darstellung des tierischen Wachstums. – Naturwissenschaften *49*, 454.

Krüger, F., 1981. Eine neue Funktion zur mathematischen Beschreibung von Wachstumsverläufen. – Biol. Zbl. *100*, 195–207.

Pütter, A., 1920. Wachstumsähnlichkeiten. – Pflügers Arch. ges. Physiol. *180*, 298–340.

Ricker, W. E., 1979. Growth rates and models. In: Fish physiology. Ed. by W. S. Hoar, D. J. Randall & J. R. Brett. Acad. Press, New York, *8*, 677–743.

Sager, G., 1981. Zum Wachstum des Nordsee-Steinbutts (*Scophthalmus maximus* L. ♂). – Anat. Anz. *149*, 160–175.