

Zur Mathematik des tierischen Wachstums

I. Grundlagen einer neuen Wachstumsfunktion

FRIEDRICH KRÜGER

Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale, Hamburg-Altona

ABSTRACT: On the mathematics of animal growth. I. Bases of a new growth function. Graphical analysis of growth data obtained on the fish *Roccus americanus* by MANSUETI (1961a) has led to the development of a new growth formula, which seems to be more appropriate for expressing quantitative aspects of animal growth than the formulas presented previously. The new formula appears to be generally applicable for the mathematical description of animal growth; it reads:

$$d\chi = \frac{D_{\max}}{N\chi + \xi}$$

or in the logarithmic form (used more frequently):

$$\log d\chi = \log D_{\max} - \frac{1}{\chi + \xi} \log N$$

(d = dimension in the age χ ; D_{\max} = maximal size; N = constant of velocity; ξ = additive time value).

The formula expresses growth in weight and length. D_{\max} represents the maximum dimension which the animal would attain on the basis of the mathematical expression chosen, under conditions of infinite and unlimited growth. The curvature of the logarithmic growth curve is determined by ξ in the denominator of the exponent. ξ also participates in the determination of the velocity of growth as is shown by the differential quotient:

$$\frac{1}{d\chi} \frac{d d}{d\chi} = \frac{\ln N}{(\chi + \xi)^2}$$

ξ is mathematically a prenatal age; N or $\log N$ represent the constant of velocity. In the graphical representation the logarithms of the dimension given on the ordinate are plotted against the reciprocal value of age enlarged by the constant value of ξ . If the value of ξ is chosen correctly, all measured values are more or less located on a straight line. In this manner it is possible to determine the value of ξ . Calculation of the three parameters is outlined in the text. For the growth of *R. americanus* and *R. saxatilis* (length and weight) ξ is 2.1. The difference between the two dimensions is characterized by the values for $\log N$ and D_{\max} . In *R. saxatilis* the parameters for the postlarval growth are applicable from the age of 8 weeks to 14 years. The new formula includes a point of inflection which coincides with the observed maxima of growth rates. The turning point is located at:

$$\begin{aligned} \chi \text{ inflection point} &= \frac{\ln N}{2} - \xi \\ &= 1,15 \log N - \xi \end{aligned}$$

In *R. saxatilis* growth previous to an age of 8 weeks (larval growth) may also be expressed by the new formula; the calculated value for ξ is then nearly one month. The value for $\log N$ is very high. At the transition from larval to postlarval growth, the curve shows a second inflection point. A third inflection point seems to be located at the transition from embryonic to the larval development. A comparison of growth rates in *R. saxatilis* from different localities shows that their pronounced differences find their mathematical equivalent primarily in differences of $\log N$; the values for ξ are nearly the same or not very different. It is possible to obtain the parameters for the allometric funktion from the new formula:

$$a = \frac{\log N_1}{\log N_2} \quad \text{and} \quad b = \frac{D_{\max 1}}{D_{\max 2}^a}$$

The new formula also explains the FORD-WALFORD relation. With respect to growth in length, it produces nearly the same values as does the BERTALANFFY formula. Since the new formula includes an inflection point, it is also possible to calculate growth occurring previous to this point; this is not possible by employing the BERTALANFFY formula. The new formula is easier to handle than the ones previously presented and allows direct calculation of weight and other dimensions following the allometric formula.

EINLEITUNG

Das Problem der mathematischen Wiedergabe des Wachstums als Funktion der Zeit

Mathematische Formulierungen biologischer Zusammenhänge gewinnen zunehmend an Bedeutung und werden in der Zukunft eine immer wichtigere Rolle spielen (z. B. WATERMANN 1962). Das Mißtrauen vieler Biologen gegenüber mathematischen Formulierungen ist um so weniger berechtigt, als mathematische Ableitungen sich jederzeit viel leichter als andere Befunde nachprüfen lassen. Eine meisterhaft geschriebene und auf einmaliger Kenntnis des alten und neuen Schrifttums beruhende Darstellung der alten Diskussion der Biologen über die Anwendbarkeit der Mathematik auf ihre Probleme gibt D'ARCY THOMPSON (1952) in der Einleitung seines Werkes „On growth and form“. Mit genialem Scharfblick erkannte dieser Autor frühzeitig, daß sich das bei vielen Biologen herrschende Dogma, Phänomene des Lebendigen seien mathematisch nicht faßbar, nicht aufrecht halten läßt. Wenn vielerorts noch die Anwendung mathematischer Verfahren auf biologische Probleme abgelehnt wird, so dürfte das im wesentlichen darauf beruhen, daß die mathematische Schulung der Biologen heute noch unzureichend ist.

Ein bevorzugtes Objekt für die mathematische Behandlung eines biologischen Phänomens stellt das Wachstum dar. So regelmäßig, wie die Kurven erscheinen, die man bei der graphischen Darstellung von Wachstumsdaten erhält, so schwierig hat sich die Aufgabe erwiesen, diese Zahlenfolgen als Funktion der Zeit durch eine mathematische Formel wiederzugeben. Weit über 100 Vorschläge sind hierfür gemacht worden, von denen aber nur wenige – und dann nur näherungsweise – die Forderungen erfüllen, die an eine brauchbare Wachstumsfunktion zu stellen sind. Eine voll befriedigende Lösung hat sich bis heute noch nicht gefunden.

In der vorliegenden Arbeit soll nun eine neue Funktion vorgeschlagen werden, die in jeder Beziehung alle bisherigen Wachstumsformulierungen eindeutig übertrifft und in weitestem Umfang den Anforderungen gerecht wird, die an eine allgemeingültige Wachstumsfunktion zu stellen sind.

Die Gegner einer mathematischen Darstellung des organischen Wachstums begründen ihre Ablehnung mit dem Argument, daß ein so komplexer Vorgang, wie es das Wachstum darstellt, unmöglich in eine mathematische Formel zu fassen sei und daß zu viele Faktoren in seinen Ablauf eingreifen. Hinsichtlich letzteren Einwurfs ist zu betonen, daß wir zunächst nur das normale Wachstum berücksichtigen können, daß wir aber andererseits ein abweichendes Wachstum nur exakt erfassen, wenn wir den Verlauf der normalen Wachstumskurve kennen. Der einzige Schlüssel zur exakten Beschreibung einer Wachstumskurve ist aber die mathematische Formel.

In einer mathematischen Darstellung kann man auch nicht den Ausdruck einer mechanischen Auffassung der Lebensvorgänge sehen. Zunächst soll diese ja nur eine möglichst genaue Beschreibung der beobachteten Wachstumskurven geben und die Zahlenfolge, die wir gefunden haben, mathematisch definiert wiedergeben. In welchem Umfang eine Wachstumsformel in ihrer Gestalt oder den darin enthaltenen Parametern weitergehende Schlüsse erlaubt, ist eine zweite Frage. Hierin liegt ein Kriterium, das uns eine Entscheidung hinsichtlich der Brauchbarkeit mehrerer zur Verfügung stehender Formeln gestattet. Hier liegt weiterhin der heuristische Wert einer zutreffenden Wachstumsformel.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es unter normalen Bedingungen – also bei ausreichender Ernährung und Fehlen schädigender Umwelteinflüsse – ein normales Wachstum gibt. Die alltägliche Erfahrung an den uns umgebenden Organismen lehrt, daß das Wachstum in streng geordneten Bahnen abläuft. Die Körpergröße ist ein wesentliches Merkmal bei der Schätzung des Alters eines Organismus, wenn auch kein absolut eindeutiges Merkmal, da die allen biologischen Vorgängen eigene Variabilität auch das Wachstum betrifft. Schalten wir aber durch Bildung eines Mittelwertes aus einer genügenden Anzahl von Individuen die abweichenden Varianten aus, so ergeben sich doch unter identischen Bedingungen für die aufeinanderfolgenden Altersstufen recht konstante und reproduzierbare Zahlenfolgen. Es dürfte wohl auch auf keinen ernst zu nehmenden Widerspruch stoßen, wenn man hieraus schließt, daß das Wachstum eines Organismus kein chaotischer, sondern ein gesetzmäßig gesteuerter Vorgang ist.

Die relativ einfach zu gewinnenden Wachstumskurven, die untereinander große Ähnlichkeit aufweisen, offenbaren, daß dem Wachstum eine allgemein gültige Gesetzmäßigkeit zugrunde liegt. So ist es verständlich, daß sich so viele Autoren um die Aufstellung einer „Wachstumsformel“ bemüht haben. Der Vorteil einer mathematischen Bearbeitung von Wachstumsvorgängen liegt darin, daß die zugrunde liegenden Daten – zumeist Länge und Gewicht – so leicht zu gewinnen sind, daß auch ältere Untersuchungen ein hohes Maß von Zuverlässigkeit besitzen.

Die mathematische Darstellung des Wachstums ist nicht nur ein theoretisches Problem, sondern auch für viele praktische Fragen wesentlich. Eine Zusammenfassung umfangreicher Zahlenreihen in einigen Kenngrößen vereinfacht nicht nur die Beschreibung des Wachstums, sondern bildet auch für Vergleichszwecke eine unerläßliche Voraussetzung. So wird verständlich, daß man sich in der angewandten Zoologie (z. B. BRODY

1945, BEVERTON & HOLT 1957) sowie in der Medizin (z. B. BACKMAN 1931) immer wieder um eine mathematische Darstellung des Wachstums bemüht hat.

Da nur wenige Biologen mit dem Problem der Wachstumsmathematik vertraut sind, möchte ich im folgenden Abschnitt eine kurze Übersicht über die bekanntesten Formulierungen geben, vor allem auch deswegen, weil sich in den späteren Kapiteln die Notwendigkeit ergibt, sie zu erwähnen.

ÜBERSICHT ÜBER WICHTIGE WACHSTUMSFORMULIERUNGEN

Die allometrische Formel

Es ist kein Zufall, daß der erste Versuch einer mathematischen Darstellung von Wachstumsvorgängen auf Beobachtungen der Stoffwechselphysiologie beruht. Auf die entscheidende Rolle, die diese Forschungsrichtung für die Aufdeckung quantitativer Zusammenhänge im biologischen Geschehen innehat, wies neuerdings LOCKER (1964) in überzeugender Weise hin.

Schon im Beginn des vorigen Jahrhunderts erkannte man, daß der Stoffwechsel der Warmblütler mit zunehmender Körpergröße (bezogen auf die Gewichtseinheit) abnimmt. LEHMANN (1951) bezeichnete diese Erscheinung als Stoffwechselreduktion. RAMEAUX (1837/39) versuchte damals die Verminderung der Wärmeerzeugung im Verlaufe des Wachstums mathematisch als eine Funktion der Oberflächenentwicklung darzustellen:

$$\text{Wärmeerzeugung} = \text{Gewicht}^{\frac{2}{3}} \times \text{const.}$$

Als RUBNERS Oberflächenregel wird die Formel von RAMEAUX auch heute noch in der Physiologie diskutiert. Wir wissen aber jetzt, daß erstens die Beziehung des Stoffwechsels zur Körperoberfläche mathematisch nicht so eindeutig ist, und daß wir sie zweitens auch bei wechselwarmen Tieren realisiert finden, bei denen die causale Beziehung zur Wärmeabgabe an der Oberfläche fehlt. Es handelt sich hierbei vielmehr um einen Spezialfall der sogenannten allometrischen Formel

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

Sie wurde zunächst von DUBOIS (1897) und SNELL (1891) für morphologische Merkmale aufgestellt. Wie wir heute wissen, hat sie auch für physiologische Größen Gültigkeit. Die allometrische Formel stellt zwei Dimensionen eines Organismus (x und y) in eine funktionelle Beziehung zueinander. Der Faktor b und der Exponent a waren lange Zeit rein rechnerische Größen. Ihre Deutung aus der neuen Wachstumsfunktion soll weiter unten gegeben werden (p. 118).

Bedeutungsvoll ist die allometrische Gleichung dadurch geworden, daß sie zeigte, daß man Wachstumsvorgänge der verschiedensten Art im ganzen Tierreich durch eine verhältnismäßig einfache Formel beschreiben kann (HUXLEY 1932, NEEDHAM 1932, TEISSIER 1936). Aber in der allometrischen Formel ist der Zeitfaktor eliminiert. Alle Autoren, die sich mit ihr beschäftigt haben, empfanden dieses als einen erheblichen Mangel. Die allometrische Funktion gibt nur Proportionsänderungen zwischen den Größen x und y eines Organismus im Verlauf des Wachstums wieder.

Von noch größerem Interesse als das relative Wachstum ist seine Darstellung als Funktion der Zeit. Die Grundlage hierfür bilden Wachstumsmessungen. Solche dürften am Menschen schon vor langer Zeit erstmals vorgenommen sein. Belegt ist eine Meßreihe des Grafen PHILIBERT GUENEAU DE MONTBEILLARD aus dem 18. Jahrhundert, über die BUFFON berichtet (zitiert nach D'ARCY THOMPSON 1952). Seit dem Anfang des vorigen Jahrhunderts wurde dann ein großes Tatsachenmaterial über das Wachstum des Menschen und später auch der Tiere gesammelt, so daß wir heute über recht umfangreiche Unterlagen zur Klärung eines Problems verfügen, das noch seiner Lösung harret.

Die absolute und relative Wachstumskurve

Die graphische Darstellung der Meßwerte als Funktion der Zeit auf normalem Millimeterpapier bezeichnet man in der Literatur als „absolute Wachstumskurve“. Im typischen Fall verläuft diese im Anfangsteil flacher, steigt dann steil an, um sich anschließend wieder abzuflachen. Die typische Kurve ist also S-förmig. Die absoluten Wachstumsraten nehmen bis zu einem gewissen Zeitpunkt – Wendepunkt – zu und gehen anschließend in die Endphase über, die durch abnehmende Wachstumsraten gekennzeichnet ist. Der Wendepunkt der S-Kurve ist die Zeit des maximalen Wachstums und liegt in ihrem Anfangsteil. Der Wendepunkt ist manchmal nicht scharf ausgeprägt, kann scheinbar auch ganz fehlen. Vor allem seine mathematische Wiedergabe stieß bislang auf Schwierigkeiten.

Die lineare Darstellung des Wachstums führt dadurch zu Verzerrungen, daß im Anfang der Entwicklung der Zuwachs um eine Dimensionseinheit unter Umständen eine Vervielfachung der vorhandenen Größe bedeutet, beim adulten Tier dagegen noch in den Schwankungsbereich der Einzelmessungen fällt. Grundsätzlich besser ist daher eine Darstellung, die den jeweiligen Zuwachs in proportionale Beziehung zur gegebenen Größe setzt. Man erhält sie, wenn man nicht die linearen Werte der Dimension, sondern deren Logarithmen als Funktion des Alters darstellt. In einem semilogarithmischen Koordinatensystem ist diese Art der Darstellung des Wachstums sehr einfach durchzuführen. Die auf diese Weise gewonnene Kurve wird als „relative Wachstumskurve“ bezeichnet. Der Verlauf der logarithmischen Wachstumskurve ist insofern einfacher, als sie keinen Wendepunkt besitzt, sondern sich im Laufe des Wachstums kontinuierlich abflacht. Offensichtlich strebt sie asymptotisch einem Maximalwert zu. Die logarithmische Darstellung von Wachstumswerten zeigt auch nicht mehr den unterschiedlichen Verlauf für die einzelnen Dimensionen, den man bei der linearen Wiedergabe findet. Die Kurven für das Längen- und Gewichtswachstum ähneln sich durch ihre kontinuierliche Abflachung. Ein solches Verhalten ist verständlich, da der Beziehung zwischen diesen Größen eine mathematisch definierte Exponentialfunktion zugrunde liegt.

Lineare Funktionen können sich nur mit eng begrenzten Abschnitten der Wachstumskurven decken und müssen bei einer umfassenderen Behandlung von Wachstumsfunktionen außer Betracht gelassen werden. Eine spezielle Form der linearen Darstellung soll weiter unten bei der Besprechung der WALFORD-Beziehung zur Sprache kommen. In einer allgemein gültigen Form läßt sich das Wachstum nur durch Exponential-

funktionen darstellen, eine Forderung, der auch die meisten Vorschläge Rechnung getragen haben.

Das Wachstum als Funktion der Zeit

Die primäre Aufgabe einer Wachstumsfunktion ist es natürlich, eine möglichst weitgehende Annäherung an gegebene Meßdaten zu erreichen. Man kann zwar durch eine hinreichende Zahl von Parametern jede Kurvengestalt wiedergeben. Ein solches, rein mathematisches Vorgehen hat aber wenig Wert, solange man den eingesetzten Parametern keine sinnvolle Deutung geben kann. Andererseits ist die Mindestzahl an Parametern drei. Da schon zur mathematischen Darstellung einer Geraden zwei Parameter benötigt werden, ist zumindest ein weiterer Parameter für die Charakterisierung der Kurvengestalt notwendig.

Der von vielen Autoren eingeschlagene Weg, die Wachstumskurve in kleinere Unterabschnitte – Wachstumszyklen – zu zerlegen, läuft auf eine Vermehrung der Parameter hinaus und ist aus diesem Grunde unbefriedigend. Die Begründungen, die von den Autoren für die Unterteilung gegeben werden, sind im allgemeinen auch wenig überzeugend. Das organische Wachstum dürfte kein diskontinuierlicher Vorgang sein und seine Unterteilung in mehr oder minder zahlreiche Phasen seinem Wesen widersprechen. Daher verdienen solche Formulierungen den Vorzug, die mit einem Minimum von „Wachstumszyklen“ auskommen.

Man muß heute noch eine weitere Forderung bei der Beurteilung einer Wachstumsfunktion stellen: die mathematische Vereinbarkeit mit der allometrischen Formel. Nachdem diese sich in weitestem Umfang zur Darstellung des relativen Wachstums bewährt hat, muß man sie als eine gesicherte und allgemeingültige Grundlage von Wachstumsvorgängen betrachten. Hier liegt eine unbedingt zu stellende Forderung vor, welche die Mehrzahl der Wachstumsformeln nicht erfüllt. Neben den oben genannten zusammenfassenden Darstellungen der Wachstumsmathematik aus dem Gebiet der angewandten Biologie liegt noch eine weitere Zahl von Zusammenfassungen auf theoretischer Basis vor. Erwähnen möchte ich: PRZIBRAM (1922), LUDWIG (1929), TEISSIER (1928, 1936), v. BERTALANFFY (1942, 1960), MEDAWAR (1945) und SCHMALHAUSEN (1929).

Nach LUDWIG (1929) läßt sich die allometrische Formel nur aus mathematisch einfachen Formeln ableiten. Von den bislang aufgestellten Funktionen erfüllen aber nur zwei diese Forderung. Die erste ist die von MURRAY (1926) angewandte Formel:

$$y_{\tau} = a \cdot \tau^b \quad (\text{siehe Anmerkung}) \quad (2)$$

Anmerkung: In der Biologie wird das Symbol t sowohl für Temperatur- wie auch für Zeitwerte benutzt. Da Temperatur- und Wachstumsfunktion formal identisch sind (KRÜGER 1963, 1964), ergeben sich Schwierigkeiten, wenn Temperatur und Zeit im gleichen mathematischen Ansatz erscheinen. Diese Möglichkeit zeichnet sich nach den Erfahrungen an dem Fisch *Salvelinus* (KRÜGER 1961) schon heute ab. Aus diesem Grunde benutze ich für Zeitwerte griechische Symbole, also τ anstelle von t . Das Geburtsalter bezeichne ich mit χ . Die neue Formulierung erfordert einen zusätzlichen Zeitwert, für den ich das Symbol ξ einsetze. Für die speziellen Dimensionen, Länge und Gewicht, benutze ich l und w oder allgemein für die Dimension: d oder y . Wegen der Parallelität zur Temperaturfunktion verwende ich für die Parameter bei der Wachstumsfunktion große lateinische Buchstaben. In den Wachstumfunktionen gebrauche ich meist die von den Autoren eingeführten Bezeichnungen.

SCHMALHAUSEN (1926–1929) testete sie an einem umfangreichen Material und ergänzte sie noch durch einen additiven Zeitwert τ_0 :

$$y = a \cdot (\tau + \tau_0)^b \quad (3)$$

Trotz dieser Verbesserung war es im allgemeinen immer noch notwendig, die Wachstumskurve in verschiedene Zyklen zu unterteilen, um den Anschluß an die Meßwerte zu erreichen.

In der Funktion von BRODY (1945) tritt die Zeit im Exponenten auf

$$y_\tau = a \cdot b^\tau \quad (4)$$

Der Autor setzt sie nur für die Periode vor dem Wendepunkt ein, die er als „selbstbeschleunigende Phase“ bezeichnet. Der eng begrenzte Anwendungsbereich stellt sie als Wachstumsformel außer Diskussion. Diese beiden, mit der allometrischen Formel zu vereinbarenden Ausdrücke (3) und (4), erfüllen also nur in begrenztem Umfang die Forderung nach einer befriedigenden Wiedergabe von Wachstumsdaten. Die übrigen, in der Literatur gemachten Vorschläge lassen sich höchstens näherungsweise in Beziehung zur allometrischen Formel setzen und erlauben trotz einer komplizierteren Form zumeist keinen besseren Anschluß an Wachstumswerte.

Hier ist zunächst die Gruppe der Formeln zu nennen, die sich von der logistischen Funktion ableiten, die VERHULST (1845) für die Populationsstatistik aufstellte:

$$y = \frac{a}{1 + b^{-x}} \quad (5)$$

Die von OSTWALD (1908) für autokatalytische Reaktionen abgeleitete Funktion gehört hierher. ROBERTSON (1926) wandte sie auf das Wachstum der Maus an. Den gleichen Kurvenverlauf ergibt die von BRODY (1945) für die „selbsthemmende Phase“ des Wachstums angewandte Funktion (TEISSIER 1937). Die logistische Formel besitzt einen in der Mitte der Kurve gelegenen Wendepunkt. Aus diesem Grunde vermag sie nicht die gesamte Wachstumskurve wiederzugeben, deren Wendepunkt asymmetrisch liegt. Der Versuch von PEARL & REED (1925), durch eine Reihenentwicklung im Exponenten einen besseren Anschluß an Wachstumsdaten zu erzielen, hatte trotz der Vermehrung der Parameter keinen Erfolg.

Eine Kurve mit asymmetrischem Wendepunkt liefert die von GOMPertz (1825) ebenfalls für die Bevölkerungsstatistik entwickelte Funktion:

$$y = a \cdot b^{c^x} \quad (6)$$

Sie scheint eine bessere Annäherung an Wachstumsdaten zu ermöglichen, doch bereitet bei ihr die Bestimmung der Parameter Schwierigkeiten. In neuester Zeit hat RIFFENBURGH (1960) ein Verfahren zu ihrer Berechnung vorgeschlagen.

Die größte Bedeutung hat die Formel von v. BERTALANFFY (1934) gewonnen. Sie findet vor allem in der Fischereibiologie weitgehende Anwendung. Sie gestattet, das tierische Längenwachstum in außerordentlich guter Näherung zu berechnen, aus dem nach der allometrischen Formel auch das Gewichtswachstum zugänglich ist. Von den gleichen physiologischen Vorstellungen über das Wachstum ausgehend war schon PÜTTER (1920) zu prinzipiell der gleichen Lösung gekommen:

$$l_\tau = l_{\max} - (l_{\max} - l_0) \cdot e^{-k \cdot \tau} \quad (e = \text{Basis der natürlichen Logarithmen}) \quad (7)$$

Der weiteren Verbreitung der BERTALANFFY-Funktion hat ohne Zweifel zum Teil ihre etwas umständliche Handhabung im Wege gestanden, mit der nur wenige Biologen vertraut sind. So hat sie in der Medizin bislang keine Anwendung gefunden. An einer Zahlenreihe von QUETELET konnte ich (1964) indes zeigen, daß sie auch das menschliche Wachstum hervorragend wiedergeben kann. In der Humanphysiologie kommen verschiedene Formulierungen zur Anwendung. Allgemeinere Anerkennung hat die BACKMAN-Funktion (1931) gefunden, die primär die Wachstumsgeschwindigkeit (v) berechnet:

$$\log v = k_0 + k_1 \log \tau + k_2 (\log \tau)^2 \quad (8)$$

Da die BERTALANFFY-Funktion und meine neue – mit ihr nahezu konform gehende – Wachstumsformel der BACKMAN-Formel bei weitem überlegen ist, dürfte sie auch für die Darstellung des menschlichen Wachstums nur noch historischen Wert besitzen. Aus diesem Grunde möchte ich auch auf eine Besprechung der zahlreichen weiteren Wachstumsformeln verzichten.

Wenn trotz der zahlreichen Bemühungen bis heute das Problem der mathematischen Darstellung des tierischen Wachstums nicht befriedigend gelöst werden konnte, wird die Skepsis verständlich, die selbst bei Fachleuten um sich griff – ohne daß im einzelnen allerdings sachliche Argumente angeführt werden konnten (LINZBACH 1962). Hierbei hat man aber die Tatsache übersehen, daß wir in der BERTALANFFY-Funktion über einen Ausdruck verfügen, der nach meinen eigenen Erfahrungen den Anforderungen an einen mathematischen Ausdruck für das Wachstum schon sehr nahekommt. Ein Mangel bedeutet für sie die Beschränkung auf die Längendimension und damit auch die Unmöglichkeit, sie zur allometrischen Funktion in Beziehung zu setzen. Immerhin zeigt die BERTALANFFY-Formel – um des Autors eigene Worte zu gebrauchen –, „daß es prinzipiell möglich ist, für Gesamtvorgänge, die in ihren einzelnen Ereignissen der Analyse unzugänglich sind, Gesetzmäßigkeiten statistischer Art anzugeben“ (1934, p. 618).

Trotz der guten Wiedergabe von Wachstumsdaten kann man die Lösung von v . BERTALANFFY nicht als endgültig betrachten. Ich versuchte aus diesem Grunde im Rahmen der Wachstumsmathematik das gleiche Verfahren anzuwenden, das ich zur Aufstellung einer neuen biologischen Temperaturfunktion (1961) benutzt hatte, nämlich die graphische Analyse. Hierbei versucht man durch Variation der Koordinatenunterteilungen die Kurve mit unbekannter Funktion in eine Gerade zu überführen, die als solche leicht zu erkennen ist. Man setzt dann in der Gleichung einer Geraden

$$y = a + b \cdot x$$

die gewählten Koordinatenunterteilungen ein und erhält auf diese Weise die gesuchte Funktion. Dieses Verfahren ist nicht neu, es wurde aber offensichtlich nicht mit allen Möglichkeiten, die es einschließt, auf Wachstumskurven angewandt. Zu meiner großen Überraschung ergab sich die gleiche Lösung wie für die Temperaturfunktion.

Die neue Wachstumsformulierung scheint alle Forderungen zu erfüllen, die man im Augenblick an eine solche stellen kann und hat sich an zahlreichen Beispielen, über die in weiteren Mitteilungen berichtet werden soll, ausgezeichnet bewährt. In der vorliegenden Mitteilung sollen nur die wichtigsten Gesichtspunkte an einem Beispiel besprochen werden.

Ich war mir im klaren darüber, daß für eine mathematische Analyse das Wachstum der Fische das am besten geeignete Material sei. Außerdem verfügen wir über das Wachstum der Fische aus zahlreichen Untersuchungen über ein sehr umfangreiches Datenmaterial. Entscheidend für die Wahl des Fischwachstums als Untersuchungsobjekt war aber der Umstand, daß die Fische ein unbegrenztes Wachstum aufweisen und daher einfachere Verhältnisse bieten als Organismen, deren Wachstum bei Erreichen einer Endgröße zum Stillstand kommt.

Ableitung der Wachstumsfunktion am Beispiel von *Roccus americanus*

Grundsätzlich wäre zwar jede Wachstumsmessung zur Ableitung der Funktion geeignet gewesen. Da ich jedoch nicht nur das Wachstum einer einzelnen Dimension zu bearbeiten plante, kamen für die Analyse nur Arbeiten in Frage, die am gleichen Objekt Zahlen für das Längen- und Gewichtswachstum boten. Außerdem legte ich Wert auf getrennte Behandlung des Wachstums der beiden Geschlechter. Die Auswahl an geeigneten Untersuchungen war durch diese Bedingungen erheblich eingeschränkt. Auf der Suche nach einem geeigneten Zahlenmaterial stieß ich auf die umfangreiche Arbeit von MANSUETI (1961a) über die Biologie und Ökologie von *Roccus americanus*, die auch die benötigten Daten über das Wachstum dieses Fisches bringt. Es

Tabelle 1

Längen- und Gewichtswachstum des Fisches *Roccus americanus*. Berechnung des Gewichtes aus der allometrischen Beziehung mit dem mathematischen und dem theoretischen Wert für α (Nach MANSUETI 1961a)

Alters- klasse	Länge in cm	Gewicht in g	Gewicht berechnet	
			$\alpha = 2,503$ $b = 0,118$	$\alpha = 3,00$ $b = 0,032$
I	7,4	18,8	17,7	13,1
II	11,2	42,9	50,0	45,3
III	13,3	73,1	76,8	75,8
IV	14,8	108,2	100,6	104,5
V	16,1	140,8	124,1	134,5
VI	17,5	158,3	153,0	172,8
VII	19,7	188,8	205,7	246,4

handelt sich bei *R. americanus* um einen an den Küsten von Nordamerika sehr verbreiteten Serraniden. Der Auswertung lege ich die in MANSUETIS Tabellen 12, 13 und 14 angegebenen Durchschnittszahlen zugrunde. Der Verlauf der weiteren Bearbeitung des Problems erwies, daß ich mit der Wahl dieses Objektes einen sehr günstigen Griff getan hatte.

Trotz der großen Sorgfalt, die der Autor auf die Gewinnung seiner Zahlen verwandte, können die benutzten Durchschnittswerte nicht als ganz repräsentativ für das Wachstum seines Untersuchungsobjektes angesehen werden. Berechnet man nämlich aus den benutzten Zahlen die allometrischen Parameter der Längen-Gewichts-Bezie-

lung, so findet man für den Exponenten α für die Männchen den Wert 2,50 und für die Weibchen 2,73. MANSUETI gibt in Figur 6 seiner Arbeit auf Grund eines größeren Zahlenmaterials für α die Werte 3,023 und 3,123 an. Werte dieser Größe für α waren bei dem isometrischen Wachstum des Fisches zu erwarten. Auch wenn man von den errechneten Parametern ausgehend zurückrechnet, findet man Zahlen, die von den erwarteten stark abweichen. Noch ungünstiger fallen die Werte aus, wenn man für α

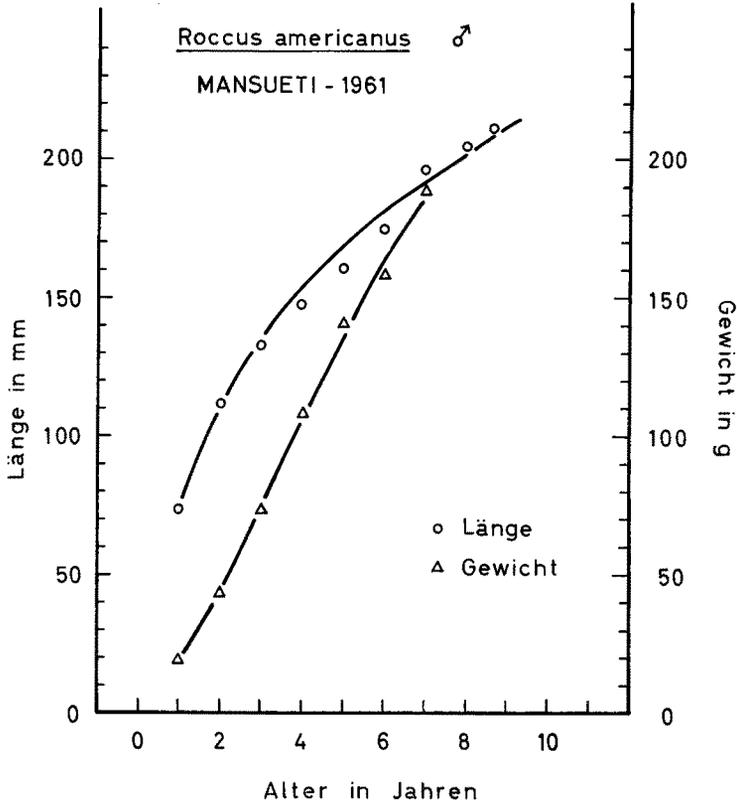


Abb. 1: Lineare Darstellung des Längen- und Gewichtswachstums der Männchen von *Roccus americanus* nach den Durchschnittswerten von MANSUETI (1961a)

den theoretischen Wert 3 einsetzt (Tab. 1). Die Wachstumsdaten von MANSUETI für *Roccus americanus* erfüllen also nicht exakt die nach zahlreichen bekannten Beispielen zu fordernde allometrische Beziehung zwischen Länge und Gewicht. Diese offensichtlichen Unstimmigkeiten in den Wachstumsdaten beeinträchtigten die mathematische Auswertung nicht erheblich. Der Anschluß an die Meßdaten war besser als auf dem Wege über die allometrische Funktion (Tab. 2 und 3). Es erklären sich hierdurch aber zwanglos einige weniger gute Werte.

Vor allem das Gewichtswachstum der Weibchen zeigt offensichtlich starke Unstetigkeiten. Wenn trotzdem der Exponent bei ihnen günstiger liegt, so beruht das

darauf, daß für ihre mathematische Auswertung eine größere Altersspanne zur Verfügung stand als bei den Männchen. Man muß aber bei allen Wachstumsmessungen mit einer gewissen Variabilität der Werte rechnen, die zum Teil als solche gegeben ist, aber auch auf Meßfehlern beruhen kann. Man muß bei ihnen mit Abweichungen bis zu 10 % vom wirklichen Wert rechnen.

Abbildung 1 gibt das Längen- und Gewichtswachstum der Männchen graphisch in linearer Darstellung wieder. Für das Längenwachstum zeigt sich eine einfache, schwach gekrümmte Kurve, die allerdings in der erfaßten Zeitspanne den asymptotischen Verlauf auf einen Maximalwert nicht erkennen läßt. Der maximale lineare Zuwachs – als solcher wird die Differenz zwischen zwei aufeinanderfolgenden Dimensionswerten bezeichnet – liegt offensichtlich im ersten Lebensjahr. Das Gewichtswachstum könnte – wie auch manche Autoren versucht haben – näherungsweise durch eine Gerade dargestellt werden, in Wirklichkeit zeigt es aber eine schwach S-förmig gebogene Kurve mit einem maximalen Zuwachs zwischen Altersstufe III und IV. Die Kurve für das Längenwachstum der Weibchen (Abb. 2) verläuft ähnlich wie die für die Männchen, dagegen zeigen die Gewichtswerte starke Abweichungen von dem erwarteten Verlauf, die bei dem vorliegenden isometrischen Wachstum mit den Längenwerten nicht vereinbar sind. Daher ist auch die Gewichtskurve der Weibchen für eine mathematische Auswertung wenig geeignet. Der scheinbar sehr unterschiedliche Verlauf der vier Wachstumskurven in Abbildung 1 und 2 macht die Schwierigkeit der Aufgabe deutlich, sie durch eine einheitliche mathematische Funktion wiederzugeben.

Wie oben betont, vermittelt eine logarithmische Wiedergabe von Wachstumsdaten in Gestalt der sogenannten relativen Wachstumskurve ein zutreffenderes Bild, als es die lineare Darstellung bietet. Sie liefert (Abb. 3) bei den Männchen sowohl für die Länge wie auch für das Gewicht einfach gekrümmte Kurven, die in der Jugend steil verlaufen und mit zunehmendem Alter immer flacher werden. Die relativen Wachstumskurven nehmen dadurch einen gleichmäßigeren Verlauf, daß in ihnen der Wendepunkt der linearen Darstellung entfällt und die bei den höheren Altersstufen größeren linearen Abweichungen durch die prozentuale Darstellung kleiner werden. Dafür fallen aber im Beginn der Kurve geringe Abweichungen, die bei der linearen Darstellung nicht mehr sichtbar werden, um so mehr ins Gewicht. Die relative Wachstumskurve läßt aber deutlich zwei wesentliche Grundtatsachen erkennen: nämlich erstens, daß das Wachstum bezogen auf die gegebene Dimension mit zunehmendem Alter kontinuierlich abnimmt und daß es zweitens einem maximalen Endwert zustrebt.

Die Kurve für das relative Längenwachstum der Weibchen (Abb. 4) verläuft etwas oberhalb und recht genau parallel zur Kurve für die Männchen. Die Gewichtskurve weist auch wieder die schon in der linearen Darstellung auffallenden Unstetigkeiten auf. Es ist aber bekannt, daß Gewichtsdaten leichter erheblicheren Störungen unterworfen sind.

Auch die logarithmischen Wachstumskurven lassen nicht ohne weiteres die ihnen zugrunde liegende Funktion erkennen. Um zu diesem Ziel zu gelangen, versuchen wir – wie oben ausgeführt – durch Variation der Koordinatenteilungen die Kurven in Geraden zu überführen. Die Möglichkeit hierzu gibt eine Stauchung der Koordinatenteilungen. In der Funktion von v. BERTALANFFY wird die Stauchung dadurch erreicht, daß auf der Ordinate nicht die Logarithmen der jeweiligen Dimension abgetragen

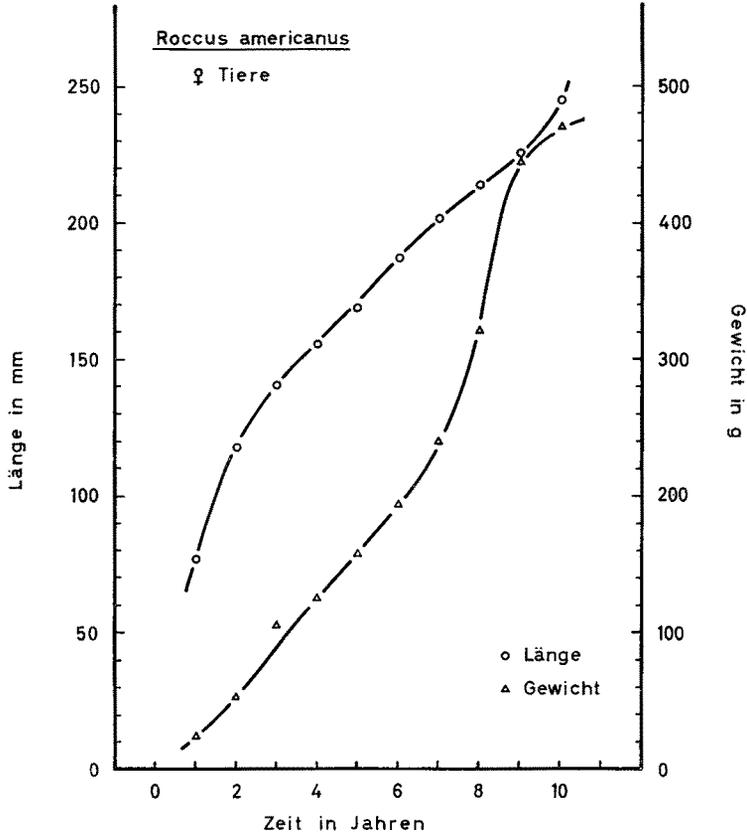


Abb. 2: Lineare Darstellung des Längen- und Gewichtswachstums der Weibchen von *Roccus americanus*. Durchschnittswerte von MANSUETI (1961a). Die Gewichtsangaben liefern eine sehr unregelmäßige Kurve.

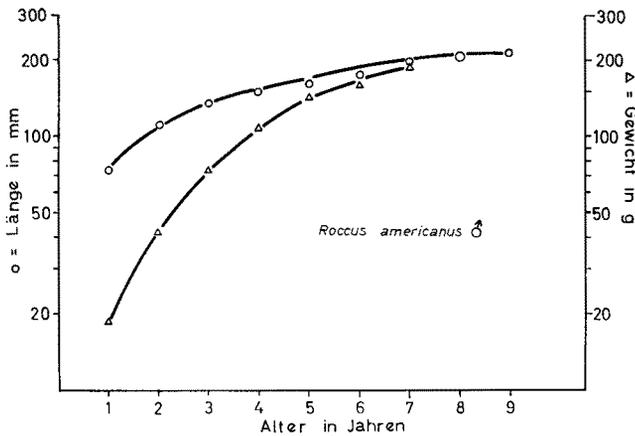


Abb. 3: Wiedergabe der Logarithmen von Länge und Gewicht als Funktion des linearen Zeitwertes (relative Wachstumskurve) für die Männchen von *Roccus americanus*

werden, sondern der Logarithmus der Differenz zwischen der bestehenden Größe und der Endgröße, die näherungsweise mit beobachteten Maximaldimensionen zusammenfällt. Die Ordinate gibt bei dieser Art der Darstellung für den linearen Zeitwert die Größe des noch nicht realisierten Wachstums an, das mit zunehmendem Alter immer geringer wird.

Die zweite Möglichkeit, die Kurven in Geraden zu überführen, gibt eine Stauchung der Zeitwerte auf der Abszisse, bei der die gleichen Zeitwerte mit zunehmendem

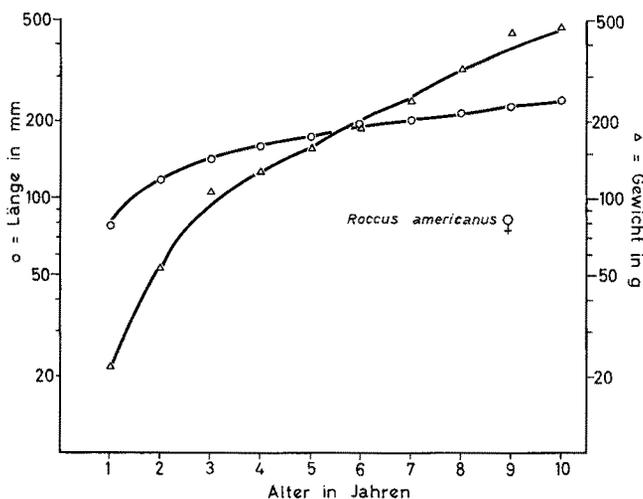


Abb. 4: Wiedergabe der Logarithmen von Länge und Gewicht der Weibchen von *Roccus americanus* als Funktion des linearen Zeitwertes. Auch in dieser Form der Darstellung weist die Gewichtskurve vom normalen Verlauf abweichende Unstetigkeiten auf

Alter sich graphisch verkürzen. Man erreicht hierdurch, daß die einzelnen Kurvenstücke zunehmend steiler werden – trotz der Verminderung des Zuwachses – und im Idealfall die Kurve in eine Gerade überführen.

Grundsätzlich ist dieses Verfahren von FRIEDENTHAL (1914; zitiert nach SCHMALHAUSEN 1928) angewandt worden, indem er an die Stelle der linearen Zeiteinteilung eine logarithmische benutzte. MURRAY (1925) und SCHMALHAUSEN (1927) legten dieses Prinzip ihren Wachstumsformulierungen zugrunde. Seine Anwendung läuft auf die Darstellung des Wachstums in einem doppelt logarithmisch unterteilten Koordinatensystem hinaus. Abbildung 5 zeigt sie für das Längenwachstum der Weibchen von *Roccus americanus*. Man erkennt, daß sich auf diese Weise die Meßpunkte schon recht gut in der Nähe einer Geraden anordnen lassen. Gegebenenfalls kann man durch einen additiven Zeitwert, um den das Alter erhöht oder vermindert wird, die Wachstumskurve über der Abszissentheilung verschieben und dadurch eine noch bessere Wiedergabe erreichen. Im vorliegenden Fall erbrachte dieses Verfahren keine Verbesserung. In der Literatur fand ich auch keinen Weg zur exakten Berechnung dieses additiven Zeitwertes. Vom mathematischen Standpunkt betrachtet hat die Funktion von MURRAY den Nachteil, daß sie die offensichtlich gegebene asymptotische Annäherung des Wachs-

tums an eine Maximaldimension nicht wiedergibt und ein unbegrenztes Wachstum zuläßt.

Wenn auch die doppellogarithmische Darstellung der Wachstumswerte graphisch schon ein recht befriedigendes Ergebnis zeitigte, so erschien es mir doch erforderlich, die erstrebte Stauchung der Abszissenteilung noch auf anderem Wege zu versuchen. Man kann sie nämlich auch dadurch erreichen, daß man die reziproken Zeitwerte

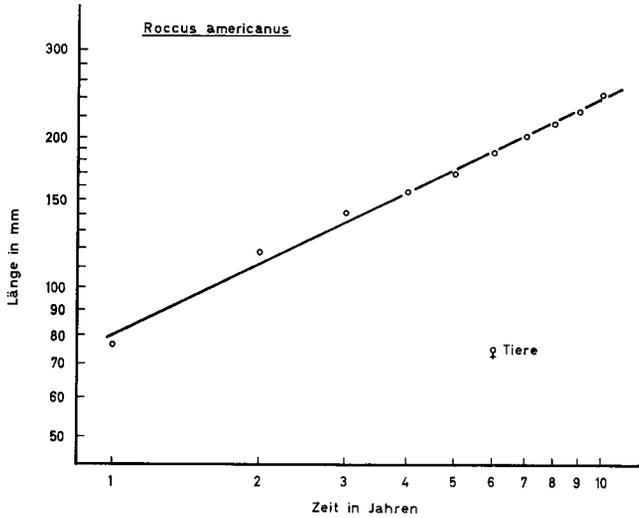


Abb. 5: Darstellung des Längenwachstums der Weibchen von *Roccus americanus* entsprechend der Wachstumsfunktion von MURRAY (1925). Die Logarithmen der Länge stehen auf der Abszisse den Logarithmen des Alters gegenüber

benutzt. Dieses Verfahren erwies sich als außerordentlich erfolgreich. Der Quotient $\frac{1}{\tau}$ wird um so kleiner, je höher der Zeitwert ist. Graphisch ergibt er also auch eine Stauchung der Abszissenteilung. Stellt man die Logarithmen der Dimension einfach den reziproken Altersdaten gegenüber, so erhält man im allgemeinen eine Kurve, deren Krümmungssinn entgegengesetzt dem der relativen Wachstumskurve ist. Man kann nun (KRÜGER 1961) die Stärke der Kurvenkrümmung dadurch variieren, daß man zu dem von mir mit χ bezeichneten Alter einen konstanten Zeitwert addiert, für den ich das Symbol ξ benutze. Man trägt auf der Abszisse die Werte $\frac{1}{\chi + \xi}$ auf. Näherungsweise kann man nun den Wert von ξ graphisch bestimmen, indem man empirisch verschiedene Werte einsetzt, bis man eine möglichst gleichmäßige Anordnung der Wachstumsdaten zu beiden Seiten einer Geraden erreicht hat.

Der für *Roccus americanus* zutreffende ξ -Wert ist zirka 2. Man setzt also für einjährige Fische den Wert $\frac{1}{1+2} = \frac{1}{3}$ ein, für zweijährige Fische den Wert $\frac{1}{2+2} = \frac{1}{4}$, für dreijährige Fische den Wert $\frac{1}{3+2} = \frac{1}{5}$ etc. Für die graphische Darstellung verwandelt man die Bruchzahlen in Dezimalbrüche und teilt die linear unterteilte Ab-

szisse, in unserem Falle bei 0,333 beginnend, in passende Abschnitte ein, wobei bei der üblichen Darstellung von Wachstumskurven $\frac{1}{\infty} = 0$ die rechte Begrenzung der Abszissenunterteilung bildet. In der so geschaffenen Abszissenunterteilung trägt man an den entsprechenden Punkten die reziproken Alterswerte ein. Bei Benutzung eines semi-

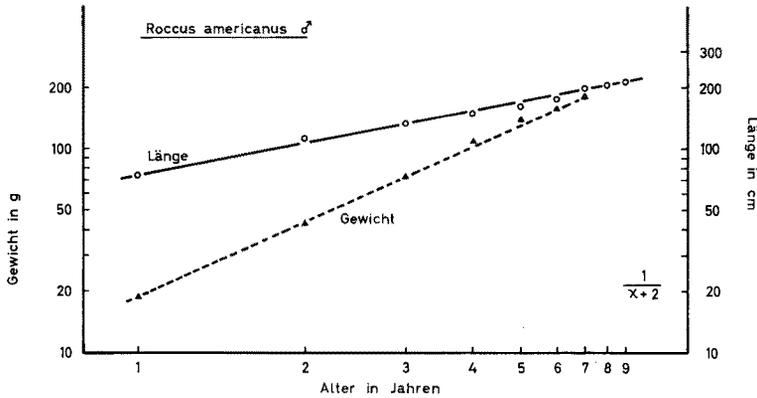


Abb. 6: Darstellung der Logarithmen von Länge und Gewicht der Männchen von *Roccus americanus* entsprechend der neuen Funktion. Auf der Abszisse stehen die um 2 erhöhten reziproken Alterswerte. Die Meßpunkte liegen für beide Dimensionen in guter Näherung auf einer Geraden

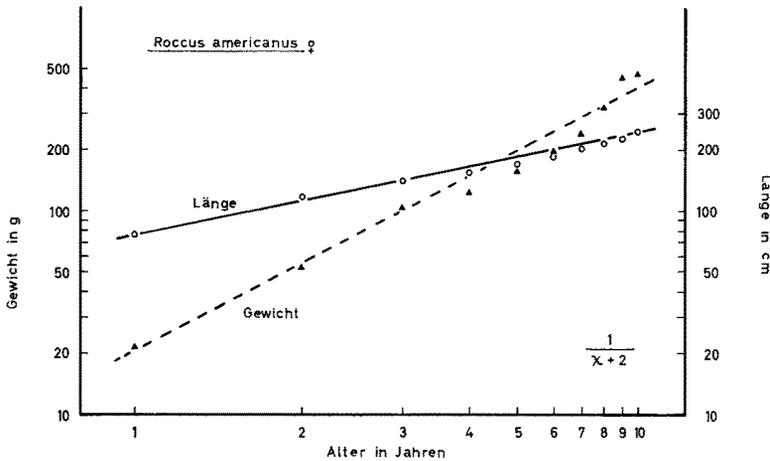


Abb. 7: Anwendung der gleichen Darstellung wie in Abbildung 6 auf Länge und Gewicht der Weibchen. Die Werte für die Länge lassen sich recht gut darstellen, das Gewicht zeigt vor allem in den höheren Altersstufen eine erhebliche Streuung um die Ausgleichsgerade

logarithmischen Koordinatenpapiers kann man auf der Ordinate direkt den Logarithmus der Dimension abgreifen. In Abbildung 11 (p. 110) ist das Prinzip der graphischen Darstellung ausführlicher wiedergegeben.

Das graphische Verfahren zur Bestimmung von ξ ist nicht so umständlich, wie es nach der Beschreibung erscheinen mag, da man aus dem Krümmungssinn der Kurve

sofort erkennen kann, ob man einen zu hohen oder zu niedrigen Wert eingesetzt hat. Öffnet sich die Kurve – wie bei der relativen Wachstumskurve – nach unten, so hat man einen zu hohen ξ -Wert eingesetzt, öffnet sie sich nach oben, so war der ξ -Wert zu niedrig. Es ist bei diesem Vorgehen auch nicht erforderlich, immer wieder eine neue Abszissentheilung anzufertigen, da die Reziproken-Reihe $\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{1}{4}$ etc. immer gleich bleibt und man nur die Zeiteinteilung auf dieser Reihe nach rechts oder links zu verschieben braucht, um mit einem anderen ξ -Wert zu operieren. Auf die rechnerische Bestimmung von ξ aus den Meßdaten komme ich im nächsten Abschnitt zu sprechen.

Die Abbildungen 6 und 7 zeigen, daß man in der geschilderten Weise mit dem um 2 erhöhten Einsatzwert die Wachstumsdaten von *R. americanus* wesentlich besser durch eine Gerade darstellen kann als in einem doppeltlogarithmischen Koordinatensystem. Auch rechnerisch erwies sich dieser Weg als günstiger. Der Wert 2, der zum Alter zu addieren ist, war sowohl für die Länge wie auch für das Gewicht gültig und für beide Geschlechter gleich. Die Wiedergabe des Gewichtes der Weibchen fiel allerdings aus den oben erwähnten Gründen nicht ganz so befriedigend aus. Offensichtlich war auf diese Weise aus den grundsätzlich so verschieden erscheinenden Kurven mit der Größe ξ eine mathematisch für die Wachstumsprozesse von *R. americanus* bedeutungsvolle Größe erfaßt worden.

Aus der graphischen Darstellung ergab sich für das Wachstum dieses Fisches die Formel:

$$\log d\chi = \text{const}_1 - \frac{1}{\chi + \xi} \cdot \text{const}_2$$

Setzt man für χ den Wert ∞ ein, wird der Bruch = 0, und damit entfällt das zweite Glied. const_1 ist also die Dimension bei unbegrenztem Wachstum. Wir setzen für sie aus Gründen der Zweckmäßigkeit $\log D_{\max}$ ein, ebenso für const_2 $\log N$. D bedeutet die Länge oder das Gewicht. Der gewonnene Ausdruck lautet dann:

$$\log d\chi = \log D_{\max} - \frac{1}{\chi + \xi} \cdot \log N \tag{9a}$$

oder in algebraischer Schreibung:

$$d\chi = \frac{D_{\max}}{\frac{1}{N\chi + \xi}} \tag{9b}$$

Als e-Funktion hat die Formel die Gestalt:

$$d\chi = D_{\max} \cdot e^{-\frac{\ln N}{\chi + \xi}} \tag{9c}$$

In der Funktion bedeuten: $d\chi$ die Dimension – Länge oder Gewicht – im postnatalen Alter χ , ξ ist der additive Alterswert, D_{\max} die asymptotisch erreichbare Endgröße der relativen Wachstumskurve; $\log N$ ist ein Ausdruck für die Kurvensteigung.

Die am Beispiel von *Roccus americanus* rein mathematisch beschreibend durchgeführte Analyse des Wachstums hat – wie sich in der Zwischenzeit erwiesen hat – zu einer allgemein anwendbaren Wachstumsformel geführt. Angesichts der wichtigen Rolle, die die Funktion in Zukunft bei der Beschreibung und Analyse von Wachstumsvorgängen spielen wird und der geringen Erfahrung der meisten Biologen in der Handhabung mathematischer Formeln, bin ich ausführlicher auf ihre Gewinnung ein-

gegangen. Auch im folgenden werde ich die durchzuführenden Rechenoperationen an einzelnen Beispielen erklären.

Bestimmung der Parameter

Für die praktische Arbeit und Auswertung ist die Bestimmung der in einer Funktion enthaltenen Parameter unerlässlich, und es sollen daher zunächst hierbei angewandte Verfahren behandelt werden.

Unter den Biologen besteht das Bestreben, quantitative Beziehungen möglichst durch einzelne Kennzahlen wiederzugeben. Das ist im allgemeinen jedoch kaum möglich, wir werden aber sehen, daß die neue Funktion diesen Wunsch in gewissen Grenzen erfüllt. Bei den Wachstumskurven handelt es sich um komplizierte Exponentialfunktionen, für deren Beschreibung drei Parameter das Minimum sind. Es ist eher erstaunlich, daß es möglich ist, den scheinbar so grundverschiedenen Verlauf der Kurven mit dem minimalen Aufwand an Kennzahlen in guter Näherung darzustellen.

Die Schwierigkeit der Berechnung ist ein wichtiger Gesichtspunkt für die Brauchbarkeit einer Funktion. Die Handhabung der BERTALANFFY-Formel ist nicht ganz einfach, noch schwieriger ist sie bei der GOMPERTZ-Funktion. Man kann aber auch nicht erwarten, daß eine Exponentialfunktion ohne einigen Aufwand an Rechenarbeit gelöst werden kann. Diese bleibt jedoch bei der neuen Funktion unter Verwendung von Rechenmaschinen in erträglichen Grenzen. Die meisten Biologen scheuen heute noch diese Arbeit, die letzten Endes aber auch nicht mehr Zeit erfordert, als Mikrotomschnitten, Färben oder gar statistische Auswertungen.

Die graphische Methode

Prinzipiell wichtig und schnell ist die oben ausführlicher behandelte graphische Methode, die ja auch zur Aufstellung der neuen Funktion führte. Der mit ihr gewonnene ξ -Wert bildet dann die Grundlage für die beiden anderen Parameter. Die graphische Methode zur Bestimmung von ξ liefert numerisch nicht sehr exakte Zahlen. Wir werden aber sehen, daß der Wert von ξ nicht sehr kritisch ist; man kann ξ erheblich variieren, ohne daß sich bei der Berechnung stärkere Abweichungen von den Beobachtungsdaten ergeben. Mit ξ ändern sich nämlich auch zwangsläufig die Werte für D_{\max} und $\log N$. Hierdurch kann man auch bei einem vom Optimum abweichenden ξ -Wert noch einen guten Anschluß an die Meßwerte erreichen.

Die graphische Bestimmung von ξ kann etwas umständlicher werden, wenn man keine Vorstellung von seiner Größenordnung hat. Die in vielen Fällen sehr gute Näherung der theoretischen zu den beobachteten Werten läßt häufig eine einfache rechnerische Bestimmung von ξ aus drei Kurvenpunkten zu, die sehr schnell durchzuführen ist, aber nur als grobe Näherung angesehen werden darf. Es hat mir dieses Verfahren aber schon viele gute Dienste geleistet. Da die Funktion drei Parameter enthält, benötigt man zu ihrer Bestimmung drei Gleichungen für drei Kurvenpunkte. Man greift hierzu drei Wertpaare heraus, von denen zwei im allgemeinen die Endpunkte der

Wachstumsreihe bilden, den dritten wählt man aus dem Bereich der stärksten Kurvenkrümmung, im allgemeinen die Dimension im zweiten oder dritten Altersstadium. Für die drei Punkte gelten die Gleichungen:

a) $\log y_1 = \log D - 1/(\chi_1 + \xi) \cdot \log N$

b) $\log y_2 = \log D - 1/(\chi_2 + \xi) \cdot \log N$

c) $\log y_3 = \log D - 1/(\chi_3 + \xi) \cdot \log N$

Wir subtrahieren Gleichung b von Gleichung a und Gleichung c von Gleichung b:

$$\log y_1 - \log y_2 = (1/(\chi_2 + \xi) - 1/(\chi_1 + \xi)) \cdot \log N$$

$$\log y_1 - \log y_3 = (1/(\chi_2 + \xi) - 1/(\chi_3 + \xi)) \cdot \log N$$

Die beiden Differenzen werden durcheinander dividiert:

$$\frac{\log y_1 - \log y_2}{\log y_1 - \log y_3} = \frac{\frac{1}{\chi_2 + \xi} - \frac{1}{\chi_1 + \xi}}{\frac{1}{\chi_3 + \xi} - \frac{1}{\chi_1 + \xi}}$$

auf der rechten Seite erweitern wir mit $(\chi_1 + \xi)$

$$\frac{\frac{\chi_1 + \xi}{\chi_2 + \xi} - 1}{\frac{\chi_1 + \xi}{\chi_3 + \xi} - 1} = \frac{(\chi_1 + \xi) - (\chi_2 + \xi)}{(\chi_1 + \xi) - (\chi_3 + \xi)}$$

Nach Auflösung der Klammer fällt im Zähler jeweils ξ fort:

$$= \frac{\chi_1 - \chi_2}{\chi_2 + \xi} = \frac{\chi_1 - \chi_3}{\chi_3 + \xi}$$

Zur Vereinfachung setzen wir:

$$\frac{\log y_1 - \log y_2}{\log y_1 - \log y_3} = A \quad \text{und} \quad \frac{\chi_1 - \chi_2}{\chi_1 - \chi_3} = B$$

und erhalten:

$$\frac{A}{a} = \frac{\frac{B}{\chi_2 + \xi}}{\frac{b}{\chi_3 + \xi}} = \frac{B (\chi_3 + \xi)}{b (\chi_2 + \xi)}$$

$$Ab (\chi_2 + \xi) = aB (\chi_3 + \xi)$$

$$Ab \chi_2 - aB \cdot \chi_3 = \xi \cdot (aB + Ab)$$

$$\xi = \frac{Ab\chi_2 - aB\chi_3}{aB + Ab} \tag{10}$$

Die sehr einfache Berechnung sei am Beispiel des Längenwachstums der Männchen von *R. americanus* durchgeführt. Wir wählen hierfür folgende drei Wertpaare: die

größten Fische von 9 Jahren mit einer Länge von 212 mm. Ihre Symbole erhalten den Index 1. Die Altersklasse I hat eine Länge von 74 mm, sie erhält als Index 3. Als dritte Altersstufe wählen wir den Bereich des starken Jugendwachstums, und zwar die Altersklasse III mit einer Länge von 133 mm. Ihr Index ist 2.

$$\begin{array}{ll} y_1) \log 212 = 2,3263 & \chi_1 = 9 \\ y_2) \log 133 = 2,1239 & \chi_2 = 3 \\ \hline & A = 0,2024 \quad B = 6 \end{array} \qquad \begin{array}{ll} y_1) \log 212 = 2,3263 & x_1 = 9 \\ y_3) \log 74 = 1,8692 & \chi_3 = 1 \\ \hline & a = 0,4571 \quad b = 8 \end{array}$$

Die Werte setzen wir in Gleichung (10) ein:

$$\xi = \frac{0,2024 \cdot 8 \cdot 3 - 0,4571 \cdot 6 \cdot 1}{0,4571 \cdot 6 - 0,2024 \cdot 8} = \frac{2,1150}{1,1234}$$

$$\xi = 1,88 \quad (\text{der mathematisch richtige Wert ist } 2,12)$$

Die Bestimmung von ξ aus drei Kurvenpunkten setzt voraus, daß die gewählten Werte in der Nähe der theoretischen Kurve liegen und führt auch dann nur zu groben Näherungen. Weichen die gewählten Punkte erheblich von der idealen Kurve ab, so verursachen sie natürlich starke Fehler. Es ist daher empfehlenswert, zunächst die relative Wachstumskurve zu zeichnen und an ihr den stetigen Verlauf der Meßdaten zu prüfen. Gegebenenfalls kann man aber auch nach Augenmaß die Kurve in Anlehnung an die Daten zeichnen und auf ihr liegende Punkte zur Berechnung benutzen. Die sehr schnell durchzuführende Bestimmung gestattet aber auch, mehrere Zahlenkombinationen durchzurechnen und auf diese Weise zu erkennen, ob man stark abweichende Werte wählte. Trotzdem kommt dem Verfahren zur Bestimmung von ξ nur orientierende Bedeutung im Zusammenhang mit der graphischen Methode zu. Hat man in der geschilderten Weise größenordnungsmäßig ξ bestimmt, kann man für eine schnelle Orientierung auch die beiden anderen Parameter näherungsweise leicht berechnen. Wie unschwer aus der graphischen Darstellung in Abbildung 11 zu erkennen ist, ergibt sich die Steigung der Geraden zu

$$\log N = \frac{\log y_1 - \log y_2}{1/(\chi_2 + \xi) - 1/(\chi_1 + \xi)}$$

Man wählt zwei möglichst weit auseinanderliegende Wertpaare (evtl. auch Punkte, die auf der Ausgleichgeraden liegen). Die Differenz ($\log y_1 - \log y_3$) hatten wir schon bei der ξ -Bestimmung benötigt. Sie beträgt: 0,4571. Für den Nenner erhalten wir, indem wir für ξ den abgerundeten Wert 1,9 einsetzen:

$$\frac{1}{1 + 1,9} - \frac{1}{9 + 1,9} = 0,3448 - 0,0917$$

$$\log N = \frac{0,4571}{0,2531} = 1,806$$

L_{\max} berechnet sich für die einzelnen Wertpaare nach

$$\log L_{\max} = \log y + \frac{\log N}{\chi + \xi}$$

Für Jahresklasse IX ist L_{\max} also:

$$\begin{aligned} \log L_{\max} &= 2,3263 + \frac{1,8061}{10,9} \\ \log L_{\max} &= 2,4920 \end{aligned}$$

In Tabelle 2 sind die auf diese Weise berechneten L_{\max} -Werte wiedergegeben, die für alle Größen sehr konstant sind. Die Tabelle enthält dann noch die aus diesen Parametern berechneten Längen den Meßwerten gegenübergestellt. Die Abweichung erreicht nur in einem Falle 5,5 %, so daß man die Wiedergabe der Meßdaten von MANSUETI auch mit den näherungsweise berechneten Parametern als befriedigend ansehen kann.

Trotz des bewußt zu niedrig gewählten ξ -Wertes und des nur ungefähr zutreffenden Wertes für $\log N$ schwanken die Werte für L_{\max} nur in engen Grenzen. Es findet sich allerdings eine systematische Verringerung der Werte bei den mittleren Altersklassen. Das ist die Folge des zu niedrig gewählten ξ -Wertes. Bei einem zutreffenden ξ -Wert erhält man neben einer besseren Konstanz von L_{\max} auch eine gleichmäßigere Streuung. Die Berechnung der D_{\max} -Werte, die sehr einfach durchzuführen ist, dient also gleichzeitig als eine wichtige Kontrolle für die Richtigkeit der eingesetzten Parameter.

Näherungsweise kann man D_{\max} auch der graphischen Darstellung entnehmen. Verlängert man die Ausgleichsgerade bis zum Wert 0 auf der Abszisse, so stellt der Schnittpunkt mit der Ordinate den Wert D_{\max} dar (Abb. 11).

Will man mathematisch exakt zu einem vorgegebenen ξ -Wert aus der Gesamtheit der Meßwerte $\log N$ und D_{\max} berechnen, so benutzt man den Ansatz zur Berechnung der Regressionsgeraden der allometrischen Formel. Man setzt in diesem Falle für $\log x$ die Werte $\frac{1}{\chi + \xi}$ für die einzelnen Altersstufen ein.

Berechnung nach GILLBRICHT

Die vorgeschriebenen einfachen Wege zur Parameterbestimmung haben nur orientierende Bedeutung in Verbindung mit der graphischen Darstellung. Eine befriedigende Berechnung kann nur auf einem Verfahren beruhen, das alle gegebenen Meßpunkte berücksichtigt und bei dem die Parameter so gewählt sind, daß das Quadrat der Summe der Abweichungen von den Meßwerten zum Minimum wird. Hierbei dürfen nicht die Abweichungen der linearen Werte zugrunde gelegt werden, sondern ihre Logarithmen, um in allen Bereichen der Wachstumskurve die gleiche prozentuale Genauigkeit zu erhalten.

$$\sum \left(\log y_{\chi} - \log \frac{D_{\max}}{\frac{1}{N\chi + \xi}} \right)^2 = \text{Min.} \tag{13}$$

Herrn Kollegen Dr. M. GILLBRICHT verdanke ich eine Lösung dieses mathematischen Problems, die er nach einigen weniger günstigen Vorschlägen entwickelte. Sie lieferte sehr gute Näherungswerte, die auch als Ausgang bei der elektronischen Berechnung dienen. Zur Vereinfachung der Formelschreibung werden gesetzt:

$$\begin{array}{ll} y = \log y & b = -\log N \\ x = \chi & c = \xi \\ a = \log D_{\max} & n = \text{Anzahl der Wertpaare} \end{array}$$

Tabelle 2

Berechnung des Längenwachstums der Männchen von *Roccus americanus* unter Zugrundelegung des Schätzwertes 1,9 für ξ ; $\log N = 1,806$; für $\log D_{\max}$ wurde der Mittelwert der Einzelbestimmungen eingesetzt. Berechnung der Längen aus den nach dem GILBRICHT-Verfahren ermittelten Näherungswerten für die drei Parameter

χ Alters- klasse	$\log l$ mm	$\frac{1,806}{\chi+1,9}$	$\log L_{\max}$	Länge ge- messen	Länge be- rechnet	Fehler o/o	$\xi = 2,33; \log N = 2,109;$ $\log L_{\max} = 2,5112$		
							$\log L_{\max}$	Länge berechnet	Fehler o/o
1	1,8692	0,6228	2,4920	74	73,4	0,8	2,5025	75,5	2,0
2	2,0492	0,4631	2,5123	112	106	5,4	2,5363	106	5,4
3	2,1239	0,3686	2,4925	133	132	0,8	2,5196	129	3,0
4	2,1703	0,3061	2,4764	148	152	2,6	2,5035	151	2,0
5	2,2068	0,2617	2,4685	161	169	5,0	2,4945	167	3,7
6	2,2430	0,2286	2,4716	175	182	4,0	2,4962	181	3,4
7	2,2945	0,2029	2,4974	197	193	2,1	2,5205	193	2,1
8	2,3118	0,1824	2,4942	205	202	1,5	2,5160	203	1,0
9	2,3263	0,1657	<u>2,4920</u>	212	210	0,9	2,5124	211	0,5
			$\bar{\phi} =$ 2,4885						

Durch Einsetzen dieser Symbole erhält man für das Wachstum die lineare Gleichung:

$$y = a + \frac{b}{\chi + \xi}$$

Durch partielle Differentiation, die hier nicht wiedergegeben werden soll, resultieren für die drei Parameter drei Gleichungen:

(A)

$$\Sigma(x^2y) - \frac{\Sigma x}{n} \Sigma(xy) = a \left(\Sigma x^2 - \frac{\Sigma x}{n} \cdot \Sigma x \right) - c \left(\Sigma(xy) - \frac{\Sigma x}{n} \Sigma y \right)$$

(B)

$$\Sigma(xy^2) - \frac{\Sigma y}{n} \Sigma(xy) = a \left(\Sigma(xy) - \frac{\Sigma y}{n} \Sigma x \right) - c \left(\Sigma y^2 - \frac{\Sigma y}{n} \Sigma y \right)$$

(C)

$$b = \frac{\Sigma(xy)}{n} + c \frac{\Sigma y}{n} - a \frac{\Sigma x}{n} - a \cdot c \quad (14 \text{ A-C})$$

Die Gleichungen A und B enthalten als Unbekannte nur a und c. Durch Multiplikation mit den geeigneten Faktoren bringt man das eine oder andere unbekanntes Glied zum Fortfall und erhält auf diese Weise die beiden Größen a und c, also $\log D_{\max}$ und ξ . Die hierfür erhaltenen Werte setzt man in Gleichung C ein und findet so den negativen Wert für $\log N$. Die Berechnung soll anhand eines praktischen Beispiels durchgeführt werden. Zunächst ermittelt man die Summenwerte für: y, x, xy, x^2 , y^2 , x^2y und xy^2 entsprechend Tabelle 3. Die erhaltenen Summenwerte setzt man dann in die Gleichungen 14 A-C ein.

Tabelle 3

Anordnung für die Berechnung der nach dem GILLBRICHT-Verfahren benötigten Summenwerte.

Länge der Männchen von *Roccus americanus*. $n = 9$, $\frac{\sum x}{n} = 5$, $\frac{\sum y}{n} = 2,17722$

Alters- gruppe x	x ²	(log l) y	xy	x ² y	y ²	xy ²
1	1	1,86923	1,86923	1,86923	3,49402	3,49402
2	4	2,04922	4,09844	8,19688	4,19930	8,39860
3	9	2,12385	6,37155	19,11465	4,51074	13,53222
4	16	2,17026	8,68104	34,72416	4,71003	18,84011
5	25	2,20683	11,03415	55,17075	4,87010	24,35049
6	36	2,24304	13,45824	80,74944	5,03123	30,18737
7	49	2,29447	16,06129	112,42903	5,26459	36,85215
8	64	2,31175	18,49400	147,95200	5,34419	42,75350
9	81	2,32634	20,93706	188,43354	5,41186	48,70672
$\sum x = \sum x^2 =$	$\sum y =$	$\sum xy =$	$\sum x^2y =$	$\sum y^2 =$	$\sum xy^2 =$	
45 285	19,59499	101,00500	648,63968	42,83606	227,11518	

$$(A) \quad \left. \begin{aligned} \sum x^2y &= 648,63968 \\ \frac{\sum x}{n} \cdot \sum (xy) &= 505,02500 \end{aligned} \right\} - \left. \begin{aligned} \frac{\sum x^2}{n} \cdot \sum x &= 225 \\ \frac{\sum x}{n} \cdot \sum y &= 97,97495 \end{aligned} \right\} -$$

$$\frac{143,61468}{a \cdot 60} = \frac{101,00500}{c \cdot 3,03005}$$

$$(B) \quad \left. \begin{aligned} \sum xy^2 &= 227,11518 \\ \frac{\sum y}{n} \cdot \sum xy &= 219,91011 \end{aligned} \right\} - \left. \begin{aligned} \frac{\sum y^2}{n} \cdot \sum y &= 42,83606 \\ \frac{\sum y}{n} \cdot \sum y &= 42,66260 \end{aligned} \right\} -$$

$$\frac{7,20507}{a \cdot 3,03005} = \frac{0,17346}{c \cdot 0,17346}$$

Wir erweitern zunächst Gleichung B mit $\frac{60}{3,03005} = 1,98017$:

$$(A) \quad \left. \begin{aligned} 143,61468 &= 60a - 3,03005 c \\ 142,67263 &= 60a - 3,43480 c \end{aligned} \right\} -$$

$$\frac{0,94205}{0,40475} = \frac{0,4205}{0,40475} = 2,327$$

Anschließend erweitern wir Gleichung B mit $\frac{3,03005}{0,17346} = 17,4683$:

$$(A) \quad \left. \begin{aligned} 143,61468 &= 60a - 3,03005 c \\ 125,86032 &= 52,928 - 3,03005 c \end{aligned} \right\} -$$

$$\frac{17,75436}{17,75436} = \frac{7,0702}{17,75436} \cdot a$$

$$a = \log L_{\max} = 2,5112$$

Die für a und c berechneten Werte werden in Gleichung c eingesetzt und wir erhalten für:

$$\begin{aligned} -b &= \frac{101,005}{9} + 2,327 \cdot 2,17722 - 2,511 \cdot 5 - 2,327 \cdot 2,511 \\ &= 11,2228 + 5,0664 - 12,5550 - 5,8431 \\ b &= \log N = 2,1089 \end{aligned}$$

Das Verfahren stellt die Berechnung einer Regressionsgeraden dar und gilt strenggenommen nur für den Fall, daß die Wertpaare genau der Funktion folgen. Stärker von dem Erwartungswert abweichende Zahlen, wie sie in Wachstumsdaten fast immer enthalten sind, stören die Berechnung. Aus diesem Grund erfüllen die auf diese Weise berechneten Parameter nicht vollkommen die Forderung des Minimumquadrates.

Durch die im Verlauf der Berechnung erfolgende Differenzbildung aus zum Teil sehr hohen Summenwerten fällt ein großer Teil der vor dem Komma stehenden Zahlen fort, und es verbleiben vielfach nur die hinter dem Komma stehenden Zahlen. Die Berechnung ist daher abhängig von der Stellenzahl der eingesetzten Logarithmen. Im allgemeinen scheinen aber fünfstellige Logarithmen ausreichend zu sein. Noch höhere Stellenzahlen erfordern bei Benutzung von Digitalrechenmaschinen einen erheblich höheren Rechenaufwand, ohne wesentlich bessere Resultate zu liefern.

Die GILLBRICHT-Berechnung führt – wie bereits betont – nur zu Näherungswerten. Will man den für alle Auswertungen ausschlaggebenden Wert von ξ exakt bestimmen, so variiert man diesen Näherungswert nach oben und unten und bestimmt zu jedem der eingesetzten ξ -Werte aus den Meßdaten die beiden anderen Parameter, und zwar nach dem auch für die Allometrieberechnung angewandten Ansatz für die Regressionsgerade:

$$-\log N = \frac{\sum(xy) - \frac{\sum x \sum y}{n}}{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}} \quad (15a)$$

$$a = \frac{\sum y - b \cdot \sum x}{n} \quad (15b)$$

Für y setzt man die Logarithmen der Dimensionswerte der einzelnen Altersstufen ein, für x die entsprechenden reziproken Zeitwerte $\frac{1}{\gamma + \xi}$ mit dem zu prüfenden ξ . Auf diesem Wege ermittelt man, bei welchem ξ -Wert die Bedingungen einer minimalen quadratischen Abweichung erfüllt sind. Rechnerisch einfacher ist es, ξ auf eine minimale Streuung von D_{\max} einzustellen. Bei dem durchweg engen Anschluß der errechneten Werte an die Wachstumsdaten habe ich im Rahmen dieser Arbeit auf die Berechnung der Streuung und des Korrelationskoeffizienten verzichtet. Sie wäre nach den bekannten Verfahren durchzuführen.

Die Parameter des Wachstums von *Roccus americanus*

Nach der GILLBRICHT-Methode ergeben sich also für die drei Parameter des Längenwachstums der Männchen von *R. americanus* die Näherungswerte $\xi = 2,327$, $\log L_{\max} = 2,5112$ und für $\log N = 2,1089$. Die mit diesen Konstanten berechneten Längen der Männchen enthält Tabelle 2. In der Prüfung der Konstanz der Werte für D_{\max} hatten wir oben ein einfaches Hilfsmittel zur Beurteilung der Eignung der Werte für ξ und $\log N$ zur Darstellung des Wachstums kennengelernt. Für den Näherungswert von 1,806 für ξ fanden wir (Tab. 3) eine Differenz von 0,0437 zwischen dem höchsten und niedrigsten Wert. Legen wir die nach der GILLBRICHT-Methode berechneten Parameter zugrunde, so ergibt sich diese Spanne zu 0,0421. Wenn schon mit dem Näherungswert von 1,806 sich eine befriedigende Wiedergabe der Wachstumswerte erreichen ließ, so gilt dieses natürlich in erhöhtem Maße für den ξ -Wert 2,327. Die Tatsache, daß so stark voneinander abweichende ξ -Werte noch mit den Meßdaten vereinbar sind, macht deutlich, daß dieser Parameter für die Berechnungen nicht sehr kritisch ist. Dieser Umstand vereinfacht auf der einen Seite das Arbeiten mit der neuen Funktion, erschwert aber auf der anderen Seite die exakte Bestimmung von ξ .

Für die elektronisch berechneten Parameter ergab sich die Spanne zwischen höchstem und niedrigstem Wert für $\log L_{\max}$ zu 0,0384. Diese Parameter lagen also erheblich günstiger und sollen den weiteren Auswertungen zugrunde gelegt werden.

Die Bestimmung der Parameter, die mathematisch einwandfrei die gestellte Minimumforderung erfüllen, ist mit digitalen Rechenmaschinen auch dann noch sehr zeitraubend, wenn man durch die GILLBRICHT-Berechnung die Näherungswerte kennt. Ich war in der glücklichen Lage, daß Herr Dr. R. NICOLOVIUS vom Rechenzentrum der Universität Hamburg sich bereit erklärte, elektronisch die exakten Parameter zu berechnen. Es ergaben sich hierbei doch merkliche Abweichungen von den Näherungswerten, und es war für mich sehr wesentlich, die mathematisch einwandfreien Zahlen zu kennen, die günstiger als die Näherungswerte liegen und sich in den Tabellen 4 und 5 finden. Trotz der hiermit aufgezeigten Überlegenheit der elektronischen Parameterberechnungen darf man auch bei ihr nie versäumen, das rechnerische Ergebnis graphisch zu kontrollieren. Die gewisse Unsicherheit aller biologischen Meßwerte kann – wie im vorliegenden Fall für die Gewichtsdaten der Weibchen – bei der Berechnung zu unwahrscheinlichen Resultaten führen. Bei der graphischen Darstellung übersieht man mit einem Blick den ganzen Kurvenverlauf und kann darin enthaltene Unstimmigkeiten leichter erkennen.

Betrachten wir zunächst die in Tabelle 4 wiedergegebenen Daten für das Wachstum der Männchen. Diese enthält neben den exakten Parametern die gemessenen und errechneten Werte, die Zuwachsrate, ferner die prozentualen Abweichungen und die L_{\max} -Werte. Die prozentuale Differenz erreicht in keinem Falle 5 % und liegt zumeist wesentlich darunter. Die Forderung nach einer guten Wiedergabe der Wachstumsdaten ist damit hinlänglich erfüllt. Als besonders wichtige Tatsache ergab die Berechnung, daß die mathematisch exakten Parameter für Längen- und Gewichtswachstum praktisch den gleichen ξ -Wert liefern. Die minimale Differenz von 0,05 zwischen 2,07 und 2,12 kann man vernachlässigen. Auch die Berechnung bestätigt also in objektiver Weise, daß mit ξ ein Wert erfaßt wurde, der für alle Wachstumsvorgänge von *R. americanus* gültig

Tabelle 4

Roccus americanus, Längen- und Gewichtszunahme der Männchen.
Elektronische Berechnung der Parameter

Alter x (Jahre)	Länge: $\sigma_r = 2,07$					Gewicht: $\sigma_r = 2,12$				
	Länge (mm)	Zuwachs (mm)	$\log N = 1,880$ $\log L_{\max} = 2,4906$	Fehler σ/σ	$\log D_{\max}$	Gewicht (g)	Zuwachs (g)	$\log N = 4,788$ $\log W_{\max} = 2,8039$	Fehler σ/σ	$\log D_{\max}$
1	74	38	75,4	+ 1,9	2,4816	18,8	24,1	18,6	- 1,1	2,8088
2	112	21	106,7	- 4,7	2,5111	42,9	30,2	43,9	+ 2,3	2,7946
3	133	15	131,7	- 1,0	2,4947	73,1	35,1	74,0	+ 1,2	2,7991
4	148	13	151,6	+ 2,4	2,4800	108,2	32,6	105,2	- 2,8	2,8166
5	161	14	167,7	+ 4,2	2,4727	140,8	17,5	135,4	- 3,8	2,8211
6	175	22	180,9	+ 3,4	2,4760	158,3	30,5	163,8	+ 3,5	2,7892
7	197	8	191,9	- 2,6	2,5018	188,8	—	190,1	+ 0,7	2,8010
8	205	7	201,3	- 1,8	2,4985	—	—	—	—	—
9	212	—	209,2	- 1,3	2,4920	—	—	—	—	—

ist. Erhebliche Differenzen ergaben sich dagegen für die beiden anderen Parameter. Daß die Maximalwerte für Länge und Gewicht sich grundlegend unterscheiden, ist selbstverständlich. Da die Maximalwerte weit oberhalb beobachteter Dimensionen liegen, erweisen sie sich als rein rechnerische Größen. Die mathematischen Beziehungen werden später besprochen.

Vergleichen wir die Auswertung des Wachstums der Weibchen mit dem der Männchen in Tabelle 5, so sehen wir, daß die Wiedergabe des Längenwachstums zwar nicht ganz so gut ist wie bei den Männchen, aber nur für die Jahresgruppe II die Abweichung 5 % überschreitet. Auch sie ist noch vollkommen befriedigend. Sehr viel schlechter ist dagegen die Darstellung des Gewichtswachstums. Dieses ist aber bei den Weibchen nach den Angaben von MANSUETI (1961a) im Zusammenhang mit der Produktion der Geschlechtsprodukte stärkeren Schwankungen unterlegen als das Gewicht der Männchen und daher stark von der Jahreszeit abhängig. Hieraus erklärt sich zwanglos der bis zu 20 % erreichende Unterschied zwischen gemessenen und berechneten Werten. Unter diesen Umständen sind auch die elektronisch gewonnenen Parameter für das Gewichtswachstum wenig vertrauenswürdig, und wir müssen sie außer Betracht lassen. Um so erstaunlicher ist, daß sich für das Längenwachstum der Weibchen nahezu der gleiche Wert errechnete, wie für die Männchen. Ob der etwas höhere ξ -Wert von 2,36 – gegenüber 2,07 für die Männchen – einen realen Geschlechtsunterschied darstellt oder nur

Tabelle 5

Roccus americanus, Längen- und Gewichtszuwachs der Weibchen.
Elektronische Berechnung der Parameter

Alter ζ (Jahre)	Länge: $\xi_r = 2,36$					Gewicht: $\xi_r = 4,13$				
	Länge (mm)	Zuwachs (mm)	$\log N = 2,165$ $\log L_{\max} = 2,5423$	Fehler $\%_0$	$\log D_{\max}$	Gewicht (g)	Zuwachs (g)	$\log N = 10,19$ $\log W_{\max} = 3,3597$	Fehler $\%_0$	$\log D_{\max}$
1	77	41	79,1	+ 2,8	2,5308	21,7	31,8	23,5	+ 8,5	3,3229
2	118	23	111,2	- 5,8	2,5685	53,0	53,4	49,7	- 6,2	3,3866
3	141	15	137,6	- 2,4	2,5531	106,4	18,9	85,1	-20,0	3,4561
4	156	13	159,2	+ 2,1	2,5335	125,3	18,9	127,6	+ 1,8	3,3514
5	169	18	177,1	+ 4,9	2,5221	157,8	36,1	175,0	+10,9	3,3142
6	187	15	192,0	+ 2,7	2,5308	193,9	46,4	225,6	+16,4	3,2935
7	202	12	204,6	+ 1,3	2,5567	240,3	81,8	277,8	+15,6	3,2963
8	214	12	215,4	+ 0,7	2,5394	322,1	127,2	330,6	+ 2,6	3,3481
9	226	19	224,8	- 0,6	2,5447	449,3	20,7	383,1	-14,7	3,4286
10	245		232,9	- 5,0	2,5644	470,0		434,8	- 7,5	3,3933

auf einer zufälligen Abweichung des Zahlenmaterials beruht, kann heute noch nicht entschieden werden.

Die Werte für Logarithmus N können nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden, da sie von dem eingesetzten ξ -Wert abhängig sind, parallel zu dem sie sich stark ändern. Ein Vergleich der Werte von $\log N$ ist nur bei gleichem ξ möglich. Das Längenwachstum der Männchen ist – wie wir oben sahen – auch mit einem ξ -Wert von 2,36 vereinbar. In diesem Falle beträgt der einzusetzende $\log N$ -Wert 2,037 gegenüber 2,165 für die Weibchen. Der höhere Wert von $\log N$ kennzeichnet die bei Fischen höhere Wachstumsgeschwindigkeit im weiblichen Geschlecht. Bei nahezu gleicher Ausgangsgröße der Fische resultiert durch den höheren Wert für $\log N$ für die Weibchen ein Maximalwert von 364,86 mm gegenüber 326 mm für die Männchen.

Die elektronische Auswertung der Gewichtsdaten für die Weibchen führte zu vollkommen abweichenden Parametern: $\xi = 4,13$, $\log N = 10,19$ und $W_{\max} = 2289$. Da, wie oben ausgeführt, berechtigte Bedenken gegen die Zuverlässigkeit der Gewichtsdaten der Weibchen erhoben werden müssen, lassen sich auch zwanglos die starken Abweichungen deuten. Wie wir weiter unten sehen werden, ist schon aus rein mathematischen Gründen die gefundene Diskrepanz unwahrscheinlich.

DAS LARVALE UND IMAGINALE WACHSTUM VON ROCCUS SAXATILIS

Die Daten von MANSUETI (1961a) für *R. americanus* bildeten die Grundlage für die Aufstellung der neuen Wachstumsfunktion. Die jüngsten von ihm gemessenen Fische waren etwa 1 Jahr alt. Von diesem Stadium bis zum Alter von 10 Jahren erwies sich die Funktion geeignet zur Darstellung seiner Ergebnisse. Ältere Individuen scheint MANSUETI nicht gesammelt zu haben. Schon die hohen Altersklassen sind in seinem Zahlenmaterial nur durch wenige Individuen vertreten. Außerdem bereitet die Altersbestimmung bei alten Fischen erhebliche Schwierigkeiten. Für die hohen Altersstufen scheint bei dieser Art somit eine Grenze gezogen zu sein.

Grundsätzlich wichtiger ist aber die Beantwortung der Frage, welchen Verlauf die Wachstumskurve im ersten Lebensjahr nimmt, in dem sie offensichtlich sehr stark ansteigt. Sie war an *R. americanus* nicht zu lösen. Eine kurze Mitteilung von MANSUETI (1955) über die Aufzucht der Jungfische im Laboratorium enthält leider keine quantitativen Angaben.

Die bei dieser Art klaffende Lücke kann glücklicherweise durch Daten über das Wachstum von *R. saxatilis* im Ei und im Verlauf des ersten Vierteljahres nach dem Schlüpfen ausgefüllt werden. An die Daten von PEARSON (1938) über das Wachstum in den ersten vier Lebenswochen schließen sich gut Messungen von MANSUETI (1958) an Freilandfängen an. Wenn auch die Zahlen von PEARSON Lücken und Unstimmigkeiten enthalten, sind wir doch näherungsweise durch diese Untersuchung über das Wachstum der Art in den ersten Lebenswochen unterrichtet. Vor allem können wir die Frage beantworten, von welchem Zeitpunkt nach dem Schlüpfen an die für das Wachstum der älteren Fische angewandte Funktion gültig wird.

Die Parameter des imaginalen Wachstums

Voraussetzung für die Klärung des Problems war zunächst also die mathematische Analyse des Wachstum der adulten Fische, für das ich ebenfalls Zahlenangaben von MANSUETI (1961b) benutzen kann. Diese Angaben erwiesen sich als nicht so regelmäßig wie die für *R. americanus*, umfassen dafür aber eine Spanne von 14 Jahren. MANSUETIS Werte für das Längenwachstum der Männchen beruhen zum Teil nur auf Einzelindividuen, führen aber trotzdem zu nahezu dem gleichen Ergebnis wie die Berechnung aus den Zahlen seiner Tabelle 3 für das Längenwachstum der Weibchen. Unter diesen befand sich wahrscheinlich aber ein geringer Anteil an Männchen.

Die ersten Analysen ergaben auch für *R. saxatilis* ξ -Werte um 2, also gleicher Größenordnung wie für *R. americanus*. Die Extrapolierung unterhalb der Jahresklasse I ließ erkennen, daß hiermit zumindest annähernd auch noch die Länge der Fische im Alter von 8 und 14 Wochen befriedigend erfaßt wird. Vor diesem Zeitpunkt fällt die Wachstumskurve sehr steil ab (Abb. 8), so daß die berechneten Längen erheblich unter dem Meßwert liegen. Aus diesem Grunde schloß ich auch die 8 und 14 Wochen alten Fische in die GILLBRICHT-Berechnung ein. Für ξ ergab sich der Näherungswert 2,18. Die hiermit berechneten Fischlängen bringt Tabelle 6. Für die höheren

Altersstufen war mit den eingesetzten Parametern die Wiedergabe der Meßwerte sehr gut. Nur bei den Altersklassen I und II ergaben sich stärkere Abweichungen. Bei Altersklasse II bleibt die Abweichung mit 10 % noch in erträglichen Grenzen, bei Altersklasse I lassen sie sich nicht mehr mit dem rechnerischen Wert vereinbaren. Auch bei der WALFORD-Darstellung (Seite 121) liegen die Längen der Altersklasse I unterhalb

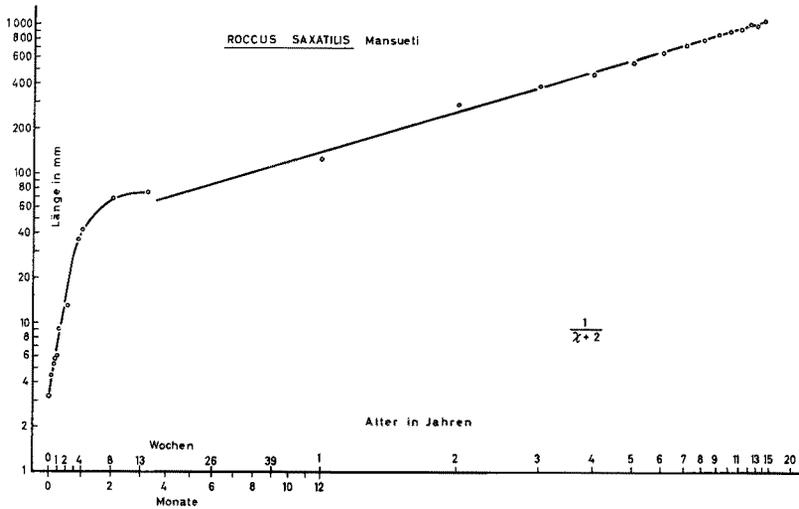


Abb. 8: Logarithmische Darstellung des Wachstums von *Roccus saxatilis* vom Schlüpfen bis zum 14. Lebensjahr mit dem ξ -Wert 2. Die larvale Wachstumsperiode, die bis etwa zur vierten Lebenswoche andauert, setzt sich scharf gegen die folgende imaginale Wachstumsperiode ab

der zu erwartenden Werte. Stärkere Abweichungen finden sich bei den jüngsten Altersstufen häufiger. Vermutlich sind bei dem starken Wachstum in den ersten Jahren die in die Berechnung eingesetzten Alterswerte, die ja nur pauschal angegeben werden, zu ungenau. Es wären hier exaktere Angaben über das Alter erforderlich. Die Länge von 124,4 mm, die MANSUETI für die weiblichen Tiere angibt, liegt erheblich unter der Länge der gleichaltrigen Männchen (Tab. 2 von MANSUETI). Für sie gibt er 134,6 mm an. Ein so großer Unterschied in der Länge der Geschlechter ist in diesem Alter unwahrscheinlich. Die von ihm für die Männchen angegebene Länge stimmt schon eher mit der Berechnung überein. Bedeutungsvoller erscheint mir aber, daß noch die Längen der Fische von 8 und 14 Wochen in guter Näherung wiedergegeben werden. Der rechnerische Kurvenverlauf folgt also noch bis hierhin dem Wachstum.

Der errechnete und in die Auswertung eingesetzte ξ -Wert von etwa 2,2 liegt zwischen den ξ -Werten, die sich bei der elektronischen Berechnung für das Wachstum von *R. americanus* ergaben. Mit ihm ließe sich auch das Wachstum dieser Art darstellen. Es zeigt sich also eine überraschende mathematische Übereinstimmung im Wachstumsverlauf beider Arten, die man angesichts der sehr unterschiedlichen Zahlenreihen nicht vermuten würde. Der Unterschied im Ablauf des Wachstums findet mathematisch seinen Ausdruck in den beiden anderen Parametern: $\log N$ und L_{max} . Wir können diese beiden Parameter nur auf der Basis eines gleichen ξ -Wertes vergleichen. Für das Längen-

Tabelle 6

Roccus saxatilis, Längenwachstum der Weibchen. Werte von MANSUETI (1958, 1961).
Für ξ ist ein Näherungswert eingesetzt. $\xi = 2,1865$

Alter	Länge gemessen	Zuwachs (mm)	$\log N = 3,359$ $\log D_{\max} = 3,2259$	Fehler %
Geburt	2,0—3,7		48,9	
4 Wochen	42,0		55,2	+23,6
8 Wochen	68,0		61,8	— 9,2
14 Wochen	75,0		72,0	— 4,0
Jahre:		124,5		
1	124,5	167,7	148,5	+16,5
2	292,1	96,5	265,2	— 9,2
3	388,6	78,8	378,6	— 2,5
4	467,4	88,9	481,8	+ 2,2
5	556,3	88,9	573,4	+ 3,1
6	645,2	78,7	654,0	+ 1,4
7	723,9	58,4	724,8	+ 0,1
8	782,3	73,7	787,2	+ 0,6
9	856,0	43,2	842,5	— 1,6
10	899,2	35,5	891,7	— 0,8
11	934,7	71,3	935,7	+ 0,1
12	1006,0	—	975,2	— 3,1
13	983,0	60,9	1010,8	+ 2,8
14	1043,9		1043,1	— 0,0

wachstum der Weibchen von *R. americanus* errechnet sich hiermit $\log N$ zu etwa 2,0 und L_{\max} zu etwa 340 mm. Demgegenüber ist der Wert für $\log N$ mit 3,36 bei *R. saxatilis* fast doppelt so hoch und kennzeichnet eine größere Wachstumsgeschwindigkeit dieser Art. Im Zusammenhang mit dem höheren Wert für $\log N$ liegt auch die Maximalgröße von *R. saxatilis* mit 1682 mm wesentlich oberhalb der von *R. americanus*.

Die Parameter des larvalen Wachstums

Die Ableitung der Parameter für das Wachstum von *R. saxatilis* für einen Zeitraum von mehr als 13 Jahren führt selbstverständlich zu der Frage, ob sie vom Zeitpunkt des Schlüpfens ab gültig sind. Wäre dieses der Fall, müßte sich die Länge bei der Geburt ergeben, wenn man in die Berechnung für χ den Wert 0 einsetzt. Das ist aber nicht der Fall. Rechnerisch ergäbe sich die Länge bei der Geburt zu 48,9 mm. Nach den

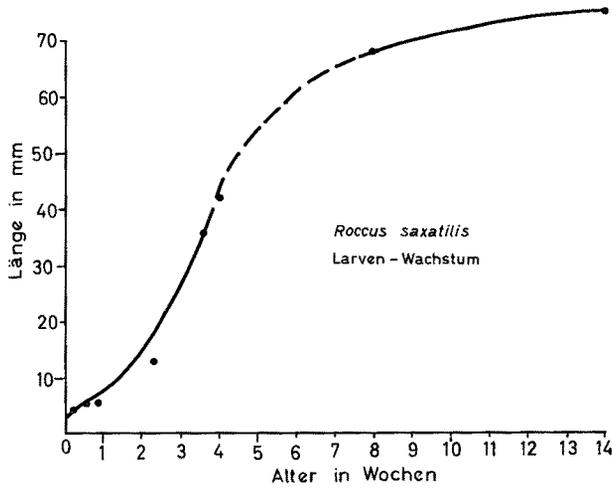


Abb. 9: Das Larvenwachstum von *Roccus saxatilis* in linearer Darstellung. Für die Zeit zwischen der 4. und 8. Woche liegen keine Angaben vor.

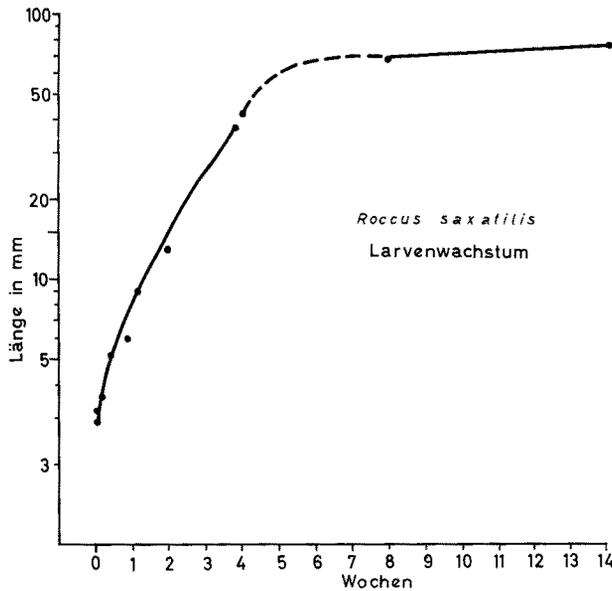


Abb. 10: Das Larvenwachstum von *Roccus saxatilis* in logarithmischer Wiedergabe. Auch die relative Wachstumskurve, die normalerweise keinen Wendepunkt aufweist, läßt die Unstetigkeit zum Ende der larvalen Entwicklung zwischen der 4. und 8. Woche erkennen

Angaben von MANSUETI beträgt sie dagegen nur 2,0 bis 3,7 mm. Die Differenz ist zu groß, um sie mit dem rechnerischen Wert zu vereinbaren. Das gleiche gilt auch für die Länge der Fische bis zum Alter von 4 Wochen, dem Zeitpunkt, an dem sie etwa ihre

Larvenentwicklung beenden. Offensichtlich haben also für das Larvenwachstum die aus dem Wachstum der adulten Fische berechneten Parameter keine Geltung. Es ergibt sich daher die Notwendigkeit, die hier vorliegenden Verhältnisse anhand der Daten von PEARSON (1938) und MANSUETI (1958) näher zu analysieren.

Bei Verwendung der linearen Werte stellt sich graphisch das Wachstum der jüngsten Entwicklungsstadien als eine s-förmige Kurve dar (Abb. 9), deren genauer Verlauf zwischen der 4. und 8. Lebenswoche allerdings unklar ist, da hier Werte fehlen. Man könnte geneigt sein, in dem etwa in der vierten Woche auftretenden Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit den für Wachstumskurven charakteristischen Wendepunkt zu sehen. Dem widerspricht aber, daß sich – wie wir später sehen werden (Seite 115) – ein zweiter Wendepunkt im zweiten Lebensjahr findet. Wie bei allen Wachstumsanalysen gewinnen wir ein klares Bild, wenn wir anstelle der linearen die logarithmische Darstellung wählen (Abb. 10). Die relative Wachstumskurve zeigt sehr deutlich, daß zwischen der 4. und 8. Lebenswoche eine starke Verlangsamung des Wachstums eintritt. Eine solche Unstetigkeit im Verlauf der relativen Wachstumskurve ist ungewöhnlich. Normalerweise stellen diese sich als gleichmäßig abflachende Kurven dar und lassen Wendepunkte – wie den im 2. Lebensjahr auftretenden – nicht in Erscheinung treten.

Die schwache, aber deutliche Krümmung der logarithmischen Wachstumskurve legte nahe, auch ihren Verlauf durch die neue Funktion darzustellen und die zugehörigen Parameter zu bestimmen. Die Zahlen von MANSUETI (1958) für das Larvenwachstum beruhen zwar auf einem größeren Material, spiegeln aber nach seinen eigenen Angaben kein normales Wachstum wieder und sind daher für eine mathematische Auswertung ungeeignet. Auch die älteren Angaben von PEARSON (1938) enthalten offensichtliche Unstimmigkeiten in den Längenangaben. Wenn die Fischlarven zwischen dem 4. und 6. Tag nur um 0,2 mm gewachsen sein sollen, zwischen dem 6. und 8. Tag dagegen um 3,0 mm, so widersprechen diese Angaben unseren vielfältigen Erfahrungen über die Verminderung der Wachstumsrate mit zunehmendem Alter. Ferner ist die Altersangabe 3 bis 4 Wochen für eine Zeit mit starkem Wachstum unzureichend. Die graphischen Darstellungen in den Abbildungen 9 und 10 lassen erkennen, daß die Daten für die Fische im Alter von 6 und 16 Tagen sehr stark aus dem im übrigen gleichmäßigen Kurvenverlauf herauspringen. Sie wurden daher bei der rechnerischen Parameterbestimmung nicht berücksichtigt. Dafür wurden die Werte von MANSUETI für die 4 Wochen alten Fische, die er aus Freilandfängen gesammelt hatte, mit einbezogen. Sie fügen sich sehr gut in die Werte von PEARSON ein. Bei der Unsicherheit des vorliegenden Zahlenmaterials dürfte die Ausschaltung offensichtlich nicht zuverlässiger Daten bei einer orientierenden Auswertung statthaft sein.

Die Berechnung der Parameter des Larvenwachstums ergab nach der GILLBRICHT-Methode¹ für ξ den Wert von rund 30 Tagen. Mit diesem ξ -Wert ließen sich die Meßwerte von PEARSON und MANSUETI bis zum Alter von 4 Wochen erstaunlich gut darstellen, wie Tabelle 7 zeigt. Die Güte der Berechnung ist um so beachtenswerter, als in dieser Zeit die Länge der Larven um mehr als das Zehnfache zunimmt. Es ist dieses eine

¹ Bei der GILLBRICHT-Berechnung darf man übrigens nicht mit dem Alter 0 für die Dimension bei der Geburt arbeiten, da sich auf diese Weise falsche Werte ergeben. Man erhöht deshalb alle Alterswerte um 1 und addiert den gleichen Wert zu dem berechneten ξ .

Wachstumsrate, die nach der Larvenentwicklung bei Tieren im allgemeinen nicht erreicht wird. Der Wert für $\log N$ liegt mit 69 wesentlich höher, als bei den adulten Fischen. Wie weiter unten ausgeführt, wäre er bei Umrechnung auf Jahre als Zeiteinheit noch mit dem Faktor 365 zu multiplizieren. Der Wert von L_{\max} übersteigt mit 651 mm bei weitem die Länge, die beim Abschluß des Larvenwachstums erreicht wird und reicht in die Dimension der imaginalen Endgrößen.

Für die Länge der Fische, die älter als 4 Wochen sind, ergeben sich wesentlich zu hohe Zahlen. Offensichtlich gelten für sie die Parameter des Larvenwachstums nicht mehr. Die mathematische Auswertung des Larvenwachstums kann angesichts der Lückenhaftigkeit nicht als endgültig betrachtet werden. Sie läßt aber erkennen, daß wir den imaginalen Wachstumszyklus, der etwa 8 Wochen nach dem Schlüpfen beginnt, von dem davorliegenden larvalen Wachstumszyklus abgrenzen müssen.

Vor dem larvalen scheint noch ein embryonaler Wachstumszyklus mit noch höherer Wachstumsrate zu liegen. Die Reduktion der Zahl der Wachstumszyklen auf 3 — einschließlich der Embryonalentwicklung — erscheint als ein wichtiger Fortschritt gegenüber den wesentlich mehr Zyklen, die bei anderen Wachstumsformulierungen eingeführt werden mußten. Da sich die Wachstumszyklen auch in der relativen Wachstumskurve als Unstetigkeiten abheben und überdies auch durch morphologische Umbildungen gekennzeichnet sind, erscheint ihre Einführung begründet.

DEUTUNG DER PARAMETER

Abweichend von anderen Formulierungen, die empirisch oder ausgehend von speziellen Vorstellungen über das Wachstum aufgestellt wurden, zielte mein Bemühen darauf hinaus, durch eine rein mathematische Methode die Funktion des Wachstums-

Tabelle 7

Larvenwachstum von *Roccus saxatilis*. Daten von PEARSON und MANSUETI aus MANSUETI (1958, Tabelle 10). $\xi = 29,78$

Alter (Tage)	Länge gemessen (mm)	$\log N = 69,07$ $\log D_{\max} = 2,8135$	Fehler %
Befruchtung	—	2,1	
Geburt	2,9—3,2	3,1	—
Tage: 1	3,6	3,7	+ 2,8
1,5	4,4	4,0	— 9,1
2	5,1	4,4	— 13,7
3	5,1	5,2	+ 2,0
4	5,8	5,9	+ 1,7
6	6,0	7,6	+ 26,6
8	9,0	9,7	+ 7,8
16	13,0	20,2	+ 55,5
25	36,0	35,7	— 0,8
4 Wochen	42,0	41,5	— 1,2
8 Wochen	68,0	101,9	+ 49,1
14 Wochen	75,0	183,8	+ 145

vorganges zu erfassen. Die am Beispiel von *R. americanus* durchgeführte graphische Analyse ergab die Formel:

$$d_\chi = \frac{D_{\max}}{\frac{1}{N^{\chi+\xi}}}$$

Das Prinzip des Verfahrens, das zur Aufstellung dieser Funktion führte, läßt den mathematisch nicht Erfahrenen nicht ohne weiteres die Bedeutung der eingesetzten Parameter und ihre Eigenschaften erkennen. Da durch die graphische Darstellung die mathematischen Zusammenhänge, welche die Formel enthält, leichter überschaubar sind und verständlicher werden, ist sie noch einmal in Abbildung 11 für das Längen-

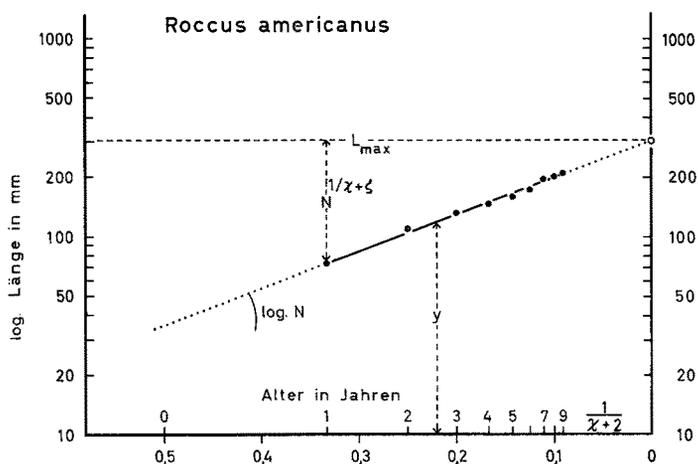


Abb. 11: Erläuterung der graphischen Darstellung der neuen Wachstumsfunktion am Beispiel des Längenwachstums von *Roccus americanus*

wachstum wiedergegeben, nur sind jetzt in der graphischen Darstellung die mathematischen Größen, welche die Funktion enthält, gekennzeichnet. Keiner Erläuterung bedarf die Eintragung der Logarithmen der Dimension auf der Ordinate. Sie hat sie gemeinsam mit der relativen Wachstumsdarstellung und der allometrischen Funktion und bedingt die engen Beziehungen der neuen Funktion zu diesen beiden bekannten Darstellungsweisen von Wachstumsvorgängen. Die Abszisse trägt die Zeiteinteilung. Zum besseren Verständnis ist auf ihr auch die dezimale Hilfskala von 0,5 bis 0 wiedergegeben, die bei den übrigen Abbildungen fortgelassen wurde. Auf ihr greift man die Zeitwerte $\frac{1}{\chi+\xi}$ ab. Im vorliegenden Fall war der Alterswert χ um den ξ -Wert 2 zu erhöhen. Der auf der Abszisse einzutragende Zeitwert für das Alter III findet sich also bei $\frac{1}{2+3}$ oder als Dezimalbruch bei 0,2; entsprechend für das Alter VIII bei 0,1 etc. Der zeitunabhängige, für alle Altersstufen konstante Wert für D_{\max} läuft sinngemäß als gestrichelte Linie parallel zur Abszisse. Der Nenner $\frac{1}{N^{\chi+\xi}}$ gibt sich in der

graphischen Darstellung als der Abstand der Meßpunkte von der D_{\max} -Linie. Die graphische Darstellung läßt auch direkt den oben geschilderten Zusammenhang: $\log D_{\max} = \log y + 1/(\chi + \xi) \cdot \log N$ erkennen. $\log N$ gibt die Steigung der Wachstumsgeraden an, auf der die Meßpunkte liegen.

Deutung von D_{\max}

Am einfachsten ist die Deutung des D_{\max} -Wertes. Er repräsentiert die Dimension, auf die hin das Wachstum bei unendlicher Dauer tendiert. Das Wachstum vermindert sich mit zunehmendem Alter, um sich dem Wert 0 zu nähern. Deutlicher als die lineare Darstellung zeigt diese Tatsache die logarithmische Wachstumskurve: sie steigt in der Jugend steil an und flacht sich mit zunehmendem Alter immer mehr ab. Die Maximaldimension ist daher ein integrierender Bestandteil aller ernster zu nehmenden Wachstumsdarstellungen wie der BERTALANFFY-Funktion, der logistischen Funktion und der GOMPERTZ-Funktion. Der zahlenmäßige Wert der Maximaldimension ist aus der relativen Wachstumskurve nicht direkt abzulesen und hängt daher ab von der ihr zugrunde gelegten Funktion. Von BERTALANFFY hat hierfür maximale beobachtete oder etwas darüber liegende Werte eingesetzt und in vielen Fällen auch gute Ergebnisse erzielt. Versagt hat dieses Verfahren zum Beispiel bei der Berechnung des menschlichen Wachstums, bei dem von BERTALANFFY (1938) ebenfalls wirklich beobachtete Längen in seine Funktion einsetzte und nur das Wachstum zwischen dem 13. und 23. Jahr mit seiner Formel darstellen konnte. Er erfaßte also nicht die davorliegende Periode des größten postembryonalen Wachstums. Ich konnte aber zeigen (KRÜGER 1964), daß man bei Einsetzen eines wesentlich höheren Maximalwertes mit seiner Funktion fast über die ganze Wachstumsperiode einen ausgezeichneten Anschluß an gegebene Daten für das menschliche Wachstum erzielen kann.

Die Einsetzung real beobachteter Maximalwerte in eine mathematische Funktion wird deren Wesen nicht gerecht. Eine mathematische Formel ist der Ausdruck für den Verlauf einer Kurve und reicht im Fall einer Wachstumskurve vom Zeitpunkt 0 bis zum Zeitpunkt ∞ . Die wirklich beobachtete Kurve ist nur ein minimaler Ausschnitt aus der mathematisch unendlich langen Kurve. Es ist in keinem Fall zu übersehen, ob die real beobachtete Maximallänge wirklich das Ende des Wachstums bedeutet oder ob nicht vielleicht ein noch unterhalb der Meßgenauigkeit fortlaufendes Wachstum besteht oder, wie bei vielen Tieren, beim Erreichen einer gewissen Endgröße abgebremst wird. Der D_{\max} -Wert hat mathematisch nur den Sinn, die Höhe und allenfalls die Steigung der Kurve in einem Koordinatensystem festzulegen. Diese Höhe kann – wie etwa bei der allometrischen Funktion $y = b \cdot x^a$ – am Anfang der Kurve durch den Wert b bestimmt werden oder am Ende der Kurve durch einen Maximalwert. Letzterer bietet sich bei den Wachstumskurven dadurch als gegebene Größe an, daß $\log 0$ nicht existent ist, dagegen die parallel zur Abszisse verlaufende Tangente an der asymptotisch auslaufenden Wachstumskurve die Angabe eines exakt definierten Maximalwertes gestattet. Bei der graphischen Darstellung gemäß der neuen Funktion liegt der Wert für die Zeit ∞ im endlichen Bereich und kann auf diese Weise leicht erfaßt werden. Der Abstand der real beobachteten Werte von dem Maximalwert hängt von

dem Kurvenverlauf und seiner Formulierung ab. Durchweg scheinen die nach meiner Funktion sich ergebenden D_{\max} -Werte höher zu liegen als bei der BERTALANFFY-Funktion. Die Größe der Differenz hängt im speziellen Falle von den Werten für ξ und $\log N$ ab.

D_{\max} ist also eine rein mathematische Größe, und es ist wenig sinnvoll, hierfür irgendeinen mehr oder minder willkürlichen Punkt auf der Kurve einzusetzen. Die für biologische Messungen hohe Konstanz des D_{\max} -Wertes der neuen Funktion, der sich aus dem Logarithmus jeden Meßwertes durch Addition von $\frac{\log N}{\chi + \xi}$ ermitteln läßt, erlaubt auch erstmalig eine exakte Aussage über die mathematische Gestalt der Wachstumskurven. Bislang vermutete man im allgemeinen, daß es sich bei ihnen um Parabeln handelt. Aus der Beziehung:

$$(\log D_{\max} - \log y) \cdot (\chi + \xi) = \log N$$

die sich leicht durch Umformung der logarithmischen Form der Gleichung (9a) ergibt und deren Gültigkeit wir bei der Auswertung der Wachstumsdaten von *Roccus* kennenlernten, muß man folgern, daß die relative Wachstumskurve in sehr guter Näherung einen Ausschnitt aus einer gleichseitigen Hyperbel darstellt.

Änderungen des Wertes von D_{\max} bewirken eine Parallelverschiebung der logarithmischen Wachstumskurve, Steigung und Krümmung der Kurve bleiben unverändert. Bei linearer Darstellung ändert sich auch die Kurvengestalt. Ebenso bewirkt bei der BERTALANFFY-Funktion eine Änderung des Maximalwertes eine Änderung des Steigungswinkels der Geraden, auf der die Meßpunkte angeordnet sind.

D_{\max} übernimmt schließlich noch die Aufgabe der Anpassung der Formel an die gewählte Maßeinheit. Das Exponentialglied im Nenner gibt nur an, welcher Bruchteil von D_{\max} im Zeitpunkt χ erreicht wird und bleibt dadurch von der gewählten Dimensionseinheit unberührt. Abhängig ist D_{\max} dagegen von den Werten für $\log N$ und ξ und ändert seinen Wert im gleichen Sinne wie diese Parameter. Dieser Zusammenhang ist verständlich, da sich damit eine Änderung der Kurvengestalt ergibt, die auch den Schnittpunkt mit dem Lot im Nullpunkt der Abszisse verschiebt. Allerdings sind die Änderungen des Wertes von D_{\max} nicht erheblich, solange sich die mathematische Kurve von den Meßdaten nicht zu weit entfernt.

Deutung von ξ

Die spezielle Gestalt der logarithmischen Wachstumskurve wird durch die beiden Parameter $\log N$ und ξ bestimmt, die in ihrer Funktion eng miteinander verknüpft sind. Während aber $\log N$ eine für die ganze erfaßte Wachstumsspanne Konstante ist, stellt ξ einen Teil des variablen Zeitwertes dar. Der reziproke Zeitwert im Exponenten des Nenners der Formel erscheint in der logarithmischen Form als Divisor von $\log N$. Der Alterswert, für den ich das Symbol χ benutzte, kann allerdings nicht als solcher eingesetzt werden, sondern muß um den für den speziellen Fall zu ermittelnden Wert ξ erhöht werden, um die gegebene Wachstumskurve wiederzugeben. ξ ist die Zeit, die unter der Voraussetzung, daß auch über die jüngsten ausgewerteten Altersstufen hinaus

das Wachstum den eingesetzten Parametern folgt, vergangen sein müßte, bis der Organismus sich von der Dimension 0 zur Größe bei der Geburt entwickelt hat. Zum Zeitpunkt der Geburt hat der Organismus ja schon eine gewisse Dimension erreicht, zu der er in der Zeit vor der Geburt herangewachsen ist. Das wirkliche Alter eines Organismus ergibt sich also als die Summe aus präinatalem und postinatalem Alter. Rechnerisch ergab sich nun bei *Roccus* aus dem adulten Wachstum ein ξ -Wert von etwa 2 Jahren. Ich hatte schon zu Anfang (1962) darauf hingewiesen, daß es sich hierbei um ein rein rechnerisches „präinatales“ Alter handelt. Es gestattet keinen Rückschluß auf das morphologische präinatale Alter. Man muß sich hierüber klar werden, um Fehlschlüsse zu vermeiden. Bei *Roccus saxatilis* konnte nun auch der zeitliche Beginn des adulten Wachstums, für das der ξ -Wert 2 Gültigkeit hat, auf etwa 8 Wochen nach dem Entwicklungsbeginn festgelegt werden. Dieser Wert gestattet also eine sehr erhebliche Extrapolation über die jüngste Altersklasse I hinaus, die bei Angaben über das Wachstum von Fischen normalerweise zur Verfügung steht.

Für das larvale Wachstum, das etwa bis zum Alter von 4 Wochen reicht, errechnete sich ein ξ -Wert von einem Monat. Der Übergang von einem zum anderen ξ -Wert scheint ziemlich unvermittelt zwischen der 4. und 8. Woche zu erfolgen. Der larvale ξ -Wert liegt schon eher in der Dimension des erwarteten morphologischen präinatalen Alters. Seine Identifizierung mit dem Befruchtungsalter ist aber nicht möglich, da die Zeit zwischen Besamung und Schlüpfen nach MANSUETI (1958) nur etwa 48 Stunden beträgt.

Da wir sahen, daß der ξ -Wert nicht für das gesamte Wachstum, sondern nur für das imaginale Wachstum gültig ist, müssen wir damit rechnen, daß für das embryonale Wachstum ein noch geringerer ξ -Wert einzusetzen ist als für das Larvenwachstum. Diese Vermutung kann ebenfalls durch die sehr sorgfältige Beschreibung von MANSUETI geklärt werden. Der Autor bringt nämlich auch Zahlenangaben für die Länge der Embryonen innerhalb des Eies. Sie beträgt 12 Stunden vor dem Schlüpfen 1,6 bis 2 mm. Mit den Parametern des larvalen Wachstums würde sich für diesen Zeitpunkt eine Länge von 2,3 mm errechnen und für den Augenblick der Befruchtung eine Länge von 2,0 mm. Das Embryonalwachstum verläuft also noch steiler als das Larvenwachstum und stellt demnach einen dritten Wachstumszyklus dar. Die Existenz solcher scharf gegeneinander abgegrenzter Wachstumsphasen kennen wir aus den Untersuchungen von TEISSIER (1934) und seinen Mitarbeitern über das allometrische Wachstum, bei dem wir auf das gleiche Phänomen stoßen. Im übrigen beeinträchtigt es die Bedeutung der vorgeschlagenen Funktion nicht, wenn von 14 Wachstumswerten nur 8 Wochen nicht von den gleichen Parametern erfaßt werden. Vermutlich wird aber einmal gerade die exakte mathematische Auswertung des embryonalen und larvalen Wachstums interessante Aufschlüsse vermitteln.

Es ergibt sich also, daß der in die Funktion eingesetzte ξ -Wert zunächst eine rein mathematische Größe darstellt, die vorläufig eine biologische Interpretation nicht zuläßt. Daß wir damit aber nicht nur eine mehr oder minder willkürliche Zahl in unseren Berechnungen verwenden, läßt sich daraus erkennen, daß der gleiche ξ -Wert nicht nur für das Längen- und Gewichtswachstum von *R. americanus* gültig ist, sondern sich rein rechnerisch auch für das Wachstum von *R. saxatilis* ergab. Die geringen Unterschiede in den Stellen nach dem Komma liegen durchaus noch in dem Unsicher-

heitsbereich, mit dem wir bei der Bestimmung von ξ – wie bei allen biologischen Messungen – rechnen müssen.

Der Exponent $\frac{1}{\chi + \xi}$ stellt mathematisch die Reihe $\frac{1}{0}, \frac{1}{1}, \frac{1}{2}, \frac{1}{3}$ etc. bis $\frac{1}{\infty}$

dar, eventuell auch mit den dazwischen liegenden Werten. Zwischen den Werten 0 und 1 fällt die Reihe außerordentlich steil von ∞ auf 1 ab und flacht sich fortlaufend ab, um im ∞ parallel zur Abszisse zu verlaufen. Durch den ξ -Wert legen wir nun fest, in welchem Abstand von 0 die logarithmische Wachstumskurve die gleiche Krümmung aufweist. Der ξ -Wert ist mathematisch betrachtet also ein Ausdruck für die Krümmung und kann daher auch als Krümmungsparameter bezeichnet werden. Je niedriger ξ ist, um so stärker gekrümmt ist die Wachstumskurve, je höher ξ wird, in um so schwächer gekrümmte Kurventeile kommen wir. Schon WEYMOUTH (1931) erkannte, daß wir Arten mit einem starken Anfangswachstum von solchen unterscheiden können, deren Wachstum während des ganzen Lebens gleichmäßiger verläuft. Diesen Unterschied können wir jetzt durch den ξ -Wert zahlenmäßig charakterisieren. Diese Möglichkeit ist dadurch von Bedeutung, daß der Wachstumsverlauf ebensogut ein Art- oder rassenspezifisches Merkmal darstellt wie andere morphologische oder funktionelle Besonderheiten.

Dadurch, daß bei der logarithmischen Wachstumskurve auch $\log N$ Einfluß auf die Kurvengestalt hat, wird die mathematische Ähnlichkeit von Kurven mit gleichem ξ -Wert nicht ohne weiteres sichtbar, sondern ergibt sich erst durch die mathematische Analyse. Immerhin ist schon von verschiedenen Autoren erkannt worden, daß sich beim Vergleich von Wachstumskurven verschiedenster Objekte eine prinzipielle Ähnlichkeit erkennen läßt. Diese Ähnlichkeit wird auf Grund der neuen Wachstumsformulierung verständlich, da ξ -Werte in der Größenordnung, wie wir sie bei *Roccus* fanden, im Tierreich anscheinend recht verbreitet vorkommen.

Deutung von $\log N$

Wie erwähnt, wird die spezifische Gestalt der relativen Wachstumskurve durch den Quotienten $\frac{\log N}{\chi + \xi}$ bestimmt. $\log N$ bleibt also für die ganze von der Funktion erfaßte Wachstumsperiode konstant. In der graphischen Darstellung gemäß der neuen Funktion ist $\log N$ der Ausdruck für die Steigung der Wachstumsgeraden. Die Differentiation ergibt für die lineare Wachstumsgeschwindigkeit:

$$\frac{d y}{d \chi} = \frac{Y_{\max}}{N \chi + \xi} \cdot \frac{\ln N}{(\chi + \xi)^2} = y_{\chi} \cdot \frac{\ln N}{(\chi + \xi)^2} \quad (16a)$$

Für das relative Wachstum also:

$$\frac{1}{y_{\chi}} \cdot \frac{d y}{d \chi} = \frac{\ln N}{(\chi + \xi)^2} \quad (16b)$$

Den gleichen Differentialquotienten ergibt die logarithmische Form der Wachstumsfunktion. Außer durch den Zeitwert wird die relative Wachstumsgeschwindigkeit also

nur durch $\log N$ bestimmt. Der Vergleich des Wachstums von *R. americanus* und *R. saxatilis* hatte den zahlenmäßigen Unterschied im Wert von $\log N$ gezeigt. Man kann daher N beziehungsweise $\log N$ als Geschwindigkeitskonstante bezeichnen. Der variable Zeitwert beeinflusst die Wachstumsgeschwindigkeit im entgegengesetzten Sinn. Der mit zunehmendem Alter steigende χ -Wert kennzeichnet die hierbei zu beobachtende Abnahme der Wachstumsrate. Der konstante Zeitwert ξ bestimmt neben $\log N$ die Wachstumsgeschwindigkeit. Niedere Werte von ξ kennzeichnen eine hohe Wachstumsgeschwindigkeit und umgekehrt.

Die vorgeschlagene Wachstumsfunktion enthält einen Wendepunkt. Seine Lage bestimmen wir durch die zweite Ableitung des Differentialquotienten für die linearen Werte (16a). Der χ -Wert für den Wendepunkt gibt sich zu

$$\chi \text{ Wendepunkt} = \frac{\ln N}{2} - \xi \quad (17a)$$

Da es für den Biologen einfacher ist, mit dekadischen Logarithmen zu arbeiten, formen wir den BRIGGSschen Logarithmus durch Multiplikation mit dem halben Modulus in den natürlichen Logarithmus um und erhalten so für die Lage des Wendepunktes die Formel:

$$\chi \text{ Wendepunkt} = 1,15 \cdot \log N - \xi \quad (17b)$$

Hier haben wir eine mathematische Beziehung vor uns, die wir an unserem Zahlenmaterial prüfen können. Das Längenwachstum von *R. saxatilis* weist im Verlauf des zweiten Lebensjahres ein Maximum auf (Tab. 6). Aus den errechneten Werten von $\log N$ und ξ ergibt sich das Alter für den Wendepunkt zu 1,67 Jahren, also in bester Übereinstimmung mit dem wirklichen Befund. Das gleiche gilt auch für das Gewichtswachstum der Männchen von *R. americanus* (Tab. 4). Trotz der recht ungleichmäßigen Zuwachsraten stimmt das errechnete Maximum bei 3,49 Jahren mit dem beobachteten Maximum im vierten Lebensjahr überein. Der Wendepunkt für das Längenwachstum der Männchen von *R. americanus* würde im Alter von 0,09 Jahren liegen, also kurz nach der Geburt im ersten Lebensjahr. Rein zahlenmäßig liegt zwar der maximale Zuwachs im ersten Lebensjahr, doch erscheint er dadurch größer, als mathematisch zu erwarten wäre, da die larvale Wachstumsperiode ein schnelleres Wachstum während dieser Zeit bedingt. Das gleiche trifft natürlich auch für *R. saxatilis* zu. Beachtenswert – mathematisch aber verständlich – ist, daß die Zeitpunkte der maximalen Wachstumsraten für Länge und Gewicht nicht zusammenfallen.

Wie wir sahen, weist die Wachstumskurve von *R. saxatilis* zum mindesten noch einen zweiten Wendepunkt einige Wochen nach der Geburt auf (Abb. 9). Dieser Wendepunkt ist aber nicht in der mathematischen Funktion begründet, sondern durch den Übergang der höheren larvalen in die geringere imaginale Wachstumsgeschwindigkeit. Das larvale Geschwindigkeitswachstum liegt nach Gleichung (17b) bei den eingesetzten Parametern bei 49 Tagen, also 7 Wochen. Wahrscheinlich setzt aber schon vorher das imaginale Wachstum ein. Die Larvenlänge am Wendepunkt berechnet sich zu 88 mm, die Fischchen sind aber mit 8 Wochen erst 68 mm lang. Da die Parameter für das Larvenwachstum nicht als ganz gesichert betrachtet werden dürfen, ergeben sich an der Übergangsstelle zwischen den beiden Wachstumsphasen noch gewisse Unklarheiten. Vermutlich besteht noch ein dritter Wendepunkt in der Kurve beim Übergang vom

embryonalen zum larvalen Wachstum. Wie wir sahen, treten diese Wendepunkte an den Grenzen der Wachstumsphasen – im Gegensatz zu dem in der Funktion enthaltenen Wendepunkt – bei der logarithmischen Darstellung des Wachstums als Unstetigkeit im Kurvenverlauf hervor. Die Dimension im Augenblick des maximalen Wachstums steht in fester mathematischer Beziehung zur Maximaldimension, wie sich leicht ableiten läßt, und zwar ist sie: $\frac{D_{\max}}{7,39}$. Aus dem bei den Berechnungen von vornherein

benötigten Logarithmus der Maximaldimension erhält man den Logarithmus der Dimension zum Wendepunkt durch Subtraktion von 0,8686. Bei dem engen Anschluß der errechneten an die gemessenen Wachstumswerte kann es nicht überraschen, daß die neue Funktion auch die richtige Lage des Wachstumsmaximums wiedergibt.

Außer der Funktion als Geschwindigkeitskonstante übernimmt $\log N$ auch die Aufgabe der Anpassung der Funktion an die gewählte Zeiteinheit. Benutzt man bei ihr zum Beispiel anstelle von Jahren Monate, so sind die Zeitwerte mit 12 zu multiplizieren, und der Exponent heißt dann $\frac{1}{12 \cdot (\chi + \xi)}$. In der logarithmischen Form wird

das Exponentialglied zu $\log N \cdot \frac{1}{12 \cdot (\chi + \xi)}$ oder $\frac{\log N}{12} \cdot \frac{1}{\chi + \xi}$. Wählt man eine

kürzere Zeiteinheit, so ist $\log N$ durch den entsprechenden Faktor zu dividieren, bei einer größeren Zeiteinheit entsprechend zu multiplizieren. Der Wert von ξ bleibt also auch bei Wahl einer anderen Zeiteinheit erhalten. Die Anpassung übernimmt der entsprechend geänderte Wert von $\log N$. Ich hatte auf diesen Zusammenhang schon bei der Besprechung der Larvenentwicklung hingewiesen.

Die Funktion als Ganzes

Da der neuen Funktion keine vorgegebene Hypothese über die Natur des Wachstumsvorganges zugrunde liegt, müssen wir versuchen, aus der Form des aufgedeckten mathematischen Zusammenhanges uns ein Bild von der Zusammenarbeit der drei Parameter zu verschaffen und – soweit möglich – biologisch zu deuten.

D_{\max} stellt, wie wir sahen, die Endgröße dar, der die Wachstumskurven zustreben, auch wenn sie sie in Wirklichkeit in keinem Falle erreichen, da ja die mathematische Bedingung eines unendlich fortlaufenden Wachstums niemals erfüllt wird. Den zu einem bestimmten Zeitpunkt erreichten Bruchteil von D_{\max} bestimmt das Exponentialglied im Nenner der Funktion. Das Exponentialglied kann je nach der Größe von χ – das für das pränatale Alter in negative Werte umschlägt – alle Werte zwischen 0 und 1 annehmen, wenn man für χ unendlich beziehungsweise $-\xi$ einsetzt. Der Nenner bestimmt also die Geschwindigkeit, mit welcher der Organismus sich in Richtung auf D_{\max} entwickelt. Man kann dieses Verhältnis zwischen dem Zähler und dem Nenner so auffassen, daß das Wachstum in Richtung auf D_{\max} durch $N \frac{1}{\chi + \xi}$ gehemmt wird, wobei die Hemmung mit zunehmendem Alter abnimmt. Es handelt sich also um ein Gleichgewicht zwischen einem fördernden und einem hemmenden Faktor. Prinzipiell

liegt diese Darstellungsweise allen Funktionen zugrunde, in denen ein Maximalwert als Bezugsgröße auftritt. Nach der Formulierung von BERTALANFFY wäre aber die Hemmung im Jugendstadium am geringsten und würde mit zunehmendem Alter anwachsen.

Daß wir es bei dem Wachstum mit einem Gleichgewicht zwischen aufbauenden und abbauenden Faktoren zu tun haben, kann man daraus schließen, daß das Produkt aus dem realisierten Wachstum (dy) und dem noch ausstehenden Wachstum $\left(\frac{1}{Nz + \xi}\right)$

konstant ist. Das Gleichgewicht verschiebt sich kontinuierlich in Abhängigkeit vom Alter. Eine solche zeitliche Änderung setzt das Vorhandensein einer „physiologischen Uhr“ (BÜNING 1963) voraus, macht aber verständlich, daß man für ξ anscheinend häufig Werte findet, die zu kosmischen Perioden in Beziehung zu stehen scheinen. Im vorliegenden Zahlenmaterial errechnete sich der ξ -Wert für das Larvenwachstum von *R. saxatilis* ziemlich genau zu 1 Monat.

In der neuen Funktion vermindert sich also der das Wachstum hemmende Faktor als Funktion der Zeit. Hierin liegt ein grundsätzlicher Unterschied gegenüber der BERTALANFFY-Funktion, bei der die Größe des Hemmfaktors durch den Abstand vom Maximalwert also einer Dimension bestimmt wird. Dadurch, daß in meiner Formel die Wachstumsgeschwindigkeit durch den Zeitwert bestimmt wird, kommt sie einer Forderung entgegen, die TEISSIER (1937) stellte, daß nämlich in einer biologisch sinnvollen Wachstumsfunktion die Wachstumsgeschwindigkeit als Funktion der Zeit darzustellen ist. Nach TEISSIER ist diese Forderung zum Beispiel erfüllt in der Funktion von SCHMALHAUSEN (1926) (Gleichung [3]), deren Differentialquotient lautet:

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{dt} = \frac{K}{\tau}$$

TEISSIER schlug aus theoretischen Gründen eine Modifikation vor:

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{dt} = \frac{3}{\chi + \beta}$$

Dieser Differentialquotient erinnert stark an meine Funktion. Der wesentliche Unterschied besteht darin, daß bei mir der Zeitwert im Quadrat auftritt und im Nenner kein konstanter Wert, nämlich 3, sondern $\log N$ als Geschwindigkeitsparameter steht.

Beziehung der neuen Funktion zu anderen Wachstumsformulierungen

Die vorausgegangenen Ausführungen bewiesen die ausgezeichnete Eignung der neuen Funktion zur Darstellung des Wachstums zweier Arten der Gattung *Roccus*. Eine ausschließlich zahlenmäßige Wiedergabe von Wachstumswerten bleibt ein Spiel mit Zahlen, wenn sie nicht zu vorliegenden gesicherten Ergebnissen in Beziehung gesetzt werden kann. Eine solche bildet in erster Linie die allometrische Funktion, und ich möchte an dieser Stelle REEVE & HUXLEY (1945) zitieren: "bearing in mind the many cases where the simple allometric formula is closely obeyed, incompatibility

between this formula and any particular time-law must be interpreted as evidence against the general applicability of the latter" (p. 129).

Keine der bislang vorgeschlagenen Wachstumsformeln ist diesem Anschluß an die allometrische Formel gerecht geworden. Auch diese Forderung erfüllt der neue Vorschlag und beweist damit seine Überlegenheit über die bisherigen Formulierungen.

Ableitung der allometrischen Funktion

In der allometrischen Beziehung ist der Zeitfaktor ausgeschaltet. Sie vergleicht nur quantitativ die relativ zueinander auftretenden Größenänderungen beim wachsenden Organismus, seien es nun morphologische oder physiologische Merkmale (Gleichung [1]; p. 81).

Die Ausschaltung des Zeitwertes ist bei der neuen Funktion leicht möglich. Bei *R. americanus* hatten wir gesehen, daß der ξ -Wert für Gewicht und Länge identisch war. Somit stimmt auch für beide Dimensionen der in die Funktion einzusetzende Alterswert ($\chi + \xi$) überein.

Wenn wir das Gewicht in einem bestimmten Alter mit w und die zugehörige Länge mit l bezeichnen und die entsprechenden Maximaldimensionen zur Vereinfachung der Formelschreibung mit W und L und die beiden N -Werte durch entsprechende Indices unterscheiden, so erhalten wir für die beiden Dimensionen die Formel

$$\log w = \log W - \frac{1}{\chi + \xi} \log N_w \quad \text{und} \quad \log l = \log L - \frac{1}{\chi + \xi} \log N_l$$

Wir lösen beide Gleichungen nach $\frac{1}{\chi + \xi}$ auf und können sie dann gleichsetzen:

$$\frac{\log W - \log w}{\log N_w} = \frac{\log L - \log l}{\log N_l} = \frac{1}{\chi + \xi}$$

Auf diese Weise ist in den beiden linken Ansätzen der Zeitwert ausgeschaltet. Multiplikation mit $\log N_w$ ergibt:

$$\log W - \log w = \frac{\log N_w}{\log N_l} \cdot (\log L - \log l)$$

Wir setzen:
$$\frac{\log N_w}{\log N_l} = a \tag{18a}$$

und multiplizieren aus:

$$\log w = \log W - a \cdot \log L + a \cdot \log l$$

Die konstanten Glieder werden zusammengefaßt:

$$\log W - a \cdot \log L = \log b \tag{18b}$$

und wir erhalten die allometrische Funktion in logarithmischer Form:

$$\log w = b + a \cdot \log l \tag{18c}$$

Da bei identischem ξ -Wert $\log N$ die Wachstumsgeschwindigkeit darstellt, gibt der Exponent a vollkommen sinngemäß das Verhältnis der logarithmischen Wachstumsgeschwindigkeit wieder. Die Lösung stimmt mit der von v. BERTALANFFY (1964) in

allgemeiner Form gegebenen überein. Für den Faktor b ergibt sich aus (18b) die allometrische Funktion für die Maximaldimensionen:

$$\log W = \log b + \alpha \cdot \log L$$

Die Ableitung der allometrischen Funktion liefert auch die sinngemäße Deutung der in ihr enthaltenen Parameter.

Das ausgewertete Zahlenmaterial für das Wachstum der Männchen gestattet die zahlenmäßige Nachprüfung der Ergebnisse. Die $\log N$ -Werte ergaben 4,79 für das Gewicht und 1,88 für die Länge. Der Quotient $\frac{\log N_w}{\log N_l}$ liefert für α : 2,54. Theoretisch sollte sich der Wert 3 ergeben. Wie oben erwähnt, geben die den Wachstumsauswertungen zugrunde gelegten Zahlen nicht ganz einwandfrei die mathematischen Beziehungen wieder. Die Berechnung der Regressionsgeraden aus den Werten ergab für α 2,50. Die geringfügige Differenz zwischen den beiden Werten erklärt sich offensichtlich daraus, daß für das Längen- und Gewichtswachstum die berechneten ξ -Werte eingesetzt wurden, die nicht vollkommen identisch ausgefallen waren. Der b -Wert für Fische von 1 cm Länge berechnet sich aus den Wachstumsparametern zu 0,104. Die Berechnung der Regressionsgeraden der allometrischen Funktion ergab 0,118. Trotz der gewissen Unstimmigkeit der Wachstumswerte ist die Übereinstimmung der Zahlen sehr gut, sie wäre aus mathematischen Gründen noch besser bei Einsetzung des gleichen ξ -wertes für das Längen- und Gewichtswachstum.

Die aufgezeigte Beziehung von $\log N$ zum Exponenten der allometrischen Funktion gestattet eine wichtige Umformung der Wachstumsformel. Der Faktor 3, mit dem man den Logarithmus des N -wertes für die Länge multiplizieren muß, um $\log N$ für das Gewicht zu erhalten, ist der Exponent α (Wachstumskonstante). Anstelle von:

$$\log w = \log W_{\max} - \frac{1}{\chi + \xi} \log N_w$$

kann man daher schreiben:

$$\log w = \log W_{\max} - \frac{1}{\chi + \xi} \cdot \log N_l \cdot \alpha$$

In Gleichung (18a) ergibt sich dann sofort 3 für α . Allgemein kann man also als Basis einheitlich den Wert von $\log N$ für das Längenwachstum einsetzen, den man für andere Wachstumsvorgänge mit dem Exponenten multipliziert, der die Beziehung zum Längenwachstum kennzeichnet. Gleichung (18a) gewinnt dann die allgemeine Form:

$$\alpha = \frac{p \cdot \log N}{q \cdot \log N} \quad (18d)$$

Die mathematisch definierten Beziehungen der neuen Wachstumsformel zur allometrischen Funktion lassen voraussagen, daß von ihr alle Wachstumsvorgänge erfaßt werden, die der allometrischen Funktion folgen. Außerdem bilden diese Beziehungen ein wichtiges Hilfsmittel zu ihrer Auswertung.

Die FORD-WALFORD-Darstellung

Eine interessante Wachstumsdarstellung schlug FORD (1932) vor. Sie findet in der Fischereibiologie unter der Bezeichnung WALFORD-plot Anwendung nach WALFORD (1946), der die gleiche Beziehung unabhängig von FORD erkannte. Trägt man nämlich linear auf der Abszisse jeweils die Länge im Zeitpunkt τ und auf der Ordinate die der nächsten Altersklasse ($\tau + 1$) auf, so liegen die auf diese Weise erhaltenen Punkte in sehr guter Näherung auf einer Geraden (Abb. 12). Die Möglichkeit zu dieser Darstellung ist nicht auf das Fischwachstum beschränkt, sondern läßt sich ebenso gut auf Wachstumsdaten aus anderen Tiergruppen – einschließlich des Menschen – anwenden.

Die Art der graphischen Darstellung besagt, daß das Verhältnis zweier aufeinander folgender Zuwachsraten einen konstanten Wert hat. Stärkere Abweichungen ergeben sich vor allem bei den jüngeren Altersstufen. Die mathematische Formulierung der graphischen Darstellung lautet:

$$\frac{y_{\tau+1} - y_{\tau}}{y_{\tau} - y_{\tau+1}} \approx \text{konst.} \quad (19a)$$

Wir setzen für die y -Werte die nach der neuen Funktion sich ergebenden Ansätze ein:

$$\frac{\frac{y_{\max}}{\frac{1}{N^{\tau+1}}} - \frac{y_{\max}}{\frac{1}{N^{\tau}}}}{\frac{y_{\max}}{\frac{1}{N^{\tau}}} - \frac{y_{\max}}{\frac{1}{N^{\tau+1}}}} \approx \text{konst.}$$

Das allen 4 Gliedern gemeinsame y_{\max} fällt fort:

$$\frac{\frac{1}{\frac{1}{N^{\tau+1}}} - \frac{1}{\frac{1}{N^{\tau}}}}{\frac{1}{\frac{1}{N^{\tau}}} - \frac{1}{\frac{1}{N^{\tau+1}}}} \approx \text{konst.} \quad (19b)$$

Da mit zunehmender Größe von τ die Exponenten sich in ihrem Wert nähern und damit die Differenzen zwischen den Gliedern geringer werden, wird die FORD-WALFORD-Beziehung aus der neuen Formulierung verständlich. An den theoretischen Zahlen für das Längenwachstum von *R. saxatilis* habe ich gefunden, daß der Wert der FORD-WALFORD-„Konstanten“ nach dem Wendepunkt der Kurve erst in der dritten Stelle nach dem Komma um 3 differiert. Diese Abweichung überschreitet bei weitem die Schwankungen der Wachstumsdaten. Selbst der Quotient der Zuwachsraten vor dem Wendepunkt im ersten und zweiten Jahr zeigt keine so starke Differenz, daß er sich nicht mit den Quotienten der späteren Zuwachswerte größenordnungsmäßig vereinbaren läßt. Jedenfalls liegen die Abweichungen der gemessenen Wachstumswerte von der idealen Wachstumskurve in einer höheren Größenordnung. Die von WALFORD auf Grund der graphischen Darstellung entwickelte Wachstumsformel hat sich allerdings als ungeeignet erwiesen. Für diesen Zweck ist die Konstanz der von ihm ein-

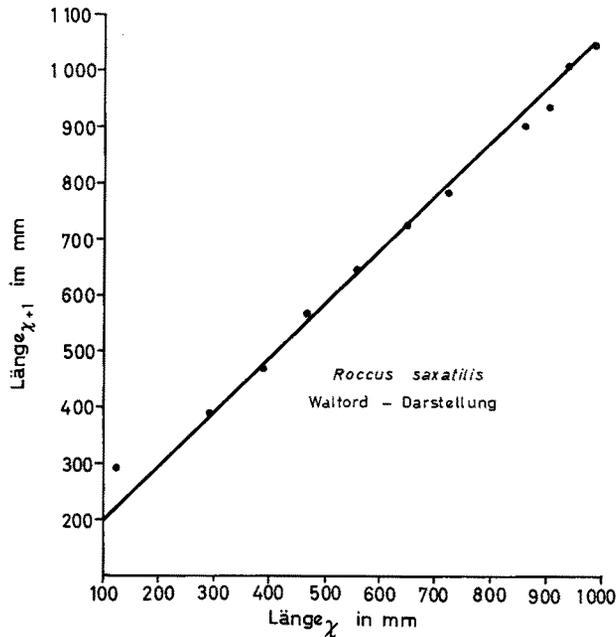


Abb. 12: WALFORD-Darstellung des Wachstums von *Roccus saxatilis*. Auf der Abszisse ist jeweils linear die Länge l_x abgetragen, auf der Ordinate der Wert l_{x+1} .

gesetzten „Konstanten“ in den verschiedenen Wachstumsbereichen nicht ausreichend. Da die „Konstante“ bei höheren Alterswerten geringere Abweichungen zeigt, ist die WALFORD-Beziehung gut zur Darstellung des menschlichen Wachstums geeignet, bei dem das mathematische „präinatale Alter“ einen hohen Wert hat. Das nähere Eingehen auf die FORD-WALOFRD-Beziehung dürfte dadurch von Interesse gewesen sein, daß die neue Funktion uns ein Verständnis für diese schon länger bekannte quantitative Beziehung bietet.

Die PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion

Ausgehend von speziellen Vorstellungen über die Größenabhängigkeit der Auf- und Abbauvorgänge im Organismus sind von BERTALANFFY (1934) und vor ihm PÜTTER (1920) zu praktisch der gleichen Formulierung durch Integration ihres Ansatzes gekommen.

Die Eignung der BERTALANFFY-Funktion (Gleichung 7) zu einer sehr guten Wiedergabe des tierischen Längenwachstums kann nicht bestritten werden. Die Gleichung enthält die Parameter: l_0 = Länge der kleinsten gemessenen Altersstufe, l_{\max} = Länge der größten gemessenen Individuen und k = Geschwindigkeitskonstante. Die Bestimmung der Parameter erfolgt am einfachsten graphisch, indem man zunächst den Wert für l_{\max} solange variiert, bis sich die Wachstumsdaten mit bester Näherung auf einer

Geraden anordnen lassen. Anschließend berechnet man den Wert für k . Die Einzelheiten finden sich bei v. BERTALANFFY (1934). Es zeigt sich, daß man in vielen Fällen mit dem l_{\max} -Wert über wirklich beobachtete Längen hinausgehen mußte, um die lineare Anordnung der Meßpunkte auf einer Geraden zu erreichen. Hierdurch wird die von ihm angestrebte Forderung durchbrochen, nur wirklich beobachtete Zahlenwerte in eine Wachstumfunktion einzusetzen. Die BERTALANFFY-Funktion besitzt in ihrer ursprünglichen Form (Gleichung 7) mathematisch den Schönheitsfehler, daß sie für den Zeitwert $\tau = 0$ dem Organismus eine endliche Dimension l_0 zuordnet. BEVERTON & HOLT (1957) haben daher die BERTALANFFY-Funktion derart umgewandelt, daß der Zeitpunkt vor Beginn der Messung bestimmt wird, an dem der Organismus die Dimension 0 besitzen würde. Diese Zeitspanne soll als τ_0 bezeichnet werden. Durch sie kommt l_0 zum Fortfall und die Formulierung von BEVERTON & HOLT lautet:

$$l_{\tau} = l_{\max} \cdot (1 - e^{-k(\tau - \tau_0)}) \quad (20)$$

In dieser Gestalt wird die formale Ähnlichkeit vor allem durch den τ_0 -Wert mit der von mir vorgeschlagenen Funktion noch deutlicher. Die Funktion enthält ebenfalls den Maximalwert, und die Klammer gibt an, zu welchem Bruchteil von l_{\max} der Organismus im Zeitpunkt τ herangewachsen ist. k entspricht $\log N$ und τ_0 entspricht ξ .

Die nach der BERTALANFFY-Funktion berechneten Längen laufen weitestgehend parallel zu den nach meiner Funktion gefundenen. Zur Demonstration habe ich in Tabelle 8 das Ergebnis beider Berechnungen für *R. saxatilis* nebeneinandergestellt. Den $l_{0\max}$ -Wert, der nicht sehr kritisch ist, ermittelte ich graphisch; k berechnete ich aus den Werten l_2 und l_{14} , die sich nach meiner Auswertung ergaben. Zwischen den Jahresklassen 2 und 14 zeigen sich nur minimale Differenzen. Der Wert für l_1 liegt sogar noch wesentlich günstiger als nach meiner Methode. Unterhalb des Wendepunktes fällt aber die BERTALANFFY-Funktion durch das Fehlen des Wendepunktes zu steil ab und liefert infolgedessen für die frisch metamorphosierten Jungfische wesentlich zu niedrige Werte. Für das Geburtsgewicht treffen beide Funktionen nicht zu. Nach meiner Funktion müßten die Fische bei der Geburt zirka 50 mm lang sein, nach der BERTALANFFY-Funktion beginnt das Wachstum erst nach der Geburt. Wir hatten aber gesehen, daß durch die larvale Wachstumsphase die Parameter des adulten Wachstums in diesem Bereich ihre Gültigkeit verlieren.

Der BERTALANFFY-Funktion liegt – wie schon oben erwähnt – die Vorstellung zugrunde, daß die im Laufe des Alterns zu beobachtende Verminderung des Wachstums dadurch zustande kommt, daß die der $2/3$ -Potenz der Masse folgenden Aufbauvorgänge im Organismus kontinuierlich abnehmen, während die Abbauvorgänge während des ganzen Lebens proportional zur Masse ablaufen. BERTALANFFY nimmt also an, daß Aufbau- und Abbauprozesse der allometrischen Formel folgen, die er seinem mathematischen Ansatz zugrunde legt, aus dem er durch Integration seine Wachstumsformel ableitet.

Wenn diese Beziehung der BERTALANFFY-Funktion zu dem Wechselspiel auf- und abbauender Faktoren im Organismus als ein besonderer Vorzug angesehen wird, so ist demgegenüber zu betonen, daß, wie wir sahen, die neue Funktion die allometrischen Beziehungen enthält – und sogar in sehr übersichtlicher Weise – was bei der BERTALANFFY-Funktion nicht der Fall ist. Somit schließt die neue Funktion auch die allome-

trischen Beziehungen zwischen den aufbauenden und abbauenden Faktoren ein, welche die Grundlage der BERTALANFFY-Formel bilden.

Tabelle 8

Vergleich der Berechnungswerte für *Roccus saxatilis* nach der Funktion von v. BERTALANFFY und meiner Formel

Alter	Meßwert (mm)	$\tau_0 = + 0,0977$ $k = 0,1226$ $L_{\max} = 1275$	$\xi = 2,19$ $\log N = 3,359$ $L_{\max} = 1682$
Geburt	3	0	48,9
8 Wochen	68,0	14,4	61,8
14 Wochen	75,0	31,7	72,0
Jahre: 1	124,5	136,2	148,5
2	292,1	265,2	265,2
3	388,6	379,8	378,6
4	467,4	481,6	481,8
5	556,3	571,9	573,4
6	645,2	652,2	654,0
7	723,9	723,6	724,8
8	782,3	786,9	787,2
9	856,0	843,1	842,5
10	899,2	893,1	891,7
11	934,7	937,4	935,7
12	1005,8	976,9	975,2
13	983,0	1011,9	1010,8
14	1043,9	1042,9	1043,1

Ohne Zweifel ist die Annahme, daß das Wachstum eines Organismus aus aufbauenden Prozessen (Anabolismus), vermindert um einen kontinuierlich ablaufenden Abbau von Körpersubstanz (Katabolismus) resultiert, zutreffend. Trägt man die Logarithmen von Katabolismus und Anabolismus graphisch als Funktion des Logarithmus der Masse auf, so erhält man für beide Prozesse gerade Linien, die sich bei einem Maximalwert schneiden. Jenseits des Maximalwertes würde das Wachstum einen negativen Wert annehmen, also ein Größenschwund eintreten. Stellt man das Verhältnis von Anabolismus und Katabolismus graphisch entsprechend der neuen Funktion dar, so wird auch hierbei der Logarithmus beider Prozesse auf der Ordinate eingetragen. Die quantitative Beziehung zwischen ihnen ist also für die einzelnen Größen die gleiche wie bei der BERTALANFFY-Funktion, aber durch die andersartige Abszisseneinteilung – reziproke Zeitwerte anstelle der Logarithmen der Dimension – werden aus den beiden Geraden Kurven, ohne daß sich hierdurch, wie gesagt, eine Änderung gegenüber dem Ansatz von BERTALANFFY ergibt.

Versuchen wir nun den Schnittpunkt der Kurven zu bestimmen: Wir bezeichnen den Anabolismus mit *an* und den zugehörigen Maximalwert mit A, entsprechend den Wert für den Katabolismus mit *kat* und den Maximalwert mit K. Für die zeitliche Größe beider Prozesse, für die wir einen identischen ξ -Wert annehmen, unterscheiden sich die beiden Wachstumsgeschwindigkeiten durch die Faktoren p und q für log N.

$$\log an = \log A - \frac{1}{\xi} p \log N \tag{21a}$$

$$\log kat = \log K - \frac{1}{\tau} q \log N \quad (21b)$$

Für einen gegebenen Moment können wir die Größe von an und kat als gleich ansetzen, da ja kein merklicher Zuwachs erfolgt und erhalten infolgedessen:

$$\begin{aligned} \log A - \frac{1}{\tau} p \log N &= \log K - \frac{1}{\tau} q \log N \\ \log A - \log K &= \frac{1}{\tau} \log N (p - q) \end{aligned} \quad (22)$$

Für den Schnittpunkt der beiden Kurven wird $\log A = \log K$ und die Differenz = 0. Das ist aber nur möglich, wenn auf der rechten Seite τ unendlich und damit $\frac{1}{\tau} = 0$ wird. Man kann dieses Verhältnis auch so ausdrücken, daß, wenn entsprechend den Maximalbedingungen $\tau = \infty$ wird, die Maximalwerte für Anabolismus und Katabolismus identisch sind. Die Kurven der Aufbau- und Abbauprozesse nähern sich also im Verlauf des Wachstums asymptotisch einem einheitlichen Maximalwert.

Für beliebige Zeitpunkte würde sich durch Subtraktion von Gleichung (21b) von Gleichung (21a) das Verhältnis $\frac{\text{Anabolismus}}{\text{Katabolismus}}$ ergeben. Es läßt sich auf diese Weise für jedes Alter also leicht berechnen.

Mein neuer Formelvorschlag schließt – wie gezeigt – den Ansatz der BERTALANFFY-Funktion ein und scheint ihn sogar zu bestätigen, wie an anderer Stelle ausgeführt werden soll. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den beiden Formeln beruht darauf, daß die BERTALANFFY-Funktion die Geschwindigkeitskonstante als Produkt der Zeit enthält, während sie in meiner Funktion als Quotient vorliegt. Dadurch ergibt sich in der BERTALANFFY-Funktion ein monotoner Anstieg der e-Funktion von 0 bis 1, während durch den Quotienten in meiner Funktion die Abnahme nicht monoton verläuft, sondern ein Wendepunkt enthalten ist, den wir als wesentliches Merkmal kennenlernten.

DISKUSSION

Die formelmäßige Wiedergabe des organischen Wachstums in Beziehung zu dem Alter stellt an eine mathematische Darstellung sehr hohe Anforderungen, wenn sie mehr als eine ad hoc-Lösung mit eng begrenzter Gültigkeit sein soll: 1. Sie muß den Wachstumsverlauf über eine möglichst lange Zeitspanne mit konstanten Parametern wiedergeben. Hierbei bereitet der in den meisten Wachstumskurven enthaltene Wendepunkt besondere Schwierigkeiten. 2. Sie darf in ihrer Anwendung nicht auf spezielle Dimensionen beschränkt sein. Diese Forderung schließt die Ableitbarkeit der allometrischen Funktion ein. 3. Sie darf nicht auf eine spezielle systematische Kategorie beschränkt sein. 4. Ihre mathematische Handhabung soll einfach sein.

In der Wachstumsliteratur finden sich noch weitere Forderungen hinsichtlich der Zahl der einzusetzenden Parameter, ihre Beziehung zu den Meßwerten etc., die aber gegenüber den oben aufgestellten Punkten zurücktreten müssen, beziehungsweise gegenstandslos sind.

Schon die Erfüllung der genannten Forderung schränkt die Zahl der geeigneten Lösungen aus der großen Zahl der mathematisch möglichen stark ein. Angesichts der Schwierigkeit der Aufgabe und der großen Zahl unbefriedigender Versuche, sie zu lösen, herrscht bei den Fachleuten erhebliche Skepsis über die Möglichkeit, sie zu meistern. Andererseits würde eine Lösung, welche die gestellte Forderung erfüllt, mehr sein als eine mathematische Simulierung der bei Wachstumsmessungen gewonnenen Zahlenfolgen und einen tieferen Einblick in die Grundlagen des organischen Wachstums vermitteln und dadurch auch heuristischen Wert besitzen.

Daß die Erfüllung der gestellten Forderungen mathematisch keine Utopie ist, zeigt die neue, von mir abgeleitete Funktion, die ihnen in weitem Umfang gerecht wird. Sie übertrifft dadurch eindeutig alle bisherigen Versuche zur mathematischen Darstellung von Wachstumsvorgängen. An die Stelle der Vielzahl von Formeln, die noch TAYLOR (1962) als gegeben annahm und mathematisch miteinander zu vereinbaren suchte, tritt nun eine einzige Funktion.

Als die nächstliegende Aufgabe einer Wachstumsfunktion wird man die Wiedergabe der gemessenen Dimensionswerte in ihrer Abhängigkeit vom Alter ansehen. Die Schwierigkeit, diese Aufgabe zu lösen, wird um so größer, je länger die Zeitspanne ist, die von einer mathematischen Formulierung erfaßt werden soll. Unter dieser Bedingung werden die Abweichungen des mathematischen Kurvenverlaufes von den Wachstumskurven um so deutlicher. Ohne Zweifel haben wir es bei ihnen mit dem Ausdruck von Exponentialfunktionen zu tun. Der Verlauf von Exponentialfunktionen kann auf mathematisch sehr verschiedener Grundlage außerordentlich ähnlich sein, wenn sie – wie die Mehrzahl der Wachstumsformeln – drei und mehr Parameter enthalten. Wir sahen dieses an einem Beispiel beim Vergleich der nach der BERTALANFFY-Funktion und meiner Funktion errechneten Wachstumswerte von *Roccus saxatilis* (Tab. 8). Unter diesen Umständen kann die Entscheidung lediglich anhand der Wiedergabe der Wachstumswerte schwierig sein. Der Unterschied im Kurvenverlauf wird um so geringer, je kleinere Abschnitte wir betrachten. Auf kurze Kurventeile lassen sich in nahezu gleichguter Näherung die verschiedensten Funktionen bei Wahl geeigneter Parameter anwenden. Die von manchen Autoren angewandte Zerlegung von Wachstumskurven in mehr oder minder willkürlich abgegrenzte Unterabschnitte wird zwar durch die zumeist vorliegende enge Verteilung der Meßwerte nahegelegt, kann aber nicht als eine mathematische Wiedergabe bezeichnet werden.

Die neue Funktion erfüllt die Forderung nach einer guten Darstellung von Wachstumsdaten am Beispiel *R. saxatilis* (Tab. 6) über einen Zeitraum von 14 Jahren. Unbefriedigend ist nur die große Differenz zwischen berechnetem und gemessenem Wert bei der Altersstufe I. Es bestehen hier aber berechtigte Zweifel, ob in diesem Fall die Längenangabe ganz zutreffend ist. Auch bei der WALFORD-Darstellung (Abb. 12) springt die Altersgruppe I stark aus der linearen Anordnung der übrigen Punkte heraus. Außerdem wird in anderen Wachstumsreihen die Länge der Altersgruppe I wesentlich höher angegeben.

Der Zeitspanne, die eine Funktion umfassen kann, ist zumeist dadurch eine Grenze gesetzt, daß die Wachstumskurven im typischen Fall S-förmig sind, also einen Wendepunkt enthalten. Die richtige Wiedergabe dieses Wendepunktes war mit den bisher vorgeschlagenen Funktionen nicht möglich. Der Wendepunkt stellt ein Wachstums-

maximum dar. Vor und nach diesem Zeitpunkt verläuft das Wachstum langsamer. Wenn der Wendepunkt einer Wachstumsfunktion nicht an der richtigen Stelle liegt, kann sie höchstens den vor oder nach dem Wendepunkt liegenden Kurventeil zutreffend wiedergeben. Jenseits des Wendepunktes weicht sie von ihm ab. BRODY (1945) betrachtet daher sogar den Wendepunkt in Wachstumskurven als eine Grenze zwischen Wachstumsphasen, für die verschiedene Funktionen anzusetzen sind. Die BERTALANFFY-Funktion enthält keinen Wendepunkt, erreicht also an ihm die Grenze ihrer Anwendbarkeit. Dieser Umstand ist nicht sehr hinderlich, da beim Längenwachstum das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit bei den jüngsten Stadien liegt und hierdurch der bei weitem überwiegende Teil der Wachstumskurve erfaßt werden kann. Bei der Umrechnung auf das Gewicht tritt dessen Wendepunkt an der richtigen Stelle auf. Erwartungsgemäß fanden sich aber für die wenige Monate alten Stadien von *R. saxatilis* erhebliche Abweichungen zwischen den gefundenen und errechneten Werten. Die logistische Kurve enthält zwar einen Wendepunkt, aber seine symmetrische Lage in der Mitte der Kurve entspricht in keiner Weise dem Ablauf der Wachstumsvorgänge. Der Wendepunkt liegt stets im Anfangsteil der Wachstumskurven. In dieser Beziehung ist die GOMPERTZ-Funktion günstiger, bei welcher der Wendepunkt etwa bei einem Drittel der Maximalgröße liegt. Aber auch seine Lage entspricht nicht den wirklichen Verhältnissen. Der Wendepunkt liegt bei noch jüngeren Wachstumsstufen. Auch die neue Funktion weist einen Wendepunkt auf, und zwar liegt er noch vor dem Wendepunkt der GOMPERTZ-Funktion bei etwa $\frac{1}{7}$ der Maximalgröße.

Die Auswertung des Gewichtswachstums von *R. americanus* ergab – trotz einiger Unregelmäßigkeiten in den Zuwachsraten –, daß der maximale Zuwachs mit dem errechneten zusammenfällt. Das gleiche gilt auch für die Lage des Wendepunktes beim Längenwachstum von *R. saxatilis* im zweiten Lebensjahr, wenn er auch durch das starke Larvenwachstum in den ersten Lebenswochen undeutlich wird. Ebenso verhält sich das Längenwachstum von *R. americanus*, dessen Wendepunkt im ersten Lebensjahr liegt. Die sehr gute Wiedergabe des Wendepunktes zeigte bei *R. saxatilis* die gute Übereinstimmung zwischen berechneten und gemessenen Längen bei den wenige Monate alten Fischen. Hier erwies sich die neue Formel als der BERTALANFFY-Funktion überlegen. Rein praktisch ist die richtige Darstellung des Wendepunktes nicht nur dadurch von Bedeutung, daß die von der Formel erfaßte Wachstumsspanne über den Wendepunkt hinaus ausgedehnt wird, sondern auch dadurch, daß man bei der Parameterberechnung auf das Vorhandensein des Wendepunktes nicht zu achten braucht. Man kann die Daten vor und nach dem Wendepunkt zusammen verarbeiten.

Hinsichtlich der Zeitkomponente ist die Lage des Wendepunktes mathematisch durch die Werte von $\log N$ und ξ festgelegt (Gleichung [17b]). BACKMAN (1938) glaubt in einer mathematisch in der Funktion begründeten Fixierung des Wendepunktes einen erheblichen Nachteil zu sehen, den er vor allem bei der logistischen und der GOMPERTZ-Funktion beanstandet. Sein eigener Vorschlag, der sich allerdings nur auf Wachstumsgeschwindigkeiten bezieht, macht die Lage des Wendepunktes zwar variabel, scheint aber sonst kaum Vorteile zu besitzen. In meiner Funktion kann der Wendepunkt durch die Mitbeteiligung des ξ -Wertes an verschiedenen Stellen der wirklich beobachteten Wachstumskurve liegen, so daß seine Lage nicht so starr ist, wie es rein mathematisch erscheinen möchte. Eine endgültige Entscheidung, wie weit der in meiner

Funktion enthaltene Wendepunkt in seiner Lage mit dem wirklichen Wachstumsmaximum zusammenfällt, kann nur die zahlenmäßige Bearbeitung weiterer Beispiele erbringen.

Die Auswertung der Daten für die jüngsten Stadien von *Roccus saxatilis*, vom Zeitpunkt des Schlüpfens an, ließ erkennen, daß die Wachstumskurve noch einen weiteren Wendepunkt aufweist, der sich am Ende des larvalen Wachstums vor dem Übergang zum imaginalen Wachstum findet. Im Gegensatz zu dem mathematisch bedingten Wendepunkt, der sich bei der logarithmischen Darstellung nicht abhebt, erscheint dieser Wendepunkt auch in der logarithmischen Darstellung als ein ziemlich unvermittelt auftretender starker Abfall der Wachstumskurve, die sich vorher und hinterher kontinuierlich abflacht. Durch die logarithmische Darstellung des Wachstums ist es also möglich, Wendepunkte, die durch das Aufeinandertreffen von Wachstumszyklen mit verschiedener Geschwindigkeit verursacht werden, von dem mathematisch bedingten Wendepunkt zu unterscheiden. Ein dritter, auf die gleiche Ursache zurückzuführender Wendepunkt scheint zwischen der embryonalen und larvalen Wachstumsphase zu liegen.

Die mathematische Darstellung nach der neuen Funktion gestattet zwar auch noch nicht, das ganze Wachstum von Wert 0 ab mit einheitlichen Parametern wiederzugeben, sondern erfordert während der Jugendentwicklung die Annahme von Wachstumszyklen. Diese werden aber jetzt nicht mehr durch irgendwelche morphologischen Merkmale gegeneinander abgegrenzt, sondern durch objektiv festzustellende Unstetigkeiten in der relativen Wachstumskurve. Wie weit es einmal möglich sein wird, mathematische Beziehungen zwischen den Parametern der Wachstumszyklen herzustellen, ist heute noch nicht zu übersehen.

Das Vorkommen eines Wendepunktes in typischen Wachstumskurven schränkt also die Zahl in Betracht kommender Formulierungen weiter erheblich ein, sei es, daß bei ihnen der Wendepunkt an falscher Stelle liegt oder überhaupt fehlt.

Als zweite Forderung hatte ich herausgestellt, daß eine Wachstumsfunktion nicht nur auf die Wiedergabe einer speziellen Dimension eingestellt sein darf. Die allometrische Beziehung zwischen den verschiedenen Dimensionen eines Organismus zeigt das Vorliegen klarer mathematischer Verhältnisse. Es ist daher selbstverständlich, daß diese auch in einer wirklich brauchbaren Wachstumsfunktion ihren Ausdruck finden müssen. Im Gegensatz zu allen anderen Vorschlägen, die dieser Forderung nicht gerecht werden, erfüllt sie die neue Formel und gestattet daher auch die Deutung der Parameter der allometrischen Funktion (Gleichung 18a-c). Die Möglichkeit, die allometrische Funktion abzuleiten, bedeutet zugleich eine wichtige Erleichterung. Es ist nicht erforderlich, wie bei der BERTALANFFY-Funktion zunächst die Längen zu berechnen, um von ihnen ausgehend zu den Gewichtswerten zu kommen, sondern man kann durch Einsetzen anderer Parameter direkt jede beliebige Dimension erfassen. Es ist auch möglich, die Parameter der allometrischen Funktion zu entnehmen.

In welchem Umfang die dritte Forderung erfüllt wird, konnte in der vorliegenden Untersuchung, die es sich zur Aufgabe stellt, die Grundlagen der neuen Wachstumsfunktion zu erläutern, nur streifend berührt werden. Meinen weiteren Veröffentlichungen vorausgreifend, möchte ich aber schon jetzt betonen, daß sich die neue Funktion über das Fischwachstum hinaus als universell anwendbar erwiesen hat.

Was die vierte Forderung anbetrifft, so bietet die einfache Gestalt der Funktion

nicht nur den Vorzug, sie in Beziehung zur allometrischen Funktion stellen zu können, sondern darüber hinausgehend auch den Vorteil einer relativ einfachen mathematischen Handhabung. Wir sahen das am Beispiel der Bildung des ersten und zweiten Differentialquotienten. Auch die Parameterbestimmung ist – soweit dies bei biologischen Objekten möglich ist – exakt durchzuführen. Sie erfordert keine bestimmten Zeitabstände zwischen den Meßpunkten. Sind die Parameter eines Wachstums bekannt, ist mit einer digitalen Rechenmaschine die Berechnung der Dimensionen für jedes Alter schnell und leicht durchzuführen. Die Dimensionen erscheinen im Resultatwerk als Logarithmen, zu denen nur der Numerus aufgesucht werden muß, um die linearen Werte zu erhalten. Es ist noch nicht die Zeit gekommen, alle Fragen, die sich aus der Anwendung der Formel ergeben, zu beantworten. Hierfür ist es nötig, zahlreiche weitere Wachstumskurven auszuwerten. Als erstes Beispiel kann auch hier wieder *R. saxatilis* dienen.

Wir sahen, daß sich für die beiden besprochenen Arten der Gattung *Roccus* trotz der sehr unterschiedlichen Größe und Wachstumsgeschwindigkeit der gleiche ξ -Wert ergab. ξ ist zwar primär ein Krümmungsparameter, beeinflusst aber auch dadurch die Wiedergabe der Wachstumsgeschwindigkeit durch $\log N$. Welcher von beiden Parametern ändert sich, wenn das Wachstum durch äußere Einflüsse gehemmt oder gefördert wird? Zur Klärung dieser Frage vermögen die Angaben verschiedener Autoren über das Wachstum von *R. saxatilis* einen orientierenden Beitrag zu liefern.

Infolge der weiten Verbreitung an den Küsten von Nordamerika wachsen die Bestände dieser Art unter sehr verschiedenen klimatischen Bedingungen auf. Da *Roccus saxatilis* außerdem sowohl im Süßwasser wie im offenen Meer vorkommt, wirken auch verschiedene osmotische Bedingungen auf die Fische ein. MANSUETI hat in Tabelle 5 seiner Arbeit (1961b) die von verschiedenen Autoren in mehreren Regionen durchgeführten Wachstumsmessungen der Art zusammengestellt. Die Zahlenfolgen für das Längenwachstum in den einzelnen Regionen variieren sehr stark. Im Vergleich zu den Beständen der Chesapeake-Bay, die ich den bisherigen Auswertungen zugrunde legte, ist die Altersklasse I bei den Fängen von Massachusetts mit 229 mm erheblich größer als bei dem Material von Chesapeake (124–135 mm). Andererseits ist die gleiche Altersklasse in Kalifornien mit 96,5 bis 107 mm Länge wesentlich kleiner. In Altersstufe XIV stehen der Länge von 1044 mm in Chesapeake 709 mm in Massachusetts gegenüber. Die Größe in Kalifornien mit 1031 mm ist nahezu die gleiche wie in Chesapeake (Tab. 9).

Für die Auswertung beschränkte ich mich auf die ausführlichen Wachstumsreihen von SCOFIELD (1931) für Kalifornien und von FITZPATRICK & COOKSON (1958) für Massachusetts. Die Wachstumsdaten von MERRIMAN (1941) für New England liegen in der Nähe der Chesapeake-Werte. Nach der GILLBRICHT-Berechnung fand ich folgende Näherungswerte für die Parameter: Kalifornien: $\xi = 2,34$; $\log N = 3,669$; $\log D_{\max} = 2,1327$; Massachusetts: $\xi = 2,50$; $\log N = 2,518$; $\log D_{\max} = 2,0017$. Der ξ -Wert für die kalifornischen Fische entspricht ziemlich genau dem von Chesapeake-Bay. Der ξ -Wert für die Bestände aus Massachusetts liegt dagegen merklich höher.

Ein Vergleich der Wachstumsparameter ist nur auf der Basis identischer ξ -Werte möglich. Aus diesem Grund berechnete ich für die drei zu vergleichenden Meßreihen die beiden anderen Parameter für einen einheitlichen ξ -Wert von 2,30 nach Gleichung (15). Auch für die Bestände von Massachusetts mit ihrem abweichenden ξ -Wert

Tabelle 9

Vergleich des Längenwachstums von *Roccus saxatilis* verschiedener Herkunft nach MANSUETI (1961, Tab. 5). Näherungswerte für die Parameter. Zur Erleichterung des Vergleichs sind die Zahlen für das Material von Chesapeake (Tab. 5) noch einmal wiederholt

Alter (Jahre)	Chesapeake $\xi = 2,19$		Kalifornien $\xi = 2,34$		Massachusetts $\xi = 2,50$	
	Meßwert	$\log N = 3,359$ $L_{\max} = 1682$ mm	Meßwert	$\log N = 4,022$ $L_{\max} = 1857$ mm	Meßwert	$\log N = 2,393$ $L_{\max} = 974$ mm
1	124,5	148,5	96,5	116,1	226,1	201,8
2	292,1	265,2	264,2	219,9	284,5	286,3
3	388,6	378,6	345,4	327,9	317,5	357,7
4	467,4	481,8	457,2	431,0	381,0	417,3
5	556,3	573,4	535,9	525,9	447,0	467,2
6	645,2	654,0	604,5	611,8	505,5	509,4
7	723,9	724,8	685,8	689,1	556,3	545,4
8	782,3	787,2	777,2	758,4	586,7	576,7
9	856,0	842,5	795,0	820,8	612,1	603,2
10	899,2	891,7	868,7	876,9	637,5	626,8
11	934,7	935,7	947,4	927,6	657,9	647,6
12	1006,0	975,2	990,6	973,7	683,3	666,1
13	983,0	1010,8	980,4	1015,5	698,5	682,6
14	1043,9	1043,1	1031,2	1053,8	708,7	697,5
15	—	—	1049,0	1088,7	716,3	710,9
16	—	—	1079,5	1121,0	721,4	723,2
17	—	—	—	—	744,2	734,3
18	—	—	—	—	784,8	744,5
19	—	—	—	—	739,1	753,8

Tabelle 10

Vergleich des Längenwachstums von *Roccus saxatilis* verschiedener Herkunft auf der Basis eines gemeinsamen Näherungswertes 2,3 für ξ

Alter (Jahre)	Chesapeake $\log N = 3,5083$			Kalifornien $\log N = 3,970$			Massachusetts $\log N = 2,238$		
	Meßwert	$L_{\max} = 1721$ mm	Fehler %	Meßwert	$L_{\max} = 1840$ mm	Fehler %	Meßwert	$L_{\max} = 951$ mm	Fehler %
1	125	149	+ 19	97	115	+ 18	226	200	— 12
2	292	263	— 10	264	220	— 17	285	287	0
3	389	375	— 4	345	329	— 5	318	360	+ 12
4	467	477	+ 2	457	432	— 6	381	420	+ 9
5	556	569	+ 2	536	527	— 2	447	470	+ 5
6	645	650	+ 1	605	613	+ 1	506	512	+ 1
7	724	722	0	686	690	+ 1	556	547	— 3
8	782	786	0	777	759	— 2	587	577	— 2
9	856	842	— 2	795	821	+ 3	612	603	— 2
10	899	892	0	869	877	+ 1	638	626	— 2
11	935	938	0	947	927	— 2	658	646	— 2
12	1006	978	— 2	991	973	— 2	683	664	— 3
13	983	1001	+ 2	980	1015	+ 4	699	680	— 3
14	1044	1048	0	1031	1053	+ 2	709	694	— 2

ist mit diesem etwas zu niedrigen Wert noch ein hinreichender Anschluß an die Meßwerte zu erzielen. Die einzusetzenden Parameterwerte finden sich in Tabelle 10, in der auch die gefundenen Werte den errechneten gegenübergestellt sind. Die prozentuale Abweichung ist bei den jüngsten Altersstufen etwas höher. Zahlen anderer Meßreihen aus dem gleichen Gebiet passen aber besser zu den theoretischen Werten.

Die sehr nahe beieinanderliegenden ξ -Werte für das Längenwachstum von *R. saxatilis* verschiedener Herkunft weisen auf einen prinzipiell ähnlichen Verlauf der Wachstumskurve hin. Der Unterschied zwischen den drei verglichenen Fischbeständen drückt sich vor allem in $\log N$ aus. Sein Wert ist für die kalifornischen Fische mit 3,970 am höchsten, am niedrigsten für die Fische aus Massachusetts mit 2,238. Dazwischen liegt der $\log N$ -Wert für Chesapeake mit 3,508.

Besondere Beachtung verdient der Umstand, daß sich bei Umrechnung auf gleichen ξ -Wert L_{\max} für *R. saxatilis* aus Kalifornien mit 1840 mm größenordnungsmäßig der gleiche L_{\max} -Wert wie für die Chesapeake-Tiere mit 1721 mm ergibt. Die in der ersten Altersklasse kleineren Fische der Bestände in Kalifornien wachsen wahrscheinlich infolge der klimatisch günstigeren Bedingungen in der gleichen Zeit zur gleichen Größe heran wie die Fische aus Chesapeake. Abweichend verläuft dagegen das Wachstum in Massachusetts. Es ist nicht nur $\log N$ für sie am niedrigsten, sondern auch D_{\max} erreicht mit 951 mm nur 56 % von dem Wert der beiden anderen Bestände. Das hier vorliegende langsame Wachstum kam auch in dem höheren ξ -Wert zum Ausdruck, den die GILLBRICHT-Berechnung lieferte. Auch wenn man diesen höheren ξ -Wert einsetzt, ergibt sich die Maximallänge nur zu etwa 1000 mm, bleibt also noch immer wesentlich unter der der beiden anderen Fischgruppen. Es bleibt zu untersuchen, ob für dieses langsamere Wachstum äußere Umstände verantwortlich sind oder ob es sich bei den Beständen in Massachusetts um eine geographische Rasse handelt. Diese vorläufige Analyse scheint zu zeigen, daß äußere Einflüsse auf das Wachstum mathematisch in erster Linie auf $\log N$ wirken. Der aus den im einzelnen stark abweichenden Zahlenreihen mathematisch zu isolierende ξ -Wert bleibt jedoch ganz oder doch wenigstens annähernd erhalten.

Die hier aufgezeigten quantitativen Beziehungen am Wachstum von *Roccus saxatilis* demonstrieren eine wichtige Tatsache, die einem bei der Anwendung der neuen Funktion begegnet. Die rein objektive mathematische Berechnung der Parameter aus den Meßdaten führt immer wieder zu Zahlen, die interessante Beziehungen offenbaren. Als erstes begegneten wir der auffälligen Tatsache, daß sich nicht nur der gleiche ξ -Wert bei *R. americanus* aus den so verschieden erscheinenden Zahlenreihen für Länge und Gewicht auf diesem Wege isolieren ließ, sondern daß er auch dem Wachstum der verwandten *R. saxatilis* zugrunde liegt, obwohl diese Art eine sehr viel höhere Wachstumsgeschwindigkeit besitzt und wesentlich größer wird. Der Vergleich des Wachstums von *R. saxatilis* von Chesapeake mit den Beständen aus Kalifornien, die sich in der Größe der Jugendstadien sehr stark unterscheiden, führte nun nicht nur wieder zum gleichen ξ -Wert, sondern darüber hinaus auch zu einem ähnlichen Wert für D_{\max} . In diesem Falle unterscheidet sich das Wachstum nur im Wert der Geschwindigkeitskonstanten $\log N$. Um so auffälliger erscheinen unter diesen Umständen die abweichenden Parameter der Fische aus Massachusetts.

Daß sich gelegentlich größere Unstimmigkeiten zwischen berechneten und gefun-

denen Werten zeigen, beruht wahrscheinlich auf der nicht ganz eindeutigen Natur der Wachstumsdaten. Hier schließen vor allem die Altersangaben zwangsläufig Unsicherheiten ein. Selbst wenn man – wie bei Haustieren – das Alter sehr genau angeben kann, geht in die Berechnung nur ein Mittelwert ein, der bei den Haustieren allerdings noch zuverlässig ist.

Schwieriger liegen die Verhältnisse bei der Auswertung freilebender Populationen. Wenn man auch anhand von Jahresringen oder Größenklassen gute Näherungswerte erhält, so läßt sich doch nicht vermeiden, daß man bei den jüngsten Stadien nur einen pauschalen Durchschnittswert einsetzen kann. Bei der hohen Wachstumsgeschwindigkeit der Jugendstadien wären aber wesentlich genauere Altersangaben erforderlich, wie man bei der Berechnung deutlich sieht. Hier liegen ja in kurzen Zeiträumen erhebliche Dimensionsänderungen vor. Bei den älteren Stufen, bei denen das Wachstum nicht mehr so stark ist, sind so genaue Altersangaben nicht mehr erforderlich. Bei Freilandfängen ist überdies auch die Größenangabe oft unsicher, weil durch die Struktur der benutzten Fanggeräte eine Auslese erfolgen kann. Die kleineren Individuen schlüpfen durch die Maschen des Netzes und entgehen auf diese Weise der statistischen Mittelwertbildung. Im allgemeinen dürften dadurch die Maßangaben für die jungen Fische in ihren Altersklassen zu hoch liegen. Diese Selektionswirkung der Fanggeräte ist in der Fischereibiologie eine bekannte Tatsache. Ein weiterer Umstand, der die Wachstumsdaten bei Freilandfängen beeinträchtigt, ist der, daß erfahrungsgemäß die Ernährungsbedingungen für die einzelnen Altersklassen nicht gleich sind. Es gibt Jahre, in denen die Ernährungsbedingungen günstiger und in anderen schlechter sind. Ohne Zweifel beeinflußt die Ernährung auch das Wachstum. Am günstigsten wäre die Auswertung des Wachstums von Einzelindividuen, für die genaue Zeit- und Dimensionsangaben eingesetzt werden können. Solche Versuche erfordern allerdings die Voraussetzung, daß man in der Lage ist, den Tieren normale Entwicklungsbedingungen zu bieten.

Die Angleichung einer Wachstumskurve an das reale Wachstum kann auch noch aus einem anderen Grund nicht vollständig sein. Die mathematische Funktion setzt einen vollkommen gleichmäßig ablaufenden Vorgang voraus. Diese Forderung ist beim Wachstum sicherlich nicht erfüllt. Selbst beim Menschen, dessen Entwicklung unter nahezu konstanten Bedingungen abläuft, zeigen sich jahreszeitliche Schwankungen der Wachstumsrate. Noch sehr viel ausgeprägter sind solche Wachstumsschwankungen bei kaltblütigen Tieren, bei denen in den kälteren Zonen der Erde während des Winters – bedingt durch die niedere Temperatur und geringere Ernährung – sogar ein Wachstumsstillstand eintreten kann. Man darf annehmen, daß die einfache Wachstumskurve, wie sie durch die vorgeschlagene Wachstumsformel wiedergegeben wird, von periodischen Schwankungen überlagert ist, deren Frequenz und Amplitude an geeigneten Beispielen noch zu untersuchen bleibt. Das Vorhandensein solcher Wachstumsschwankungen, die einen sinusförmigen Verlauf nehmen, konnten kürzlich YATES & LARKIN (1964) beim Rind nachweisen.

Es ist denkbar, daß systematische Abweichungen der Wachstumskurven von Meßdaten auf diesem Phänomen beruhen. Man kann nämlich erkennen, daß die Meßdaten häufig nicht gleichmäßig verteilt entlang der mathematischen Kurve liegen, sondern daß sie streckenweise gleichsinnig abweichen.

Die Bearbeitung aller dieser und weiterer Fragen ist heute möglich, nachdem mit

der vorgeschlagenen Funktion eine ideale Wachstumskurve zugrunde gelegt werden kann, die in ihrer guten Näherung an die Meßwerte sogar den Wendepunkt wiedergibt. Eine so exakt die Wachstumsvorgänge simulierende Formel dürfte mehr Informationen enthalten, als wir zur Zeit erkennen können.

Auf der einen Seite wird die Funktion für praktische Zwecke ein wertvolles Hilfsmittel sein, um tierische Wachstumsvorgänge zu beschreiben und zu analysieren. Andererseits wird sie zur Klärung theoretischer Probleme beitragen. Es ist dem menschlichen Verstand nur begrenzt möglich, Zusammenhänge, die mathematisch auf Exponentialfunktionen beruhen – und das ist bei Wachstumsvorgängen der Fall –, verstandesmäßig zu erfassen. Hier ist der menschliche Verstand gezwungen, die Mathematik als Hilfsmittel einzuschalten (FORSTMAYER 1960). Der Weg, den die Biologie hierbei einzuschlagen hat, unterscheidet sich von dem der Physik dadurch, daß in der Biologie der Elementarvorgang, auf den der Physiker seine Ansätze aufbauen kann, unbekannt ist. Die Biologie muß versuchen, von der Peripherie her – das ist das äußere Erscheinungsbild –, die sie zunächst mathematisch exakt beschreibt, zu den Elementarvorgängen vorzudringen. Rein mathematische Deduktionen werden hierbei kaum weiterführen. Sie können nur solange Erfolg haben, wie sie in Kontakt mit nachprüfbaren Folgerungen bleiben. LOCKER (1964) formulierte diese Forderung sehr treffend in seinem Referat anlässlich des I. Internationalen Symposions über quantitative Biologie des Stoffwechsels: „Unter ständiger Fühlungnahme mit dem konkreten Material entgehen wir vielleicht der Gefahr, eine quantitative Biologie zu einer so abstrakten Disziplin auswachsen zu lassen, daß sie nurmehr dem Mathematiker zugänglich bleibt und der Biologe weder für seine konkrete Arbeit (im heuristischen Sinne) noch zur Zusammenschau seiner Ergebnisse (im Sinne einer Theorie) aus ihr einen Nutzen ziehen kann“ (p. 39).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Keine der zahlreichen bislang vorgeschlagenen mathematischen Wachstumsformulierungen erfüllt die an eine solche zu stellenden Forderungen. Es wird eine neue Formulierung vorgeschlagen, die eindeutig alle bisherigen Ausdrücke in entscheidenden Punkten übertrifft.
2. Am Beispiel des Wachstums von *Roccus americanus* ([Pisces] Serranidae) wird durch graphische Analyse der Wachstumsdaten die Funktion:

$$d\chi = \frac{D_{\max}}{N\chi + \xi}$$

oder in logarithmischer Form:

$$\log d\chi = \log D_{\max} - \frac{1}{\chi + \xi} \log N$$

abgeleitet. Es bedeuten χ = Alterswert, $d\chi$ = Dimension im Alter χ , ξ = additiver Zeitwert (mathematisches pränatales Alter), D_{\max} = mathematische Maximaldimension, N = Geschwindigkeitskonstante. Graphisch stellt man die Funktion

dar, indem man den Logarithmen der Dimension auf der Ordinate die um ξ erhöhten reziproken Alterswerte auf der Abszisse gegenüberstellt. Bei zutreffendem ξ liegen die Meßpunkte auf einer Geraden.

3. Die Funktion gestattet mit dem gleichen ξ -Wert die Wiedergabe des Längen- und Gewichtswachstums und dürfte allgemein zur Darstellung des Wachstums von *R. americanus* geeignet sein.

4. Mit drei Parametern enthält die Funktion die Minimalzahl, die mathematisch zur allgemeinen Darstellung von Kurvenverläufen erforderlich ist. Diese sind:

D_{\max} = Maximaldimension, die mathematisch der Organismus bei unendlichem unbegrenztem Wachstum erreichen würde. D_{\max} übernimmt ferner die Anpassung an die gewählte Dimensionseinheit (mm, cm, g etc.).

ξ = additiver Zeitwert, der unter der Voraussetzung unbegrenzter Gültigkeit der beiden anderen Parameter die Zeitspanne wiedergibt, die mathematisch vor Beginn der Alterszählung vergangen wäre, nachdem der Organismus die Dimension 0 überschritten hat. ξ ist ferner ein Ausdruck für die Krümmung der logarithmischen Wachstumskurve. Niedere ξ -Werte kennzeichnen ein starkes Anfangswachstum, das schnell abklingt. Hohe ξ -Werte sind der Ausdruck für einen gleichmäßigeren Wachstumsablauf. Die biologische Bedeutung des ξ -Wertes bleibt zunächst noch ungeklärt.

$\log N$ ist die Geschwindigkeitskonstante, wie der Differentialquotient ergibt:

$$\frac{1}{y} \cdot \frac{dy}{d\chi} = \frac{\ln y}{(\chi + \xi)^2}$$

In Abhängigkeit vom Alterswert bestimmt $\log N$ die Wachstumsgeschwindigkeit. Außerdem übernimmt $\log N$ die Anpassung an die eingesetzte Zeiteinheit.

5. Es werden Verfahren zur Bestimmung der Parameter gegeben und eingehend erläutert.
6. Aus der zahlenmäßig bestätigten Beziehung

$$(\log D_{\max} - \log d_{\chi}) \cdot (\chi + \xi) = \log N$$

die sich aus der logarithmischen Funktion ableitet, ist zu folgern, daß die relative Wachstumskurve ein Ausschnitt aus einer gleichseitigen Hyperbel ist.

7. Die Funktion enthält einen Wendepunkt, dessen Lage sich durch Bildung des zweiten Differentialquotienten ergibt.

$$\text{Wendepunkt} = 1,15 \log N - \xi$$

Die mathematische Lage des Wendepunktes stimmt – soweit erkennbar – mit den Wachstumsdaten von *Roccus* überein.

8. Die Formel gestattet erstmalig die Ableitung der Parameter der allometrischen Funktion aus einer Wachstumsformel. Bei gleichem ξ -Wert ist der Exponent das Verhältnis der Wachstumsgeschwindigkeiten:

$$a = \frac{\log N_1}{\log N_2}$$

Der Faktor b ergibt sich aus der allometrischen Beziehung der Maximalwerte:

$$b = \frac{D_{\max 1}}{D_{\max 2}^a}$$

9. Aus der Beziehung zur allometrischen Formel folgt, daß die Funktion alle Wachs-

tumsvorgänge umfaßt, die allometrisch ablaufen. Sie schließt dadurch auch den Ansatz ein, den VON BERTALANFFY der Ableitung seiner Funktion zugrunde legte. Ein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Darstellungen liegt darin, daß nach der neuen Funktion der Maximalwert nicht durch den Schnittpunkt von Anabolismus und Katabolismus bedingt ist, sondern die Kurven beider Prozesse in ihm tangieren. Trotz der unterschiedlichen Formulierung des Wachstumsvorganges laufen die nach VON BERTALANFFY errechneten Längenwerte weitgehend parallel zu der neuen Funktion.

10. Die neue Funktion gestattet die mathematische Deutung der FORD-WALFORD-Darstellung des Wachstums.
11. Die Auswertung der Wachstumsdaten für *R. saxatilis* führt zu fast dem gleichen ξ -Wert, der für *R. americanus* einzusetzen war. Der andersartige Kurvenverlauf beruht auf höheren Werten für D_{\max} und $\log N$.
12. Beim Wachstum von *R. saxatilis* werden die für das imaginale Wachstum eingesetzten Parameter etwa 8 Wochen nach dem Schlüpfen wirksam.
13. Für das Larvenstadium von *R. saxatilis* errechnet sich ein ξ -Wert von etwa einem Monat. Die große larvale Wachstumsgeschwindigkeit drückt sich in einem sehr hohen Wert für $\log N$ aus. Vor der larvalen Wachstumsperiode liegt die embryonale Wachstumsphase mit noch höherer Wachstumsgeschwindigkeit.
14. Beim Übergang der hohen larvalen in die geringere imaginale Wachstumsgeschwindigkeit liegt in der Wachstumskurve ein Wendepunkt, der sich – im Gegensatz zu dem mathematisch bedingten – auch in der relativen Darstellung als Unstetigkeit abhebt.
15. Die Auswertung der recht unterschiedlichen Wachstumsdaten von *R. saxatilis* von verschiedenen Fundorten ergibt näherungsweise die gleichen ξ -Werte. Mathematisch unterscheiden sich die verschiedenen Populationen vor allem durch die Werte für $\log N$. Die Bestände aus Kalifornien liefern größenordnungsmäßig den gleichen D_{\max} -Wert wie die Fische aus der Chesapeake-Bay, während die Bestände von Massachusetts einen wesentlich tieferen D_{\max} -Wert aufweisen.
16. In der neuen Funktion besitzen die eingesetzten Parameter deutlich gegeneinander abgegrenzte Funktionen. Trotz ihrer einfachen Gestalt übertrifft die Funktion in der Wiedergabe von Wachstumsdaten alle vorliegenden Formulierungen. Überdies besitzt sie den Vorzug einer relativ einfachen mathematischen Handhabung.

Die Auswertung der neuen Wachstumsfunktion erfuhr stärkste Förderung durch die Kollegen Dr. R. NICOLOVIUS vom Rechenzentrum der Universität Hamburg und Dr. M. GILLBRICHT von der Plankton-Abteilung der Biologischen Anstalt Helgoland. Beide verwandten viel Mühe und Zeit auf die Lösung der aufgetretenen mathematischen Fragen. Den beiden Herren bin ich daher zu besonderem Dank verpflichtet. Für die Mithilfe bei den Berechnungen danke ich meinen technischen Assistenten, Fräulein M. MÜHLENKAMP und Herrn P. PFLAUM, ebenso meiner Frau für die Niederschrift und Hilfe bei der Korrektur der Arbeit.

ZITIERTE LITERATUR

- BACKMAN, G., 1931. Das Wachstumsproblem. *Ergebn. Physiol.* **33**, 883–973.
 — 1938. Drei Wachstumsfunktionen (Verhulst, Gompertz, Backman). *Arch. EntwMech. Org.* **138**, 37–58.

- BERTALANFFY, L. VON, 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. 1. Allgemeine Grundlagen der Theorie. *Arch. EntwMech. Org.* **131**, 613–653.
- 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.* **10**, 181–213.
- 1951. Theoretische Biologie. Bd. 2: Stoffwechsel, Wachstum. 2. Aufl. Francke, Bern, 418 pp.
- 1960. Principles and theory of growth. In: Nowinski, W. W. (Ed.): Fundamental aspects of normal and malignant growth. Elsevier, Amsterdam, 137–259.
- 1964. Basic concepts in quantitative biology of metabolism. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **9**, 5–37.
- 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.
- BÜNNING, E., 1963. Die physiologische Uhr. 2. Aufl. Springer, Berlin, 153 pp.
- DUBOIS, E., 1897. Über die Abhängigkeit des Gehirngewichtes von der Körpergröße. *Arch. Anthropol.* **25**, 1–28.
- FITZPATRICK, W. & COOKSON, J. C., 1958. Summary of report on striped bass investigations. *Mass. Div. Mar. Fish. Dep. Nat. Resources. Proj. F4R*, 1–19 (zit. nach: MANSUETI 1961b).
- 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.
- FORSTMAYER, A., 1960. Grundfragen einer allgemeinen Gestaltslehre. Abt., Weinheim/Bergstr., 86 pp. (Privatdr.).
- FRIEDENTHAL, H., 1914. Allgemeine und spezielle Physiologie des Menschenwachstums. Springer, Berlin, 161 pp.
- GOMPERTZ, B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality. *Phil. Trans. R. Soc.* **36**, 513–585 (zit. nach: THOMPSON 1952).
- HUXLEY, J. S., 1932. Problems of relative growth. Methuen, London, 276 pp.
- KRÜGER, F., 1961. Über den Exponenten der Temperaturfunktion biologischer Vorgänge und deren Größenabhängigkeit. *Biol. Zbl.* **80**, 721–750.
- 1962. Über die mathematische Darstellung des tierischen Wachstums. *Naturwissenschaften* **49**, 454.
- 1964. Mathematische Ableitung der allometrischen Wachstumsfunktion. *Zool. Anz.* (Suppl. Bd.) **27**, 249–253.
- 1964. Neuere mathematische Formulierungen der biologischen Temperaturfunktion und des Wachstums. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **9**, 108–124.
- LEHMANN, G., 1951. Das Gesetz der Stoffwechselreduktion in der höheren Tierwelt. *Z. Naturforsch.* **6b**, 216–223.
- LINZBACH, A. J., 1962. Das biologische Wachstum. *Naturwissenschaften* **49**, 368–372.
- LOCKER, A., 1964. Reaktionen metabolisierender Systeme auf experimentelle Beeinflussung, Reiz und Schädigung. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **9**, 38–107.
- LUDWIG, W., 1929. Vergleichende Untersuchungen über Wachstumsgesetze. *Biol. Zbl.* **49**, 735–758.
- 1931. Über vergleichende Wachstumsuntersuchungen. *Biol. Zbl.* **51**, 735–758.
- MANSUETI, R., 1955. White perch eggs and larvae studied in lab. *Md Tidewat. News* **12**, 2–3.
- 1958. Eggs, larvae and young of the striped bass (*Roccus saxatilis*). *Contr. Chesapeake biol. lab.* **112**, 1–35.
- 1961a. Age, growth, and movements of the striped bass, *Roccus saxatilis*, taken in size selective fishing gear in Maryland. *Chesapeake Sci.* **2**, 9–36.
- 1961b. Movements, reproduction, and mortality of the white perch, *Roccus americanus*, in the Patuxent estuary, Maryland. *Chesapeake Sci.* **2**, 142–205.
- MEDAWAR, P. B., 1945. Size, shape and age. In: Clark, W. E. Le Gros & P. B. Medawar (Eds): Essays on growth and form. Oxford Univ. pr., London, 157–187.
- MERRIMAN, D., 1941. Studies on the striped bass (*Roccus saxatilis*) of the Atlantic coast. *Fishery Bull. Fish Wiedl. Serv. U.S.* **50** (35), 1–77 (zit. nach: MANSUETI 1961b).
- MURRAY, H. A., 1925. Physiological ontogeny. 3. Weight and growth rate as functions of age. *J. gen. Physiol.* **9**, 39–48.

- NEEDHAM, J., 1932. Les aspects chimiques de l'hétérogenie embryonnaire. *Bull. Soc. philomat. Paris*.
- OSTWALD, W., 1908. Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge. *Roux's Vortr. H. 5* (zit. nach: TEISSIER 1937).
- PEARL, R. & REED, L. J., 1925. Skew growth curves. *Proc. natr. Acad. Sci. U.S.A.* **11**, 16–22.
- PEARSON, J. S., 1938. Life history of the striped bass or rockfish. *Roccus saxatilis*. *Bull. Bur. Fish., Wash.* **49** (28), 825–851 (zit. nach: MANSUETI 1958).
- PRZIBRAM, H., 1922. Form und Formel im Tierreich. Deuticke, Wien, 172 pp.
- PÜTTER, A., 1920. Wachstumsähnlichkeiten. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **180**, 298–340.
- RAMEAUX, M. & SARRUS, 1837/39. *Bull. Acad. Méd.* **2** u. **3** (zit. nach THOMPSON 1952).
- REEVE, E. C. R. & HUXLEY, J. S., 1945. Some problems in the study of allometric growth. In: Clark, W. E. Le Gros & P. B. Medawar (Eds): *Essays on growth and form*. Oxford Univ. pr., London, 122–155.
- RIFFENBURGH, R. H., 1960. A new method for estimating parameters for the Gompertz curve. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.* **25**, 285–293.
- ROBERTSON, T. B., 1926. The analysis of growth of the white mouse into its constituent processes. *J. gen. Physiol.* **8**, 463–501.
- SCHMALHAUSEN, I., 1926. Die embryonale Wachstumskurve des Hühnchens. *Arch. EntwMech. Org.* **108**, 322–387.
- 1928. Das Wachstumsgesetz und die Methode der Bestimmung der Wachstumskonstante. *Arch. EntwMech. Org.* **113**, 462–519.
- 1929. Zur Wachstumstheorie. *Arch. EntwMech. Org.* **116**, 567–603.
- SCOFIELD, E. C., 1931. The striped bass of California (*Roccus saxatilis*). *Fishery Bull. Calif.* **29**, 1–84.
- SNELL, O., 1891. Die Abhängigkeit des Gehirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Arch. Psychiat. Nerv. Krankh.* **23**, 436–446.
- TAYLOR, C. C., 1962. Growth equations with metabolic parameters. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.* **17**, 270–286.
- TEISSIER, G., 1928. Croissance des populations et croissance des organismes. *Annls. Physiol. Physicochim. biol.* **3**.
- 1934. Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Actual. scient. ind.* **95**, 1–39.
- 1937. Les lois quantitatives de la croissance. *Actual. scient. ind.* **455**, 1–47.
- THOMPSON, D'ARCY W., 1952. *On growth and form*. Vol. 1. 2nd ed. Univ. pr. Cambridge, 464 pp.
- VERHULST, P. F., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corresp. math.* **10**, 113–121 (zit. nach: THOMPSON 1952).
- WALFORD, L. A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull. mar. biol. lab., Woods Hole* **90**, 141–147.
- WATERMANN, T. H., 1962. Revolution for biology. *Am. Scient* **50**, 548–569.
- WEYMOUTH, F. W., McMILLIN, H. C. & RICH, W. H., 1931. Latitude and relative growth in the razor clam *Siliqua patula*. *J. exp. Biol.* **8**, 228–249.
- YATES, R. J. & LARKIN, P. J., 1964. Variations in daily weight in dairy cattle. *Nature, Lond.* **202**, 620–621.