

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Eine Diskussion der BERTALANFFY-Funktionen und ihre Anwendung zur Charakterisierung des Wachstums von Fischen

VON KURT HOHENDORF

Zusammenfassung: In der vorliegenden Arbeit werden die beiden Funktionen v. BERTALANFFYS für das Längenwachstum und für das Gewichtswachstum ausführlich diskutiert und eine Reihe ihrer Eigenschaften abgeleitet. Diese Beziehungen und die mathematische Bedeutung der Parameter t_0 , K und L_∞ bzw. W_∞ ermöglichen ihre biologisch sinnvolle Interpretation. Es sind spezifische Wachstumsparameter, die sich zur Charakterisierung verschiedener Wachstumstypen eignen. Ferner wird die Übereinstimmung von BERTALANFFYS Längenfunktion mit dem linearen Wachstumsgesetz von FORD für beliebige Zeitintervalle bewiesen. Durch die Verwendung dieser linearen Beziehung als Rekursionsformel für die BERTALANFFY-Funktionen kann ein einfaches und leicht anwendbares Verfahren zur exakten Bestimmung der Parameterwerte und der Wachstumswerte auf rein rechnerischem Wege angegeben werden. Mit dieser Methode wurden die Wachstumskurven einiger Fischarten berechnet und die BERTALANFFYSchen Wachstumsparameter zum Vergleich und zur Charakterisierung ihres Wachstums herangezogen. Untersucht und diskutiert wurde das Längenwachstum von Ostsee- und Nordsee-Steinbutt, Island-Heilbutt, Sprot der Kieler Bucht, Ostseelachs, Roter Thun und Aal sowie das Gewichtswachstum des Nordsee-Steinbutt, des Ostseelachses und des Roten Thun.

A discussion of the BERTALANFFY-functions and their application on the characterisation of the growth of fish (Summary): In this study both functions of v. BERTALANFFY describing the growth of length and of weight are discussed in detail, and a number of their characteristics are derived. These relations and the mathematical significance of the parameters t_0 , K and L_∞ or W_∞ enable us to discuss their biological interpretation. They are specific growth-parameters which are usefull for the characterisation of different types of growth. Further the conformity between BERTALANFFYS length-equation and the linear growth-law of FORD for any time intervals are proved. By using this linear relation as a recursion formula for the calculation of the BERTALANFFY-functions we get a simple and practicable method for the determination of the exact values of the parameters and of the growth curve on a purely arithmetic basis. The growth rates of some species of fish have been calculated by using this method. Their BERTALANFFY growth-parameters were used for the characterisation and comparison of their growth-types. Growth of length was investigated and discussed on Turbot of the Baltic and of the North-Sea, Halibut of Islandic waters, Sprat of Kiel Bay, Baltic Salmon, Red Tunny and Eel, growth of weight on Turbot, Baltic Salmon and Red Tunny.

A. Einleitung

In den vergangenen Jahren ist wiederholt darauf hingewiesen worden, daß sich die beiden von v. BERTALANFFY (1934, 1938) entwickelten Funktionen zur Beschreibung des Längen- und Gewichtswachstums zwar recht gut eignen, ihre mathematische Handhabung und Anwendung aber kompliziert und umständlich sei (HEMPEL und SAHRHAGE 1961, BÜCKMANN 1963, KRÜGER 1964, 1965). Bereits BEVERTON & HOLT (1956) geben ein relativ einfaches graphisches Verfahren zur Bestimmung der Parameter in den BERTALANFFY-Formeln an, das auf einer Methode der linearen Darstellung des Längenwachstums beruht. Jedes zeichnerische Lösungsverfahren hat aber den Nachteil, daß die erhaltenen Werte nicht immer exakt und reproduzierbar sind. Das gilt in diesem Fall in besonderem Maße für die Endwerte L_∞ bzw. W_∞ . Diese graphische Methode erfordert außerdem die möglichst genaue Festlegung von zwei Regressionsgeraden, zu deren Berechnung die zweimalige Anwendung des Prinzips der kleinsten Fehlerquadratsumme mit einem nicht unerheblichen Rechenaufwand notwendig ist. In dieser Arbeit

wird gezeigt, daß die Bestimmung der Wachstumsparameter und der Längen- bzw. Gewichtswerte nach den BERTALANFFY-Formeln exakter und weniger aufwendig auf rein rechnerischem Wege erfolgen kann. Es wird dazu ebenfalls das von BEVERTON & HOLT angewandte Prinzip zugrundegelegt, wobei aber kaum mehr als die Hälfte der dort notwendigen Rechenarbeit erforderlich ist. Die Berechnungsmethode ist so einfach und übersichtlich angelegt, daß es jedem Biologen möglich sein sollte, mit Hilfe einer Tischrechenmaschine und einer Logarithmen- bzw. Funktionstafel (z. B. ROTTMANN 1959) die Parameter und Wachstumskurven nach v. BERTALANFFY exakt zu bestimmen. Keines der bisher für die bekannten Wachstumsfunktionen mit drei oder mehr Parametern (GOMPertz 1825, ROBERTSON 1923, PEARL und REED 1923, BRODY 1945, KRÜGER 1965) angegebenen Verfahren zur exakten Parameterbestimmung und Berechnung der Wachstumswerte ist in seiner Handhabung so einfach und bequem wie dieses für die BERTALANFFY-Formeln. Zur Erläuterung dieser Methode und zur Interpretation der BERTALANFFYschen Parameter wird das Wachstum einiger Fischarten untersucht, diskutiert und miteinander verglichen.

Neben der ausgezeichneten Eignung der BERTALANFFY-Funktionen für reine Wachstumsuntersuchungen an Fischen hat die Formel für das Gewichtswachstum noch eine weitere große Bedeutung in der Fischereibiologie, nämlich bei der Aufstellung populationsdynamischer Modelle und für bestandskundliche Berechnungen. Zu ihrem besseren Verständnis sollen die Funktionen daher zunächst etwas ausführlicher diskutiert und einige ihrer Eigenschaften abgeleitet werden.

Herrn Prof. Dr. R. Kändler bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für die Überlassung und Beschaffung von Daten-Material sehr zu Dank verpflichtet.

B. Diskussion der BERTALANFFY-Funktionen und Interpretation ihrer Parameter

1. Längenwachstum

v. BERTALANFFYs Formel für das Längenwachstum lautet in der Form von BEVERTON & HOLT (1956):

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

Diese Funktion enthält als unabhängige Variable das Alter t (meist in Jahren), als abhängige Veränderliche die Länge L_t und die 3 Parameter L_∞ , K und t_0 . Die geometrische Form der zu diesem Funktionstyp gehörigen Kurven kann man leicht aus dem Verlauf der e -Funktion durch je eine Spiegelung an den beiden Koordinatenachsen und eine Translation um den Wert $+1$ in der Ordinatenrichtung herleiten. Es handelt sich um eine nicht genau im Koordinatennullpunkt beginnende, kontinuierlich mit abnehmender Geschwindigkeit (Steigung) wachsende Kurve, die sich asymptotisch einem Maximalwert L_∞ annähert (vgl. Abb. 1).

Deutung der Parameter:

a) Aus Gleichung (1) folgt für $t = t_0$: $L_{t_0} = 0$. Der Zeitpunkt t_0 ist also der Anfangspunkt der Wachstumskurve. Da t_0 im allgemeinen negativ ist und damit vor der Geburt ($t = 0$) liegt, wäre dieser Zeitpunkt als Beginn des Wachstums überhaupt zu bezeichnen, d. h. entweder als die Zeit von der Befruchtung oder sogar vom Beginn der Eireifung bis zur Geburt. Entsprechend der Bezeichnungweise von KRÜGER (1962) könnte man daher t_0 das „praenatale Alter“ nennen. Eine biologische Deutung in diesem Sinne ist vorläufig aber noch problematisch, da für eine Interpretation von t_0 als Beginn der Eireifung noch eingehende Untersuchungen über deren Dauer notwendig sind. Außer-

dem sind auch positive Werte für t_0 berechnet worden. In diesem Falle ist t_0 als rein rechnerische Hilfsgröße zu betrachten, die ausschließlich der möglichst guten Anpassung des berechneten Kurvenverlaufs an die empirischen Wachstumswerte der ersten Jahrgänge dient.

Der Parameter t_0 läßt sich gleichwertig auch durch einen anderen Parameter ersetzen. Für $t = 0$ erhält man nämlich aus (1):

$$L_0 = L_\infty (1 - e^{K \cdot t_0}).$$

Hieraus folgt $L_\infty \cdot e^{K \cdot t_0} = L_\infty - L_0$. Wenn man Gleichung (1) folgendermaßen schreibt,

$$L_t = L_\infty - L_\infty \cdot e^{K \cdot t_0} \cdot e^{-K \cdot t},$$

und den eben erhaltenen Ausdruck für $L_\infty \cdot e^{K \cdot t_0}$ in diese Gleichung einsetzt, bekommt man die von v. BERTALANFFY ursprünglich angegebene Form seiner Längenwachstumsfunktion:

$$L_t = L_\infty - (L_\infty - L_0) \cdot e^{-K \cdot t} \quad (1a)$$

Der Parameter L_0 wäre dann sinngemäß als „Geburtslänge“ zu deuten. Bei den Fischen ist das die Länge des soeben aus dem Ei geschlüpften Stadiums. Wie sich später herausstellen wird, hat auch dieser Parameter ebenso wie t_0 zunächst nur theoretische Bedeutung, da die ermittelten Werte für L_0 im allgemeinen wesentlich höher als die tatsächlichen Geburtslängen liegen. Aus diesem Grunde ist schon wiederholt darauf hingewiesen worden, daß nicht mit denselben Parametern sowohl das Larvalwachstum als auch das der adulten Tiere zufriedenstellend beschrieben werden kann. Das trifft im Prinzip aber für alle Wachstumsfunktionen zu. Zur eindeutigen Klärung der biologischen Bedeutung der Parameter t_0 bzw. L_0 sind daher umfangreiche und genaue Untersuchungen über das Wachstum der Larval- und Jugendstadien erforderlich.

b) Aus den Gleichungen (1) bzw. (1a) folgt für $t \rightarrow \infty$: $L_t \rightarrow L_\infty$; d. h. mit fortschreitendem Alter nähert sich das Wachstum einem Maximalwert. L_∞ wird daher als „Endlänge“, genauer „mittlere Endlänge“, der untersuchten Population bezeichnet. Noch besser ist vielleicht der Ausdruck „physiologisch mögliche Endlänge“. Eine biologische Deutung dieses Parameters ist durchaus sinnvoll und von praktischem Nutzen. Speziell das Wachstum der Fische kommt nämlich nicht zum völligen Stillstand, wie beispielsweise das des Menschen, wenn er „erwachsen“ ist, sondern dauert mit asymptotisch abnehmender Wachstumsgeschwindigkeit ständig an. Wenn viele der errechneten Endgrößen auch wesentlich höher als die tatsächlich gemessenen Maximalwerte von Fischen sind, so liegen die meisten dieser Werte jedoch in der richtigen Größenordnung, wie sie durchaus in der Natur anzutreffen sind.

c) Für die Deutung des Parameters K ist zunächst wichtig, welche Dimension er besitzt. Diese muß $\left[\frac{1}{\text{Zeit}} \right]$ sein, da der Ausdruck $(t - t_0)$ im Exponenten der e-Funktion aus Gleichung (1) eine Zeitdimension ist, die Exponenten von Exponentialfunktionen aber dimensionslos sind¹⁾.

¹⁾ Da K die Dimension $\left[\frac{1}{\text{Zeit}} \right]$ hat, könnte man auch statt K den Parameter $T = \frac{1}{K}$ mit der Dimension [Zeit] einführen, so daß die Funktion (1) folgende Form erhält:

$$L_t = L_\infty \cdot \left(1 - e^{-\frac{t-t_0}{T}} \right) \quad (1b)$$

An der Stelle $t - t_0 = \frac{1}{K}$, bzw. $t = \frac{1}{K} + t_0$, ist die erreichte Länge $L_t = L_\infty \cdot \left(1 - \frac{1}{e}\right) = 0,63 \cdot L_\infty$. Nach der Zeit $\frac{1}{K}$ (von t_0 an gerechnet) hat der Organismus also 63% seiner physiologisch möglichen Endlänge, d. h. etwa seine $\frac{2}{3}$ -Länge erreicht¹⁾. Wie schnell dies geschieht, hängt allein von dem Wert von K ab. Je größer K ist, um so früher ist der Organismus zu seiner $\frac{2}{3}$ -Größe herangewachsen, d. h. um so schnellwüchsiger ist er. Daraus folgt, daß K ein Maß für die relative Wachstumsgeschwindigkeit ist, relativ in Bezug auf die mögliche Endlänge L_∞ ²⁾. Diese Interpretation von K wird durch drei weitere Eigenschaften der BERTALANFFY-Funktion, die später abgeleitet werden, noch bestätigt.

Eindeutig bewiesen werden kann die Bedeutung von K als ein „Parameter der Wachstumsgeschwindigkeit“ aber bereits an dieser Stelle durch die 1. Ableitung der Wachstumfunktion (1):

$$L_t' = \frac{dL}{dt} = K \cdot L_\infty \cdot e^{-K(t-t_0)} \quad (2)$$

Setzen wir in diese Gleichung für $e^{-K(t-t_0)} = \frac{L_\infty - L_t}{L_\infty}$ (folgt aus (1)) ein, so erhalten wir als Formel für die Geschwindigkeit des Längenwachstums:

$$L_t' = \frac{dL}{dt} = K \cdot (L_\infty - L_t) \quad (2a)$$

Hieraus ist ersichtlich, daß K eine „Geschwindigkeitskonstante“ ist, von deren Größe die Wachstumsgeschwindigkeit direkt abhängt. Als Funktion der Länge L_t stellt Gleichung (2a) eine Gerade dar, deren Steigung den Wert K hat (vgl. Abb. 1a). Für $t = t_0$ erhält man aus (2) bzw. (2a) den Wert $L_{t_0}' = K \cdot L_\infty$. Das ist die Steigung der Tangente im Ursprungspunkt der Wachstumskurve, für deren genaue Zeichnung diese Tangente eine große Hilfe sein kann.

Aus (2a) erhält man folgende Formel für die spezifische Wachstumsgeschwindigkeit des Längenwachstums, die ebenfalls vom Parameter K abhängig ist:

$$\frac{L_t'}{L_t} = \frac{dL}{dt} \cdot \frac{1}{L_t} = K \cdot \left(\frac{L_\infty}{L_t} - 1\right) \quad (2b)$$

¹⁾ Eine andere Möglichkeit wäre, diesen Parameter als Halbwertszeit T zu definieren, daß also nach der Zeit T nicht $\frac{2}{3}$ der möglichen Endlänge sondern die Hälfte des Endwerts erreicht ist.

D. h. für $t - t_0 = T$ muß dann gelten: $L_\infty \cdot \left(1 - e^{-\frac{t-t_0}{T} \cdot c}\right) = \frac{1}{2} L_\infty \rightarrow e^{-c} = \frac{1}{2} \rightarrow e^c = 2$.

Damit wird:

$$L_t = L_\infty \cdot \left(1 - 2^{-\frac{t-t_0}{T}}\right) = L_\infty \cdot \left(1 - e^{-\frac{t-t_0}{T} \cdot \ln 2}\right) \quad (1c)$$

Diese Formel hat aber den Nachteil, daß die Exponentialfunktion 2^{-x} im allgemeinen nicht tabelliert vorliegt und die Berechnung über e^{-x} durch den Faktor $\ln 2$ im Exponenten etwas umständlicher wird.

²⁾ Man kann mit demselben Verfahren auch berechnen, in welchem Alter der Organismus jeden beliebigen anderen Prozentsatz seiner möglichen Endlänge erlangt. Beispiel: Wann hat er 90% von L_∞ erreicht?

In dem Fall ist: $1 - e^{-K(t-t_0)} = 0,90 \rightarrow e^{-K(t-t_0)} = 1 - 0,90 = 0,10 \rightarrow K(t-t_0) = 2,30 \rightarrow t_{90\%} = \frac{2,30}{K} + t_0$.

2. Beziehung zu dem Wachstumsgesetz von FORD und WALFORD.

FORD (1933) fand bei Wachstumsuntersuchungen am Hering, daß man eine lineare Funktion erhält, wenn man in einem Koordinatensystem die Länge aufeinanderfolgender Jahre gegeneinander aufträgt (d. h. L_{t+1} gegen L_t):

$$L_{t+1} = a + b \cdot L_t \quad (3)$$

Das ist die Gleichung einer Geraden mit dem Ordinatenabschnitt a und der Steigung b . Unabhängig von FORD gelangte später WALFORD (1946) zu derselben linearen Beziehung, die er mit Erfolg auf das Wachstum verschiedener Fischarten anwandte.

Die Behauptung für die Gültigkeit dieser linearen Beziehung kann noch erweitert werden: Man braucht nicht unbedingt Jahresunterschiede für die Längenmessungen, sondern es genügen dafür beliebige, aber gleiche Zeitabstände, also z. B. Halbjahres- oder Monatsintervalle. Für diese Art der Darstellung ist auch eine absolute Altersbestimmung am Anfang nicht erforderlich, benötigt werden lediglich Längenmessungen in gleichen Zeitabständen. In allgemeiner Form lautet dann Gleichung (3):

$$L_{t+\tau} = a + b \cdot L_t \quad (3a)$$

Es kann nun gezeigt werden, daß die Wachstumsformel von FORD mit der BERTALANFFY-Funktion (1) des Längenwachstums identisch ist. Zunächst sollen die Beziehungen, die dann natürlich zwischen den Konstanten a und b der Formel (3a) einerseits und den Parametern L_∞ , K und t_0 der BERTALANFFY-Funktion andererseits bestehen müssen, abgeleitet werden. Dazu dient eine kleine Wertetabelle für bestimmte L_t -Werte, ermittelt nach der BERTALANFFY-Gleichung (1):

t	L_t berechnet nach (1)
t_0	$L_{t_0} = 0$
$t_0 + \tau$	$L_{t_0 + \tau} = L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau})$
$t_0 + 2\tau$	$L_{t_0 + 2\tau} = L_\infty \cdot (1 - e^{-2K \cdot \tau})$

Aus Formel (3a) erhält man nun:

a) Für $t = t_0$: $L_{t_0 + \tau} = a + b \cdot L_{t_0}$

Mit den Werten aus der Wertetabelle ergibt sich hieraus:

$$L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau}) = a + b \cdot 0$$

Daraus folgt: $a = L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau}) = L_{t_0 + \tau} \quad \dots (4)$

und für $\tau = 1$: $a = L_\infty \cdot (1 - e^{-K}) = L_{t_0 + 1} \quad (4a)$

b) Für $t = t_0 + \tau$: $L_{t_0 + 2\tau} = a + b \cdot L_{t_0 + \tau}$

oder $L_\infty \cdot (1 - e^{-2K \cdot \tau}) = L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau}) + b \cdot L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau})$

Nach der Formel $(a^2 - b^2) = (a + b)(a - b)$ wird $(1 - e^{-2K \cdot \tau}) = (1 + e^{-K \cdot \tau})(1 - e^{-K \cdot \tau})$.

Damit kann man die letzte Gleichung durch den Faktor $L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau})$ dividieren und erhält:

$$1 + e^{-K \cdot \tau} = 1 + b$$

oder: $b = e^{-K \cdot \tau} \quad (5)$

und für $\tau = 1$: $b = e^{-K} \quad (5a)$

Im Folgenden können wir nun den Beweis für die Übereinstimmung der Formeln (1) und (3a) allgemein führen, der den Spezialfall $\tau = 1$ enthält:

Voraussetzung:
$$L_t = L_\infty \cdot (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

Behauptung: Dann gilt für alle t und τ :

$$\begin{aligned} L_{t+\tau} &= a + b \cdot L_t \\ \text{mit } a &= L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau}) \\ \text{und } b &= e^{-K \cdot \tau} \end{aligned}$$

Beweis: Die rechte Seite der behaupteten Gleichung (3a) wird:

$$\begin{aligned} \underline{a + b \cdot L_t} &= L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau}) + e^{-K \cdot \tau} \cdot L_\infty \cdot (1 - e^{-K(t-t_0)}) \\ &= L_\infty \cdot (1 - e^{-K \cdot \tau} + e^{-K \cdot \tau} - e^{-K \cdot \tau} \cdot e^{-K(t-t_0)}) \\ &= L_\infty \cdot (1 - e^{-K(t+\tau-t_0)}) = L_{t+\tau, q \cdot e \cdot d} \end{aligned}$$

Speziell gilt für $\tau = 1$ Formel (3):

$$L_{t+1} = L_\infty \cdot (1 - e^{-K}) + e^{-K} \cdot L_t \quad (6)$$

Dagegen ist die Ableitung der BERTALANFFY-Funktionen bzw. die Beweisführung für die Übereinstimmung der Wachstumsgesetze von FORD/WALFORD und v. BERTALANFFY, die BÜCKMANN (1938, 1963) gegeben hat, nicht einwandfrei. Sie trifft nur zu für einen Spezialfall dieser Funktion, nämlich wenn in der Bezeichnung von BÜCKMANN (1963, p. 67 und 68) $b = 1$ und $t_0 = 0$, d. h. aber auch $L_0 = 0$, sind (richtig wird es mit dem Ansatz L_{t_0+1} statt L_1).

Das Wachstumsgesetz von FORD kann als Rekursionsformel der BERTALANFFY-Funktion aufgefaßt werden. Sie gibt die Möglichkeit, auf eine relativ einfache Weise die BERTALANFFYSCHEN Wachstumsparameter aus den Konstanten a und b zu berechnen (vgl. BEVERTON & HOLT 1956). Da Formel (3) eine lineare Funktion mit nur zwei Konstanten darstellt, lassen letztere sich sehr einfach bestimmen. Das Verfahren zur Berechnung der Konstanten und Parameter wird im nächsten Abschnitt behandelt. Außerdem bietet das FORD/WALFORD-Gesetz den Vorteil, sämtliche exakten Wachstumswerte für jede Jahresklasse t ganz einfach und bequem rekursiv zu berechnen, wenn man außer den Konstanten a und b einen Ausgangswert genau kennt.

Aus der Rekursionsformel (6) lassen sich drei weitere Eigenschaften der BERTALANFFY-Funktion ableiten, die die Bedeutung des Parameters K näher charakterisieren.

(a) Aus (6) folgt: $L_{t+1} = L_\infty - L_\infty \cdot e^{-K} + L_t \cdot e^{-K} = L_\infty \cdot (L_\infty - L_t) \cdot e^{-K}$
 $\Rightarrow L_\infty - L_{t+1} = (L_\infty - L_t) \cdot e^{-K} \quad (7)$

Das heißt: Der Differenzbetrag zwischen dem Endwert L_∞ und der erreichten Länge ist stets ein konstanter Prozentsatz dieser Differenz ein Jahr zuvor, nämlich e^{-K} .

Oder: Das Verhältnis aus den Differenzen zwischen möglicher Endlänge und erreichter Länge zweier aufeinanderfolgender Jahre ist konstant:

$$\frac{L_\infty - L_{t+1}}{L_\infty - L_t} = e^{-K} = b = \text{const.} \quad (7a)$$

e^{-K} ist also ein Maß für die Geschwindigkeit, mit der die physiologisch mögliche Endgröße angenähert wird.

(b) Der Zuwachs pro Jahr ($L_{t+1} - L_t$) ist stets derselbe Bruchteil der Differenzlänge zwischen Endwert und erreichter Länge im vergangenen Jahr; denn aus (6) folgt durch Subtraktion von L_t :

$$\begin{aligned} L_{t+1} - L_t &= L_\infty \cdot (1 - e^{-K}) + e^{-K} \cdot L_t - L_t \\ \Rightarrow L_{t+1} - L_t &= (L_\infty - L_t) (1 - e^{-K}) \end{aligned} \quad (8)$$

Oder: Der Quotient aus jährlicher Wachstumsrate und dem Fehlbetrag am möglichen Endwert zu Beginn dieses Zuwachses ist konstant:

$$\frac{L_{t+1} - L_t}{L_\infty - L_t} = 1 - e^{-K} = \text{const.} \quad (8a)$$

Man kann den Wert $(1 - e^{-K})$ als relative Wachstumsverminderung beim Annähern der möglichen Endgröße bezeichnen.

(c) Das Verhältnis der Zuwachsraten zweier aufeinanderfolgender Jahre ist konstant. Aus (8) folgt nämlich durch Quotientenbildung:

$$\frac{L_{t+2} - L_{t+1}}{L_{t+1} - L_t} = \frac{(L_\infty - L_{t+1}) (1 - e^{-K})}{(L_\infty - L_t) (1 - e^{-K})} = \frac{L_\infty - L_{t+1}}{L_\infty - L_t}$$

und weiter aus (7a):

$$\frac{L_{t+2} - L_{t+1}}{L_{t+1} - L_t} = e^{-K} = b = \text{const.} \quad (9)$$

Oder: Der Längenzuwachs pro Jahr ist stets der gleiche Prozentsatz der vorherigen Zuwachsrate:

$$L_{t+1} - L_t = (L_t - L_{t-1}) \cdot e^{-K} \quad (9a)$$

Diese Eigenschaft hatten auch FORD (1933), WAGLER (1936) und WALFORD (1946) empirisch für das Wachstum einiger Fischarten festgestellt und als Ausgangspunkt für die Aufstellung ihrer Wachstumsformel genommen. Die Bruchteile bzw. Prozentsätze e^{-K} und $(1 - e^{-K})$ dieser 3 Eigenschaften sind allein abhängig von dem Wert der Konstanten K . Dieser Parameter charakterisiert hier jeweils die Geschwindigkeitsabnahme bzw. die Wachstumsverminderung des Längenwachstums. Die jährlichen Zuwachsraten bzw. Wachstumsverminderungen werden relativ zu den vorjährigen Wachstumsraten durch K gekennzeichnet. Damit ist nochmals gezeigt, daß K ein Maß für die relative Wachstumsgeschwindigkeit in der BERTALANFFY-Funktion ist. Eine ähnliche Interpretation geben auch BEVERTON & HOLT (1957) dem Parameter K durch den Ausdruck „intrinsic development rate“, der vielleicht mit „artspezifische Entwicklungsrate“ übersetzt werden kann. Der Hinweis auf das Wachstumsgeschwindigkeitsmaß als Charakteristikum von K wird meiner Ansicht nach aber der Bedeutung dieses Parameters noch mehr gerecht und gibt außerdem für den praktischen Gebrauch zur Kennzeichnung des Wachstums von Organismen eine bessere Vorstellung von dieser Größe. Im Hinblick auf die Anwendung der BERTALANFFY-Funktion und ihrer Parameter für Wachstumsuntersuchungen sind auch die Ausdrücke „Abbau-Konstante“ oder „Abbaukoeffizient“, englisch „parameter of catabolism“, die HEMPEL und SAHRHAGE (1961) angeben, zur Charakterisierung des Wachstums nicht sehr gut geeignet, da diese Begriffe weder die meßbare Zuwachsrate noch die Wachstumsgeschwindigkeit anschaulich beinhalten. In welcher Weise die Wachstumsabnahme mit der Größe von K zusammenhängt, kann man Tabelle 1 entnehmen, die für einige Werte von K die Verminderungsraten $e^{-K} = b$ und $(1 - e^{-K})$ der drei Eigenschaften enthält.

Tabelle 1

Wertetabelle für die Verminderungsraten des Wachstums $b = e^{-K}$ und $(1 - e^{-K})$ in Abhängigkeit vom Parameter K

K	$b = e^{-K}$	$1 - e^{-K}$	K	$b = e^{-K}$	$1 - e^{-K}$
0,00	1,00	0	0,90	0,41	0,59
0,05	0,95	0,05	0,95	0,39	0,61
0,10	0,90 ₅	0,09 ₅	1,00	0,37	0,63
0,15	0,86	0,14	1,10	0,33	0,67
0,20	0,82	0,18	1,20	0,30	0,70
0,25	0,78	0,22	1,30	0,27	0,73
0,30	0,74	0,26	1,40	0,25	0,75
0,35	0,70 ₅	0,29 ₅	1,50	0,22	0,78
0,40	0,67	0,33	1,60	0,20	0,80
0,45	0,64	0,36	1,70	0,18	0,82
0,50	0,61	0,39	1,80	0,16 ₅	0,83 ₅
0,55	0,58	0,42	1,90	0,15	0,85
0,60	0,55	0,45	2,00	0,13 ₅	0,86 ₅
0,65	0,52	0,48	2,50	0,08	0,92
0,70	0,50	0,50	3,00	0,05	0,95
0,75	0,47	0,53	3,50	0,03	0,97
0,80	0,45	0,55	4,00	0,02	0,98
0,85	0,43	0,57	4,50	0,01	0,99

3. Gewichtswachstum

Die Formel v. BERTALANFFYS für das Gewichtswachstum lautet:

$$W_t = W_\infty \cdot (1 - e^{-K(t-t_0)})^3 \quad (10)$$

Sie leitet sich von der Funktion für das Längenwachstum ab unter der Voraussetzung, daß das Wachstum der Organismen isometrisch und unter gleichbleibendem spezifischen Gewicht erfolgt. Dann gilt nämlich zwischen der Körperlänge L_t und dem Gewicht W_t die Beziehung $W_t = q \cdot L_t^3$, q = Längen-Gewichts-Koeffizient.

Die Wachstumfunktion für das Gewicht enthält analog der Längenformel die drei Parameter W_∞ , K und t_0 . Statt t_0 kann man auch hier wieder den Parameter $W_0 = W_\infty \cdot (1 - e^{K \cdot t_0})^3$ einführen, mit dem Gleichung (10) folgende Form bekommt:

$$W_t = [W_\infty^{1/3} - (W_\infty^{1/3} - W_0^{1/3}) \cdot e^{-K \cdot t}]^3$$

Die Interpretation der Parameter kann entsprechend wie für die Funktion des Längenwachstums mit den gleichen Einschränkungen übernommen werden. Danach bedeutet also:

- W_∞ = „physiologisch mögliches Endgewicht“
- K = „Maß für die relative Wachstumsgeschwindigkeit“
(„Geschwindigkeitsparameter“)
- t_0 = „praenatales Alter“
- W_0 = „Geburtsgewicht“

Für K kann die Parameterdeutung nur sinngemäß und nicht wörtlich übernommen werden. Zum Zeitpunkt $t = \frac{1}{K} + t_0$ oder nach der Zeit $\frac{1}{K}$ (von t_0 an gerechnet) hat der Organismus nämlich nicht $\frac{2}{3}$ sondern erst etwa $\frac{1}{4}$ seines möglichen Endgewichts erreicht.

Denn für $t - t_0 = \frac{1}{K}$ wird: $W_t = W_\infty \cdot \left(1 - \frac{1}{e}\right)^3 = W_\infty \cdot 0,632^3 \approx 0,25 W_\infty$.

Für die Kubikwurzeln der Gewichte erhält man genau die gleiche Funktion wie für das Längenwachstum:

$$\sqrt[3]{W_t} = \sqrt[3]{W_\infty} \cdot (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (10b)$$

Ganz analog lautet daher mit den dritten Wurzeln der Gewichte die Rekursionsformel für das Gewichtswachstum

$$\sqrt[3]{W_{t+1}} = a + b \cdot \sqrt[3]{W_t} \quad (11)$$

mit folgenden Beziehungen zwischen den Konstanten a und b und den BERTALANFFY-Parametern:

$$\begin{aligned} a &= \sqrt[3]{W_\infty} \cdot (1 - e^{-K}) \\ b &= e^{-K} \end{aligned}$$

Damit erhält Gleichung (11) die Form:

$$\sqrt[3]{W_{t+1}} = \sqrt[3]{W_\infty} \cdot (1 - e^{-K}) + e^{-K} \cdot \sqrt[3]{W_t} \quad (11a)$$

Mit Hilfe von Formel (11a) kann man die 3 Eigenschaften (7), (8) und (9), die für die Längenwachstumsfunktion gelten, entsprechend auch für die Kubikwurzeln des Gewichts ableiten. Und ebenso kann man, die lineare Rekursionsformel (11) zugrunde legend, die einfache Methode zur Berechnung der Parameter übernehmen, wobei man allerdings nicht von den Gewichtswerten selbst sondern von deren Kubikwurzeln auszugehen hat. Und schließlich ist auch wieder das einfache und bequeme Verfahren zur exakten Berechnung der Gewichtswerte der BERTALANFFY-Funktion nach der Rekursionsformel (11) anwendbar, wenn man die Konstanten a und b und außerdem einen Gewichtswert für ein bestimmtes Alter genau bestimmt hat.

Geometrische Form der Gewichtskurve

Der Typ der zu der Funktion (10) gehörigen Wachstumskurve ist eine Sigmoidkurve. Sie hat ihren Ursprung nicht genau im Koordinatennullpunkt sondern bei dem Wert t_0 , der meist negativ ist, und besitzt einen Wendepunkt im Anfangsteil des Kurvenverlaufs, der als Umschlagszeitpunkt zwischen dem exponentiell ansteigenden und sich verlangsamenden Gewichtswachstum zu deuten ist. Mit abnehmender Wachstumsgeschwindigkeit nähert sich dann die Gewichtskurve asymptotisch dem Maximalwert W_∞ (vgl. Abb. 2).

Zur Ermittlung der Formel für die Wachstumsgeschwindigkeit des Gewichts nach der BERTALANFFY-Funktion benötigen wir die 1. Abteilung von Gleichung (10).

$$W_t' = \frac{dW}{dt} = 3K \cdot W_\infty \cdot (1 - e^{-K(t-t_0)})^2 \cdot e^{-K(t-t_0)} \quad (12)$$

Die Exponentialausdrücke in dieser Gleichung können mit Hilfe von Formel (10b) ersetzt werden, so daß wir folgende Geschwindigkeitsfunktion des Gewichtswachstums erhalten:

$$W_t' = \frac{dW}{dt} = 3K \cdot W_t \cdot \left[\left(\frac{W_\infty}{W_t} \right)^{1/3} - 1 \right] \quad (12a)$$

Man erkennt aus dieser Gleichung, daß K auch der „Geschwindigkeitsparameter“ des Gewichtswachstums ist. Diese Geschwindigkeitsfunktion ist nicht linear, sie wächst kontinuierlich vom Wert Null (für $t = t_0$) bis zu einem Maximum an, um dann bei Annäherung an W_∞ wieder auf Null abzufallen (vgl. Abb. 2a). Das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit wird im Wendepunkt der Gewichtskurve erreicht. Die Formel für

die spezifische Wachstumsgeschwindigkeit des Gewichts läßt sich leicht aus (12a) ableiten:

$$\frac{W_t'}{W_t} = \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W_t} = 3K \cdot \left[\left(\frac{W_\infty}{W_t} \right)^{1/3} - 1 \right] \quad (12b)$$

Zur Bestimmung der Koordinaten des Wendepunkts (t_w , W_w) benötigen wir noch die 2. Ableitung der Funktion (10):

$$W_t'' = 3K^2 \cdot W_\infty \cdot e^{-K(t-t_0)} \cdot (1 - e^{-K(t-t_0)}) \cdot (1 - 3e^{-K(t-t_0)}) \quad (13)$$

Die Bedingung $W_t'' = 0$ für den Wendepunkt ergibt:

$$1 - 3e^{-K(t-t_0)} = 0 \rightarrow K \cdot (t - t_0) = \ln 3$$

Damit erhält man folgende Koordinaten für den Wendepunkt:

$$t_w = \frac{\ln 3}{K} + t_0 = \frac{1,1}{K} + t_0 \text{ und } W_w = W_\infty \cdot \left(1 - \frac{1}{3} \right)^3 = 0,296 W_\infty \approx \frac{1}{3} W_\infty.$$

Die Wendepunkthöhe liegt also generell bei $0,296 \cdot W_\infty$, d. h. wenn der Organismus etwa $\frac{1}{3}$ seines möglichen Endgewichts erlangt hat. Der Zeitpunkt für diesen Wendepunkt ist dagegen abhängig von dem Wert für K : je größer K ist, je größer also die Wachstumsgeschwindigkeit, um so früher ist dieser Umschlagszeitpunkt des Gewichtswachstums erreicht.

Zur bequemeren Konstruktion der berechneten Gewichtswachstumskurve kann man als Hilfe noch die Lage der Wendetangente bestimmen. Sie hat die Steigung $W_w' = \frac{4}{9} K \cdot W_\infty$.

C. Verfahren zur Berechnung der Parameter und der Wachstumswerte

1. Bestimmung der Konstanten a und b

Im vorigen Abschnitt wurde darauf hingewiesen, daß man die BERTALANFFYSCHEN Wachstumsparameter aus den Konstanten a und b der linearen Rekursionsformeln (3) für die Länge bzw. (11) für das Gewicht berechnen kann, wenn man ein geeignetes Verfahren zur Bestimmung von a und b hat. Da es sich bei den Rekursionsformeln um lineare Beziehungen handelt, soll hier zur Konstantenbestimmung die übliche Methode angewandt werden, die Gerade so durch die empirischen Meßwerte zu legen, daß die Summe der quadratischen Abweichungen zum Minimum wird. Bei diesem Prinzip werden alle Meßdaten im gleichen Maße berücksichtigt. Dieses ist nicht das einzig mögliche Verfahren zur Konstantenberechnung, man könnte auch eine andere Methode benutzen.

Wenn man von der Geradengleichung $y = a + b \cdot x$ und m Meßpunkten ausgeht, durch die die beste Gerade nach dem Prinzip der kleinsten Fehlerquadratsumme gelegt werden soll, muß folgende Forderung erfüllt werden:

$$F(a, b) = \sum_{i=1}^m [y_i - (a + b \cdot x_i)]^2 = \text{Minimum.}$$

Das ist eine Funktion von a und b, deren partielle Ableitungen Null gesetzt werden müssen. Daraus erhält man schließlich die beiden Bestimmungsgleichungen für a und b. Da man nach der Rekursionsformel $L_{t+1} = a + b \cdot L_t$ bei n empirischen Längenwerten

nur $n - 1$ verschiedene Gleichungen erhält, ist $m = n - 1$. Damit lauten die Bestimmungsgleichungen für die Konstanten a und b :

$$\left. \begin{aligned}
 b &= \frac{(n-1) \cdot \sum_{t=1}^{n-1} L_t \cdot L_{t+1} - \sum_{t=1}^{n-1} L_t \cdot \sum_{t=1}^{n-1} L_{t+1}}{(n-1) \cdot \sum_{t=1}^{n-1} L_t^2 - \left(\sum_{t=1}^{n-1} L_t \right)^2} \\
 a &= \frac{\sum_{t=1}^{n-1} L_{t+1} - b \cdot \sum_{t=1}^{n-1} L_t}{n-1}
 \end{aligned} \right\} (14)$$

Weil die Rekursionsformel (11) für BERTALANFFYS Gewichtsfunktion nicht die Gewichtswerte selbst, sondern ihre dritten Wurzeln enthält, muß man in diesem Fall von den Kubikwurzeln der Gewichte ausgehen. Setzt man nämlich $\sqrt[3]{W_t} = Y_t$ und $\sqrt[3]{W_\infty} = Y_\infty$, so erhält Gleichung (10b) die Form

$$Y_t = Y_\infty \cdot (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

und die Rekursionsformel (11) die Form

$$Y_{t+1} = a + b \cdot Y_t$$

Wenn man nun L_t durch Y_t und L_{t+1} durch Y_{t+1} ersetzt, hat man mit (14) auch die Bestimmungsgleichungen für die Konstanten a und b des Gewichtswachstums.

2. Berechnung der BERTALANFFYSchen Wachstumsparameter

Aus den berechneten Werten für die Konstanten a und b kann man die Wachstumsparameter der BERTALANFFY-Funktionen bestimmen.

a) Für das Längenwachstum erhält man aus (4a) und (5a) folgende Bestimmungsgleichungen für die Parameter K und L_∞ :

$$\left. \begin{aligned}
 K &= -\ln b \\
 L_\infty &= \frac{a}{1 - e^{-K}} = \frac{a}{1 - b}
 \end{aligned} \right\} (15)$$

Zur Bestimmung des Parameters t_0 bringt man die Funktion (1) auf die Gestalt $L_t = L_\infty - L_\infty \cdot e^{-K(t-t_0)}$ und formt sie mit Hilfe des natürlichen Logarithmus in eine lineare Funktion um:

$$\ln(L_\infty - L_t) = \ln L_\infty + K \cdot t_0 - K \cdot t$$

Hieraus folgt die Bestimmungsgleichung für den Parameter t_0 :

$$t_0 = \frac{\ln(L_\infty - L_t) - \ln L_\infty + K \cdot t}{K}$$

Man kann mit dieser Formel unter Verwendung der bereits bestimmten Parameter K und L_∞ für jedes Wertepaar t, L_t einen Wert für t_0 berechnen. Zur Berücksichtigung von m Meßwerten muß man die Summe von 1 bis m über die rechte Seite der Gleichung bilden und diese wieder durch m dividieren. Dann erhält man für t_0 :

$$t_0 = \frac{\sum_{t=1}^m \ln(L_\infty - L_t) - m \cdot \ln L_\infty + K \cdot \sum_{t=1}^m t}{m \cdot K}$$

Da $\sum_{t=1}^m t = \frac{m}{2}(m+1)$ ist, bekommt die endgültige Bestimmungsformel für t_0 die Gestalt:

$$t_0 = \frac{1/m \sum_{t=1}^m \ln(L_\infty - L_t) - \ln L_\infty}{K} + \frac{m+1}{2} \quad (15a)$$

b) Die Bestimmungsgleichungen für die BERTALANFFYSCHEN Parameter des Gewichtswachstums lauten analog, wenn man statt L_t bzw. L_∞ die Kubikwurzeln des Gewichts schreibt:

$$\left. \begin{aligned} K &= -\ln b \\ \sqrt[3]{W_\infty} &= Y_\infty = \frac{a}{1-b} \rightarrow W_\infty = Y_\infty^3 \\ t_0 &= \frac{1/m \sum_{t=1}^m \ln(\sqrt[3]{W_\infty} - \sqrt[3]{W_t}) - \ln \sqrt[3]{W_\infty}}{K} + \frac{m+1}{2} \end{aligned} \right\} (16)$$

Durch die drei Parameter L_∞ (bzw. W_∞), K und t_0 wird eine Wachstumskurve eindeutig bestimmt. Während durch den Maximalwert L_∞ bzw. W_∞ die asymptotisch angenäherte Höhe der Kurve festgelegt wird, entscheidet der Parameter der Wachstumsgeschwindigkeit K über ihre Steilheit bzw. Krümmung. Durch diese beiden Parameterwerte ist die Form der Wachstumskurve bereits völlig fixiert. Sie kann jetzt nur noch in der Abszissenrichtung nach links oder rechts verschoben werden. Endgültig festgelegt wird sie schließlich durch den Parameter t_0 , der den Ursprungspunkt der Kurve markiert. Es ist zweifellos von Vorteil und ratsam, möglichst viele aber nicht unbedingt sämtliche Wertepaare (t, L_t) zur Berechnung eines zuverlässigen mittleren t_0 -Wertes zu berücksichtigen. Da dieser Parameter vor allem dazu dienen soll, die Anpassung der berechneten Wachstumskurve an die empirischen Werte der ersten Jahrgänge vorzunehmen, und außerdem der natürliche Logarithmus für Werte < 1 rasch gegen $-\infty$ strebt, schlage ich vor, bei der Anwendung der Berechnungsformel (15a) für t_0 diejenigen L_t -Werte unberücksichtigt zu lassen, für die die Differenz $(L_\infty - L_t) < 0,1 \cdot L_\infty$, d. h. geringer als 10% des Maximalwertes ist.

3. Verfahren zur Berechnung der Wachstumswerte der BERTALANFFY-Funktionen

Die Berechnung der exakten BERTALANFFYSCHEN Längen- und Gewichtswerte erfolgt mittels der Rekursionsformeln der beiden Wachstumfunktionen: Man benötigt hierzu 1. die Konstanten a und b und 2. einen exakten Wachstumswert, beispielsweise L_1 , der aus den Wachstumsparametern L_∞ , K und t_0 nach der BERTALANFFY-Formel (1) auf folgende Art berechnet wird:

Man bestimmt für $t = 1$ den Exponenten der e-Funktion $x = K(t - t_0)$, schlägt dann in der Funktionstafel für e^{-x} den Wert $e^{-K(t - t_0)}$ nach, bildet die Differenz $(1 - e^{-K(t - t_0)})$ und erhält durch Multiplikation mit L_∞ den Wert für $L_1 = L_\infty \cdot (1 - e^{-K(t - t_0)})$. Falls zufällig $t_0 = 0$ sein sollte, erübrigt sich auch diese kleine Rechnung, dann ist nämlich $L_1 = a$.

Mit diesem exakten Wert für L_1 und den Konstanten a und b kann man nun mit Hilfe der Rekursionsformel für das Längenwachstum $L_{t+1} = a + b \cdot L_t$ sämtliche weiteren Längenwerte rekursiv berechnen, jeweils durch Multiplikation der zuvor ermittelten Länge mit b und durch Addition von a .

Ganz entsprechend verfährt man bei der Berechnung des Gewichtswachstums, wobei die Rechnungen allerdings nach Gleichung (11) mit den Kubikwurzeln durchgeführt werden müssen, so daß man zur Gewinnung der Gewichtswerte noch die Kuben zu bilden hat.

4. Ein Beispiel:

Zur Erläuterung des gesamten Berechnungsverfahrens soll nun ein Beispiel in allen Einzelheiten ausgeführt werden. Ausgangspunkt ist eine Wachstumstabelle aus empirisch gefundenen Meßdaten, die für eine Reihe von Altersgruppen möglichst gut gesicherte mittlere Längen- bzw. Gewichtswerte einer bestimmten Art oder Rasse enthält:

Tabelle 2

Das Längenwachstum der Männchen des Steinbutts *Scophthalmus maximus* in der Ostsee (Oderbank). Empirische Durchschnittswerte in cm. Anzahl der Altersgruppen $n = 9$. (Nach KÄNDLER 1944, zitiert bei MENGI 1963)

Alter t [Jahre]	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Länge L_t [cm]	10,6	15,5	19,7	23,5	25,5	27,7	28,7	29,8	30,4

Nach einem bestimmten Berechnungsschema (vgl. Tabelle 3) wird dann wie folgt verfahren:

a) Bestimmung der Konstanten a und b :

Für die Bestimmungsgleichungen (14) benötigen wir zunächst die Produkte $L_t \cdot L_{t+1}$ je zweier aufeinanderfolgender Längenwerte (Spalte 3) und die Quadrate L_t^2 der Längenwerte von 1 bis $n - 1$ (Spalte 4). Dann werden der Reihe nach folgende Summen gebildet:

$$A = \sum_{t=1}^{n-1} L_t, \quad B = \sum_{t=1}^{n-1} L_{t+1}, \quad C = \sum_{t=1}^{n-1} L_t \cdot L_{t+1}, \quad D = \sum_{t=1}^{n-1} L_t^2.$$

A ist die Summe der Spalte (2) vom ersten bis vorletzten Glied und B die Summe vom zweiten bis letzten Glied derselben Spalte. C ist die Summe von Spalte (3) und D von Spalte (4).

Mit diesen Ausdrücken erhalten die Bestimmungsgleichungen (14) für a und b folgende Gestalt:

$$\left. \begin{aligned} b &= \frac{(n-1) \cdot C - A \cdot B}{(n-1) \cdot D - A^2} \\ a &= \frac{1}{n-1} (B - b \cdot A) \end{aligned} \right\} (14a)$$

Tabelle 3

Berechnungsschema zur Bestimmung der Konstanten a und b und der BERTALANFFYSCHEN Wachstumsparameter L_∞ , K und t_0 aus empirischen Durchschnittswerten. Längenwachstum der ♂♂ des Ostsee-Steinbutts, $n=9$.

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
Alter t Jahre	Länge L_t beob. (cm)	$L_t \cdot L_{t+1}$	L_t^2	$L_\infty - L_t$	$\ln(L_\infty - L_t)$	Länge ber. (cm)	Fehler	
							Diff.	D%
1	10,6		112,36	22,70	3,1224	11,01	0,41	3,7
2	15,5	164,30	240,25	17,80	2,8792	16,18	0,68	4,2
3	19,7	305,35	388,09	13,60	2,6101	20,15	0,45	2,2
4	23,5	462,95	552,25	9,80	2,2824	23,20	-0,30	-1,3
5	25,5	599,25	650,25	7,80	2,0541	25,54	0,04	0,2
6	27,7	706,35	767,29	5,60	1,7228	27,34	-0,36	-1,3
7	28,7	794,99	823,69	4,60	1,5261	28,72	0,02	0,1
8	29,8	855,26	888,04	3,50	1,2528	29,78	-0,02	-0,1
9	30,4	905,92		(2,90)	—	30,60	0,20	0,7
Σ	A = 181,0 B = 200,8	4794,37 = C	4422,22 = D		17,4499 = E		$s_D = \pm 2,39\%$	

$$A \cdot B = 36344,80; A^2 = 32761,00$$

Damit berechnen sich b und a wie folgt:

$$b = \frac{8 \cdot 4794,37 - 36344,80}{8 \cdot 4422,22 - 32761,00} = \frac{2010,16}{2616,76} = 0,7682$$

$$a = \frac{1}{8} (200,8 - 0,7682 \cdot 181,0) = \frac{1}{8} \cdot 61,756 = 7,7195$$

b) Bestimmung der Parameter K, L_∞ und t_0 :

Nach den Bestimmungsgleichungen (15) für K und L_∞ lassen diese sich leicht aus a und b berechnen:

$$K = -\ln b = 0,2637$$

$$L_\infty = \frac{a}{1-b} = \frac{7,7195}{0,2318} = 33,30 \text{ cm}$$

Die Berechnung des Parameters t_0 erfolgt nach der Gleichung (15a). Dazu müssen wir in dem Berechnungsschema (vgl. Tabelle 3) erst die Differenzen ($L_\infty - L_t$) für jede Altersgruppe bilden (Spalte 5) und für diese Werte dann den natürlichen Logarithmus $\ln(L_\infty - L_t)$ nachschlagen (Spalte 6). Nach den Ausführungen in Abschnitt C 2 werden zur Berechnung von t_0 diejenigen L_t -Werte nicht berücksichtigt, für die die Differenz ($L_\infty - L_t$) geringer als 10% des Maximalwertes L_∞ ist. In diesem Beispiel fällt also ein Wert weg (unterhalb der gestrichelten Linie in Spalte 5), so daß für die Bestimmung von t_0 8 Werte übrigbleiben ($m=8$). Von den Logarithmen wird die Summe E gebildet, die anschließend durch 8 dividiert wird. Nachdem außerdem noch der natürliche Logarithmus für L_∞ bestimmt worden ist ($\ln 33,30 = 3,5056$), errechnet sich t_0 wie folgt:

$$t_0 = \frac{1/m \cdot E - \ln L_\infty}{K} + \frac{m+1}{2} = \frac{\frac{1}{8} \cdot 17,4499 - 3,5056}{0,2637} + 4,5$$

$$t_0 = \frac{-1,3244}{0,2637} + 4,5 = \underline{\underline{-0,5224}}$$

Es empfiehlt sich, alle Rechnungen mit großer Genauigkeit durchzuführen, möglichst mit 4 Stellen nach dem Komma, da sonst insbesondere die Werte für L_∞ und t_0 stärker abweichen können. Dagegen ist für die weiteren Berechnungen mit der BERTALANFFY-Formel die Angabe der dritten Stelle in den Wachstumsparametern völlig ausreichend. Für das Längenwachstum der Männchen des Ostsee-Steinbutts lautet also die BERTALANFFY-Funktion:

$$L_t = 33,30 \cdot (1 - e^{-0,264 \cdot (t + 0,522)})$$

c) Berechnung der exakten BERTALANFFYSchen Wachstumswerte:

Zunächst berechnen wir den Wert L_1 für das Alter $t = 1$ aus der eben angegebenen BERTALANFFY-Funktion selbst. Dazu bestimmen wir der Reihe nach:

$$K \cdot (1 - t_0) = 0,401; e^{-0,401} = 0,6694; L_1 = 33,30 \cdot (1 - 0,6694) = \underline{\underline{11,01 \text{ cm}}}$$

Sämtliche weiteren Längenwerte können nun ganz einfach und bequem mit der Rekursionsformel (3) genau berechnet werden. Diese Formel lautet mit den für die Männchen des Ostsee-Steinbutts bestimmten Konstanten a und b :

$$\underline{\underline{L_{t+1} = 7,720 + 0,768 \cdot L_t}}$$

Hiermit können nun die zum Vergleich mit den beobachteten Daten der Spalte (2) und für die Zeichnung der Wachstumskurve benötigten Längenwerte berechnet werden (Spalte 7). Die graphische Darstellung des durchgerechneten Steinbutt-Beispiels zeigt Abb. 3a.

4. Vergleichsmaß

Als Vergleichsmaß für die Güte der Übereinstimmung zwischen den beobachteten Meßwerten (X_t) und den berechneten Erwartungswerten (E_t) soll folgender Ausdruck eingeführt werden:

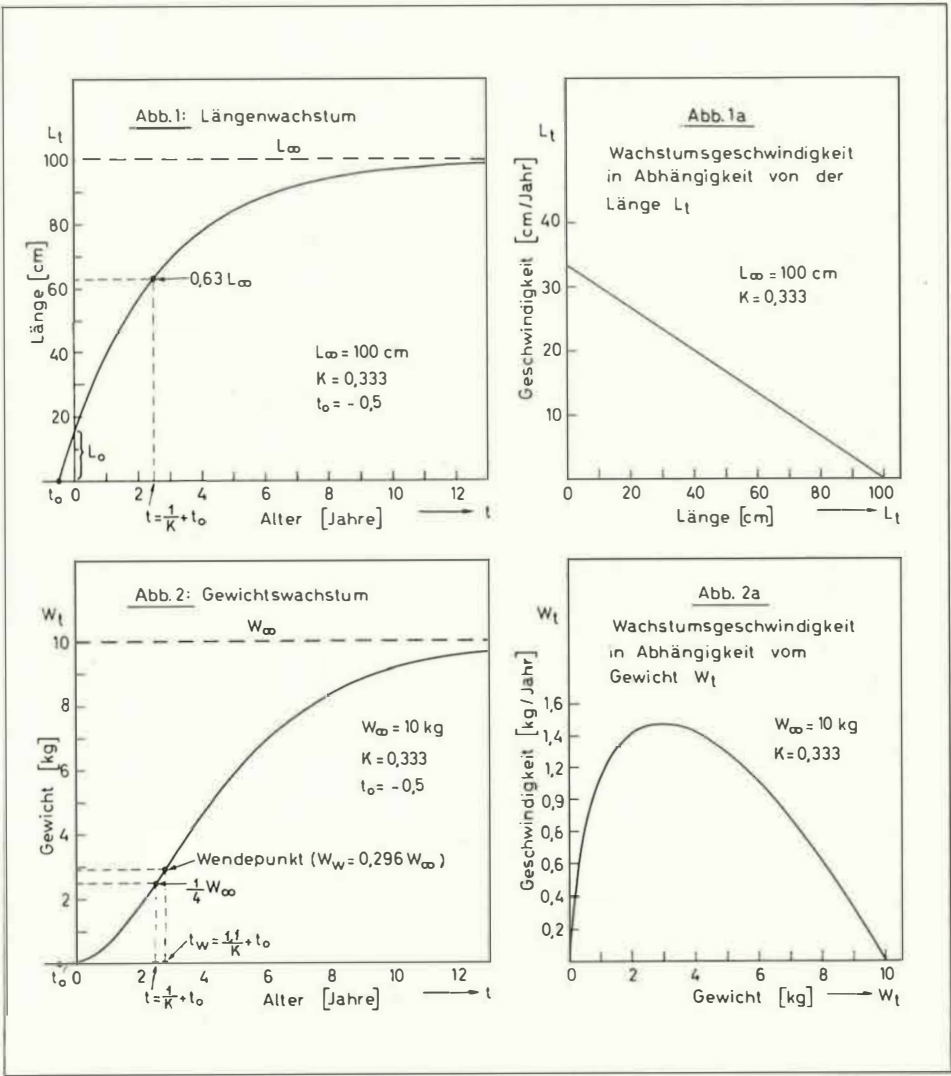
Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 1)

Abb. 1: BERTALANFFYS Wachstumskurve für die Länge L_t als Funktion des Alters t . L_∞ = physiologisch mögliche Endlänge; t_0 = Beginn der Wachstumskurve mit der Steigung (Tangente) $L_{t_0}' = K \cdot L_\infty$. Nach der Zeit $t = \frac{1}{K} + t_0$ hat der Organismus etwa $\frac{2}{3}$ seiner möglichen Endlänge erreicht.

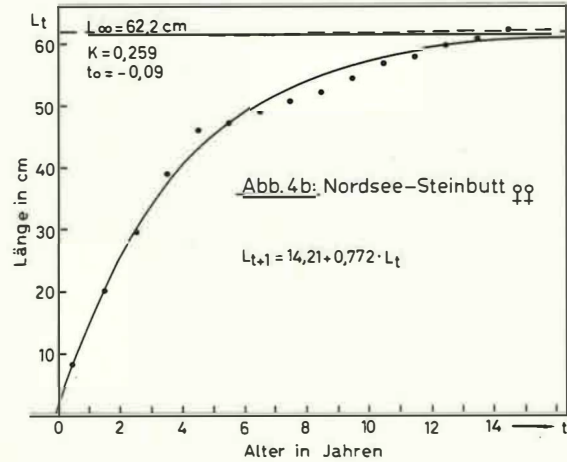
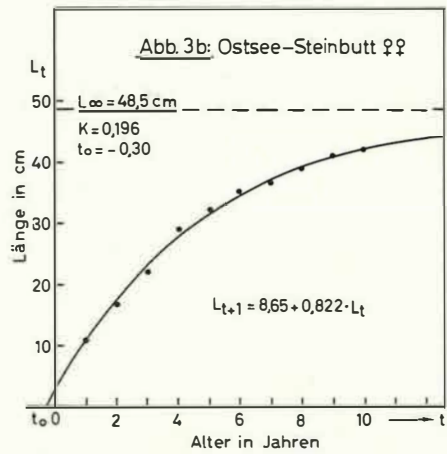
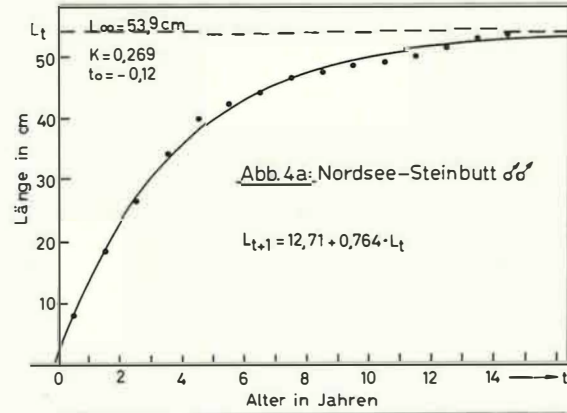
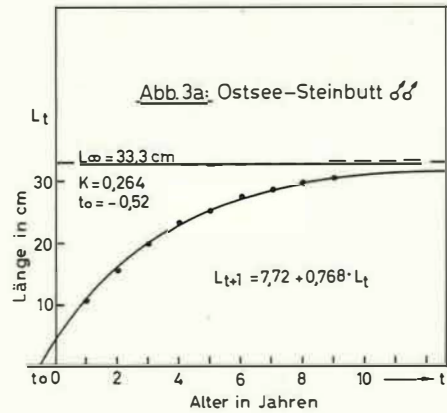
Abb. 1a: Die Geschwindigkeit des Längenwachstums der BERTALANFFYSchen Wachstumskurve in Abhängigkeit von der Länge L_t (vgl. Gleichung 2a: $L'_t = K \cdot (L_\infty - L_t)$).

Abb. 2: BERTALANFFYS Wachstumskurve für das Gewicht W_t als Funktion des Alters t . W_∞ = physiologisch mögliches Endgewicht; t_0 = Ursprungspunkt der Kurve. Koordinaten des Wendepunktes ($t_w = \frac{1,1}{K} + t_0$, $W_w = 0,296 \cdot W_\infty$). Anstieg der Wendetangente: $W'_w = \frac{1}{9} K \cdot W_\infty$. Nach der Zeit $t = \frac{1}{K} + t_0$ hat der Organismus etwa $\frac{1}{4}$ seines möglichen Endgewichtes erreicht.

Abb. 2a: Die Geschwindigkeit des Gewichtswachstums der BERTALANFFYSchen Wachstumskurve in Abhängigkeit vom Gewicht W_t (vgl. Gleichung 12a: $W'_t = 3 K \cdot W_t \cdot \left[\left(\frac{W_\infty}{W_t} \right)^{1/3} - 1 \right]$).



Tafel 1 (zu K. Hohendorf)



$$s_D = \sqrt{\frac{\sum_{t=1}^n \left(\frac{(X_t - E_t) \cdot 100}{E_t} \right)^2}{n-2}} = \sqrt{\frac{\sum_{t=1}^n (D_t \%)^2}{n-2}} \quad (18)$$

s_D kann als eine Standardabweichung der prozentualen Differenzen zwischen den berechneten und beobachteten Werten, als ein mittlerer prozentualer Fehler aufgefaßt werden. Durch $(n - 2)$ wird dividiert, weil durch die Berechnung der beiden Konstanten a und b zwei Freiheitsgrade verlorengehen. Der Wert von s_D kann auch als Vergleichsmaß für die Beurteilung verschiedener Wachstumsfunktionen herangezogen werden.

D. Vergleich der BERTALANFFY-Parameter und Wachstumskurven für einige Fischarten

In diesem Kapitel wird nach demselben Schema das Längen- und Gewichtswachstum einiger weiterer Fischarten untersucht. Diese Beispiele sollen einmal zeigen, daß sich die beiden Funktionen ausgezeichnet zur Darstellung des Fischwachstums eignen, zum anderen, in welcher Weise verschiedene Wachstumstypen unter den Fischen durch die BERTALANFFYSchen Parameter charakterisiert werden.

Selbstverständlich ist die Anwendung jeder Wachstumsfunktion abhängig von dem Umfang des Materials, der Zuverlässigkeit der Altersbestimmungen und der Längen- bzw. Gewichtsmessungen. Und so günstig die Fische als Objekt für derartige Untersuchungen durch die Möglichkeit der Altersbestimmung mit Hilfe der Otolithen oder der Schuppen sind, ergeben sich dafür andere grundsätzliche Schwierigkeiten, insbesondere bei den Gewichtsbestimmungen. So ist das Gewicht abhängig von der Größe der Gonaden, also vom Reifezustand der Fische. Dieser Faktor kann zum Teil dadurch kompensiert werden, daß die Materialsammlung für Wachstumsuntersuchungen an einer bestimmten Fischpopulation stets zur gleichen Jahreszeit im selben Gebiet erfolgt. Hiermit wird gleichzeitig eine andere Fehlerquelle weitgehend ausgeschaltet, die daraus resultieren kann, daß das Wachstum einer Art nicht gleichmäßig im ganzen Jahr stattfindet, sondern in jahreszeitlichen Schüben voranschreitet. Am günstigsten für die Probenentnahme ist unter diesem Aspekt der Zeitraum in der Nähe des Beginns der Wachstumsperiode einer Art (vgl. hierzu BÜCKMANN 1929). Ferner sind Wägungen an Bord eines Schiffes, wo die fischereibiologische Aufarbeitung des Materials im allgemeinen erfolgt, überhaupt schwierig, und ihre Meßgenauigkeit hängt vom Seegang ab.

Zunächst soll das Längenwachstum des Steinbutts (*Scophthalmus maximus*) noch weiter analysiert werden, und zwar getrennt nach Geschlechtern sowie für zwei verschiedene Verbreitungsareale, die Ostsee und die Nordsee. Nachdem die Werte für die Männchen des Ostsee-Steinbutts im vorigen Abschnitt berechnet worden sind (vgl. Tabelle 3), stellt Tabelle 4 die nach demselben Verfahren bestimmten Wachstumswerte und Parameter für die Weibchen des Ostsee-Steinbutts und Tabelle 5 die entsprechenden Werte für die beiden Geschlechter des Nordsee-Steinbutts dar.

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 2)

Abb. 3: Das Längenwachstum der Männchen und Weibchen des Steinbutts (*Scophthalmus maximus*) in der Ostsee, $n = 9$ bzw. 10. (Vgl. Tab. 3 und 4).

Abb. 4: Das Längenwachstum der Männchen und Weibchen des Steinbutts in der Nordsee, $n = 15$. (Vgl. Tabelle 5).

Tabelle 4

Das Längenwachstum der Weibchen des Ostsee-Steinbutts (Oderbank-Gebiet), $n = 10$. (Nach empirischen Durchschnittswerten von KÄNDLER 1944, zitiert bei MENGI 1963).

Alter t Jahre	Länge in cm		Fehler		Berechnete Parameter
	beob.	ber.	Diff.	D %	
1	10,6	10,92	0,32	2,9	$a = 8,648$ $b = 0,8218$ $L_{t+1} = 8,65 + 0,822 \cdot L_t$ <hr/> $L_{\infty} = 48,53 \text{ cm}$ $K = 0,196$ $t_0 = -0,299$ <hr/> $s_D = \pm 3,68\%$
2	16,6	17,62	1,12	6,4	
3	21,8	23,13	1,33	5,8	
4	28,8	27,66	-1,14	-4,1	
5	32,0	31,39	-0,61	-1,9	
6	35,0	34,45	-0,55	-1,6	
7	36,6	36,97	0,37	1,0	
8	38,8	39,04	0,24	0,6	
9	41,0	40,74	-0,26	-0,6	
10	41,9	42,14	0,24	0,6	

Die für die vier verschiedenen Steinbutt-Gruppen berechneten Wachstumskurven sind auf Tafel 2 graphisch dargestellt (Abb. 3 u. 4). Sowohl den Tabellen als auch der graphischen Darstellung kann man entnehmen, daß die mittleren empirischen Längen-

Tabelle 5

Das Längenwachstum der Männchen und Weibchen des Nordsee-Steinbutts, $n = 15$. (Nach empirischen Durchschnittswerten von MENGI 1963)

Alter t Jahre	Männchen				Weibchen			
	Länge in cm		Fehler		Länge in cm		Fehler	
	beob.	ber.	Diff.	D %	beob.	ber.	Diff.	D %
0,5	8,3	8,32	0,02	0,24	8,3	8,82	0,52	5,90
1,5	18,6	19,07	0,47	2,46	20,2	21,01	0,81	3,86
2,5	26,4	27,28	0,88	3,23	29,6	30,42	0,82	2,70
3,5	34,3	33,56	-0,74	-2,21	39,0	37,68	-1,32	-3,50
4,5	40,1	38,36	-1,74	-4,54	46,2	43,28	-2,92	-6,75
5,5	42,8	42,02	-0,78	-1,86	47,3	47,60	0,30	0,63
6,5	44,5	44,82	0,32	0,71	49,1	50,93	1,83	3,59
7,5	46,9	46,96	0,06	0,13	51,2	53,50	2,30	4,30
8,5	47,8	48,60	0,80	1,65	52,7	55,48	2,78	5,01
9,5	49,0	49,85	0,85	1,71	54,8	57,01	2,21	3,88
10,5	49,4	50,81	1,41	2,78	57,2	58,34	1,14	1,95
11,5	50,2	51,54	1,34	2,60	58,2	59,22	1,02	1,72
12,5	51,4	52,10	0,70	1,34	59,7	59,90	-0,20	-0,33
13,5	52,9	52,52	-0,38	-0,72	61,0	60,42	-0,58	-0,96
14,5	53,5	52,85	-0,35	-0,66	62,2	60,82	-1,38	-2,27
$a = 12,706$ $b = 0,7642$ $L_{t+1} = 12,71 + 0,764 \cdot L_t$					$a = 14,206$ $b = 0,7715$ $L_{t+1} = 14,21 + 0,772 \cdot L_t$			
$L_{\infty} = 53,88 \text{ cm}$ $K = 0,2690$ $t_0 = -0,124$ $s_D = \pm 2,00\%$					$L_{\infty} = 62,17 \text{ cm}$ $K = 0,2594$ $t_0 = -0,090$ $s_D = + 3,92\%$			

werte für den Ostsee- und den Nordsee-Steinbutt sehr gut durch die BERTALANFFY-Funktion angenähert werden. Das unterschiedliche Wachstum der beiden Steinbutt-Populationen wird in charakteristischer Weise durch die berechneten Wachstumsparameter gekennzeichnet (vgl. Tabelle 6).

Die bekannte Tatsache, daß die Weibchen durchschnittlich von größerem Wuchs sind als die Männchen, zeigt sich in den unterschiedlichen Endlängen der beiden Geschlechter. Außerdem drückt sich der Größenunterschied zwischen den Nordsee- und Ostseeformen ebenfalls deutlich in den wesentlich höheren mittleren Endlängen der Nordseetiere aus. Die berechneten Endwerte für den Nordsee-Steinbutt liegen aber weit unter den in der Natur anzutreffenden Maximallängen, während der Ostsee-Steinbutt im Oderbank-Gebiet tatsächlich kaum größere Maximalwerte als die berechneten erreicht. Dagegen ist kein klarer Unterschied in der relativen Wachstumsge-

Tabelle 6

Vergleich der BERTALANFFYSchen Wachstumsparameter für die Männchen und Weibchen des Steinbutts aus der Ostsee und Nordsee

Population	Geschlecht	L_{∞}	K	t_0
Ostsee . . .	♂♂	33,3 cm	0,264	— 0,52
Ostsee . . .	♀♀	48,5 cm	0,196	— 0,30
Nordsee . . .	♂♂	53,9 cm	0,269	— 0,12
Nordsee . . .	♀♀	62,2 cm	0,259	— 0,09

schwindigkeit zwischen den beiden Populationen zu erkennen. Lediglich die Weibchen des Ostsee-Steinbutts scheinen, relativ zu ihrer physiologisch möglichen Endlänge, etwas langsamwüchsiger zu sein. Die Differenzen der K-Werte konnten jedoch nicht auf Signifikanz geprüft werden, da hierfür mehr Material erforderlich gewesen wäre. Der Unterschied im Wachstumstypus zwischen den Männchen und Weibchen der Ostseeformen müßte durch umfangreichere Untersuchungen gesichert werden. Immerhin ist es bemerkenswert, daß die Parameterwerte K und L_{∞} der weiblichen Tiere mit den von CIEGLEWICZ et al. (1965) bestimmten Werten für den Ostsee-Steinbutt vergleichbar sind (vgl. Tabelle 15).

Obwohl für den Parameter t_0 eine biologische Deutung nur schwer möglich ist, so ist es doch auffällig, daß sämtliche vier Werte negativ sind, wobei die Größenordnung von einem Monat für die Nordseepopulation möglicherweise als Inkubationszeit zu deuten wäre. Diese Interpretation ist jedoch nur unter Vorbehalt möglich, da t_0 in erster Linie als Anpassungsparameter der Wachstumskurve an die empirischen Werte der ersten Altersklassen dienen soll.

An dieser Stelle ist es vielleicht angebracht, eine Definition des Begriffes „Wüchsigkeit“ bzw. von „schnellwüchsig“ und „langsamwüchsig“ zu geben und in Beziehung zu BERTALANFFYS Wachstumsparameter, speziell von K, zu setzen. Unter „Wüchsigkeit“ soll hier die Wachstumsgeschwindigkeit des Längen- bzw. Gewichtswachstums von Organismen verstanden werden. Wenn Tiere ganz unterschiedlicher Größenordnungen wie z. B. verschieden dimensionierte Fischarten in ihrem Wachstum miteinander verglichen und durch eine einheitliche Maßzahl charakterisiert werden sollen, so kann darunter nur das relative Wachstum verstanden werden, relativ nämlich zu der erreichbaren mittleren Endgröße. Ein Fisch ist also um so „schnellwüchsiger“, je rascher er zu seiner möglichen Endlänge (Endgewicht) heranwächst. Dann ist seine Wachstumskurve sehr stark gekrümmt, der relative Jahreszuwachs ist in den ersten Jahren sehr groß, nimmt

aber fortlaufend schnell ab. Der Parameter K ist nun sowohl ein Maß für die Krümmung der Wachstumskurve und damit für die relative Wachstumsgeschwindigkeit als auch für den jährlichen Zuwachs. Durch die Eigenschaft c (vgl. Gleichung 9) kennzeichnet K den Jahreszuwachs als konstanten Prozentsatz des vorjährigen Zuwachses. Der jährliche Längenzuwachs wird nämlich auch im absoluten Sinne fortlaufend geringer, diese Verminderungsrate des Wachstums einer Art ist aber ein konstanter Bruchteil des vorherigen Zuwachses und hängt von K ab (vgl. Tabelle 1). Man könnte diese Verlangsamung des Wachstums mit zunehmendem Alter auch als „Wachstumshemmung“ zur asymptotischen Annäherung an die physiologisch mögliche Endgröße interpretieren. Alle diese Ausdrücke sind aber nur Unterbegriffe des Begriffes Wachstumsgeschwindigkeit, so daß die Bezeichnung „Geschwindigkeits-Parameter“ für K auch unabhängig von der theoretischen Ableitung vollauf gerechtfertigt ist. Je kleiner der Wert von K, um so „langsamwüchsiger“ ist die betreffende Art, desto flacher verläuft ihre Wachstumskurve und um so später erreicht sie ihre mögliche mittlere Endgröße.

Die nächsten drei Tabellen enthalten Längenwerte und Wachstumsparameter von drei Fischarten, die durch ein sehr unterschiedliches Wachstum charakterisiert sind, nämlich das Wachstum des Heilbutts (*Hippoglossus hippoglossus*) aus dem Island-Areal, des Sprotts (*Sprattus sprattus*) aus der Kieler Bucht und des Ostseelachses (*Salmo salar*).

Tabelle 7

Das Längenwachstum des Island-Heilbutts (♂♂ + ♀♀), n = 19. (Nach empirischen Daten von ANDERSSON 1954, McINTYRE 1950 und SIGURDSSON & FRIDRIKSSON 1951).

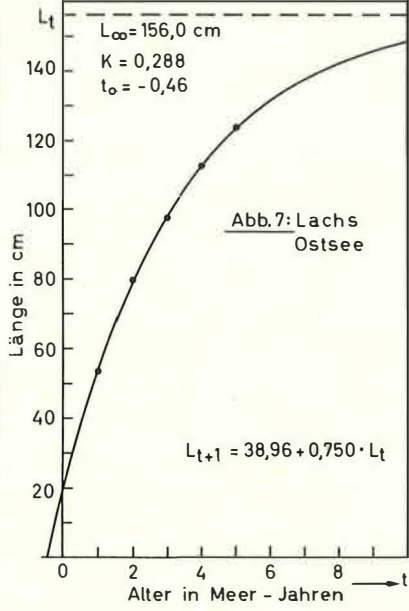
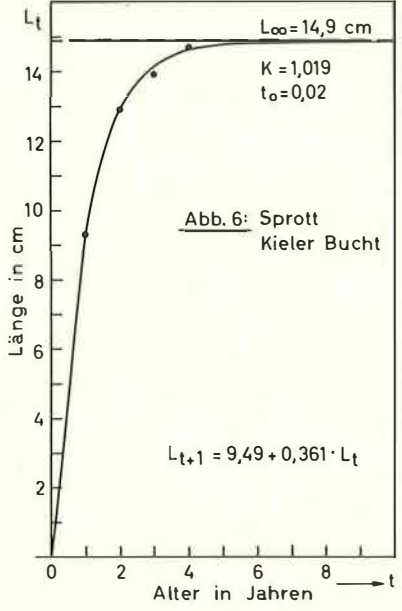
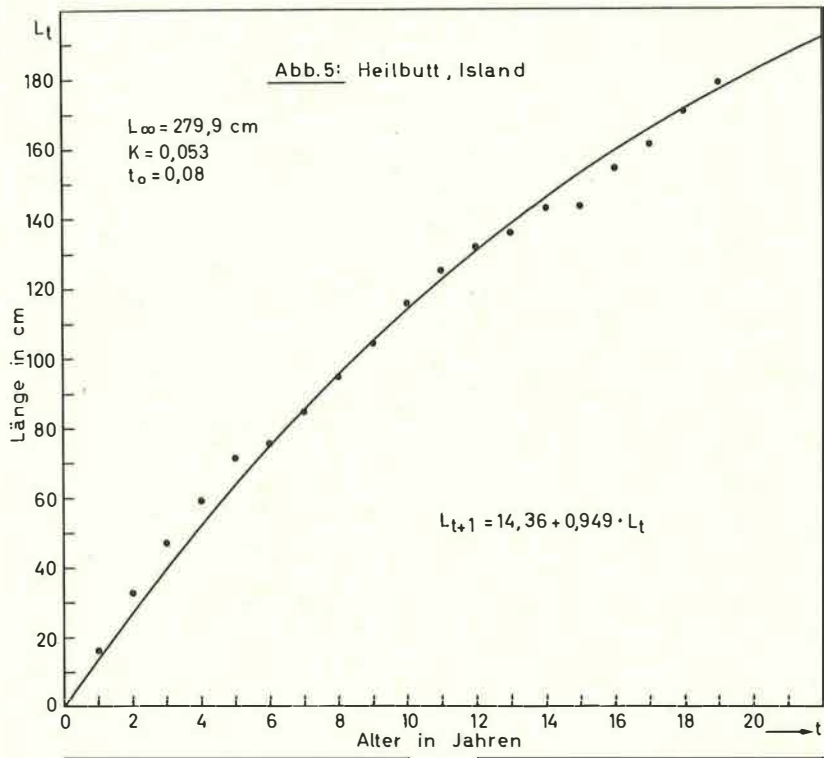
Alter t Jahre	Länge in cm		Fehler		Berechnete Parameter
	beob.	ber.	Diff.	D %	
1	16,3	13,27	— 3,03	— 22,8	a = 14,358 b = 0,9487 L _{t+1} = 14,36 + 0,949 · L _t
2	32,9	26,95	— 5,95	— 22,1	
3	47,1	39,94	— 7,16	— 17,9	
4	59,2	52,26	— 6,94	— 13,3	
5	71,7	63,96	— 7,74	— 12,1	L _∞ = 279,88 cm K = 0,0527 t ₀ = 0,078
6	75,5	75,06	— 0,44	— 0,6	
7	84,6	85,59	0,99	1,2	
8	94,4	95,58	1,18	1,2	s _D = ± 10,15%
9	104,2	105,07	0,87	0,8	
10	115,7	114,07	— 1,63	— 1,4	
11	125,0	122,61	— 2,39	— 1,9	
12	132,1	130,72	— 1,38	— 1,1	
13	135,8	138,41	2,61	1,9	
14	142,7	145,71	3,01	2,1	
15	143,5	152,64	9,14	6,0	
16	154,2	159,22	5,02	3,2	
17	160,8	165,46	4,66	2,8	
18	170,5	171,38	0,88	5,1	
19	179,0	177,00	— 2,00	1,1	

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 3)

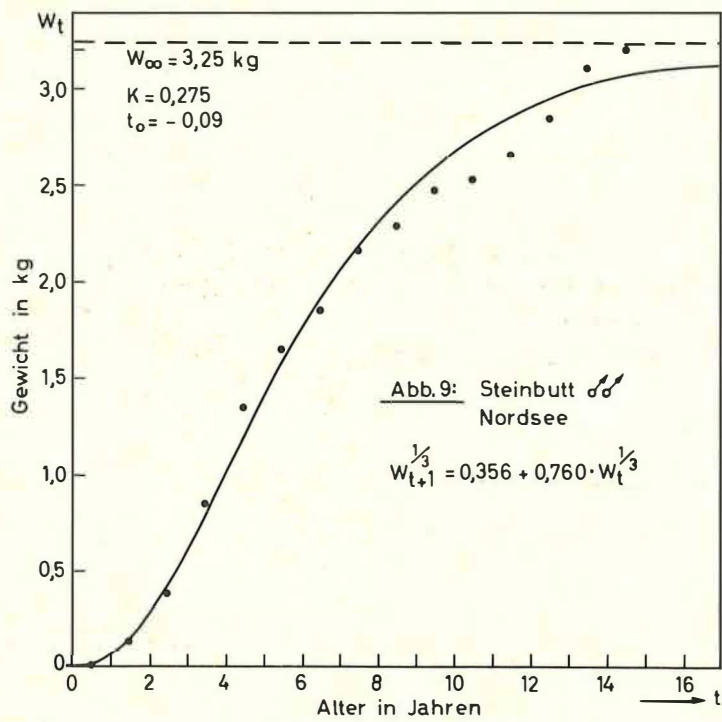
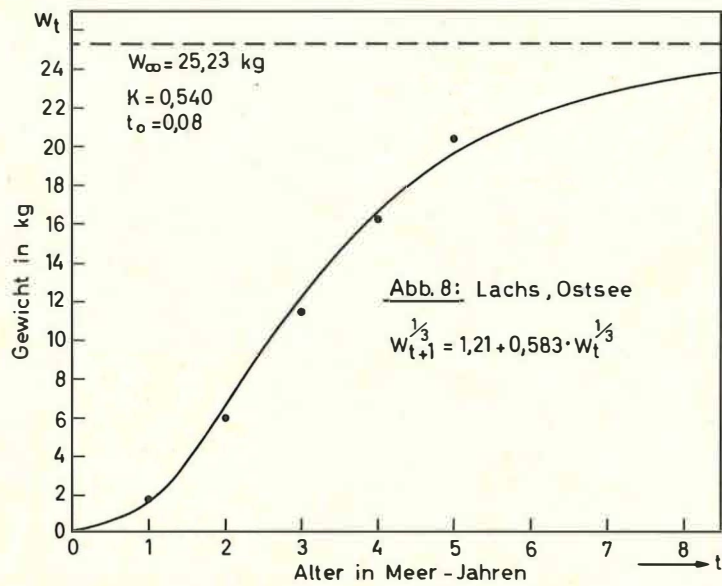
Abb. 5: Das Längenwachstum des Heilbutts (*Hippoglossus hippoglossus*) aus isländischen Gewässern, n = 19. (Vgl. Tabelle 7)

Abb. 6: Das Längenwachstum des Sprotts (*Sprattus sprattus*) aus der Kieler Bucht, n = 4. (Vgl. Tabelle 8)

Abb. 7: Das Längenwachstum des Ostseelachses (*Salmo salar*). Altersangaben in Meer-Jahren, n = 5. (Vgl. Tabelle 9)



Tafel 3 (zu K. Hohendorf)



Tafel 4 (zu K. Hohendorf)

Aus Tabelle 7 geht hervor, daß das Wachstum des isländischen Heilbutts durch die BERTALANFFY-Funktion recht gut wiedergegeben wird, bis auf die ersten 5 Werte. Hierin zeigt sich die Uneinheitlichkeit des Materials, da nämlich diese fünf Meßdaten zu dem sonst einheitlichen Wertematerial von SIGURDSSON & FRIDRIKSSON (1951) aus zwei anderen Quellen hinzugenommen werden mußten, zu dem sie offensichtlich nicht gut passen, wahrscheinlich weil die Proben zu ganz unterschiedlichen Zeiten und vielleicht auch in verschiedenen Gebieten genommen wurden. Die typischen Merkmale des Heilbutt-Wachstums kommen trotzdem zum Ausdruck, vor allem in den Wachstumsparametern. Eine Körperlänge von 280 cm wie sie für die mittlere mögliche Endlänge L_{∞} berechnet worden ist, kommt für den Heilbutt in der Natur durchaus vor und kann sogar noch übertroffen werden. Der Geschwindigkeitsparameter K ist mit 0,05 äußerst gering, d. h. der Heilbutt ist im oben ausgeführten Sinne ein extrem langsamwüchsiger Fisch, die Wachstumskurve verläuft sehr flach, nahezu linear (vgl. Abb. 5). Das bedeutet, daß der jährliche Zuwachs, d. h. die Längenzunahme pro Zeiteinheit, während der gesamten Aufwuchsperiode annähernd gleichbleibt und kaum abnimmt. Der Jahreszuwachs beträgt bei $K = 0,05$ nämlich 95% der vorjährigen Zuwachsrates. Wohlge-merkt, Langsamwüchsigkeit bzw. geringe Wachstumsgeschwindigkeit sind relativ zur physiologisch möglichen Endgröße gemeint und haben nichts mit der absoluten Wuchsleistung, d. h. der Produktion an Körpersubstanz, zu tun. Diese kann selbstverständlich sehr viel größer sein als bei einem „schnellwüchsigen“ Fisch, wie es das nächste Beispiel zeigt.

Tabelle 8

Das Längenwachstum des Sprotts ($\delta\delta + \text{♀♀}$) aus der Kieler Bucht, $n = 4$.
(Nach unveröffentlichten Originalwerten von KÄNDLER)

Alter t Jahre	Länge in cm		Fehler		Berechnete Parameter
	beob.	ber.	Diff.	D %	
1	9,3	9,37	0,07	0,75	$a = 9,489$ $b = 0,3610$ $L_{t+1} = 9,49 + 0,361 \cdot L_t$
2	12,9	12,87	— 0,03	— 0,23	
3	13,9	14,14	0,24	1,70	
4	14,7	14,59	— 0,11	— 0,75	
					$L_{\infty} = 14,85 \text{ cm}$ $K = 1,019$ $t_0 = + 0,021$
					$^sD = \pm 1,42\%$

Das Wachstum des Sprotts wird durch die BERTALANFFY-Kurve bestens angenähert, die Abweichungen zwischen den empirischen und den berechneten Werten liegen unter 2% (vgl. Tabelle 8 und Abb. 6). Daraus kann man auf ein zuverlässiges Beobachtungsmaterial schließen. Im Gegensatz zum Heilbutt ist der Sprott eine extrem schnellwüchsige, dafür aber kurzlebige Art, relativ natürlich zu seiner möglichen Endlänge L_{∞} , die mit dem berechneten Wert von 14,9 cm etwas unter beobachtbaren Maximalwerten von über 16 cm liegt. Der Sprott hat bereits nach einem Jahr 60% und nach 4 Jahren

Legende zu den nebenstehenden Abbildungen (Tafel 4)

Abb. 8: Das Gewichtswachstum des Ostseelachses. Altersangaben in Meer-Jahren, $n = 5$. (Vgl. Tabelle 10)

Abb. 9: Das Gewichtswachstum der Männchen des Nordsee-Steinbutts (*Scophthalmus maximus*), $n = 14$. (Vgl. Tabelle 11)

annähernd seine volle Maximalgröße erreicht. Auf diese Tatsache weist auch der ungewöhnlich hohe K-Wert von 1.02 hin. Die absolute Wuchsleistung liegt dabei natürlich bei weitem unter derjenigen des „langsamwüchsigen“ Heilbutt.

Einen Wachstumstyp, der etwa zwischen diesen beiden Extremen liegt, repräsentiert der Ostseelachs. In Tabelle 9 ist das Wachstum des Lachses während seines Meeraufenthaltes angegeben, da der Übergang vom Süßwasser zum Meer einen entscheidenden Einschnitt in der Lebensweise und speziell für die Wachstumsbiologie des Lachses bedeutet. Der Lachs ist wesentlich schnellwüchsiger als der Heilbutt, wächst aber relativ langsamer als der Sprott. In Bezug auf die Geschwindigkeitskonstante K verkörpert er mit dem Wert $K = 0,29$ mehr den Typ des Steinbutt-Wachstums (vgl. Abb. 7). Die errechnete Endlänge von 156 cm kann als mögliche Maximallänge des Lachses in der Natur betrachtet werden. Der Wert von $-0,46$ Jahren für t_0 kann nicht als Süßwasserzeit gedeutet werden, da diese im allgemeinen zwei oder mehr Jahre beträgt. Dagegen stimmt die Länge der zweijährigen Smolts beim Abwandern vom Süßwasser ins Meer mit der berechneten „Geburtslänge“ $L_0 = 19$ cm in etwa überein.

Tabelle 9

Das Längenwachstum des Ostseelachses. Altersangaben in Meer-Jahren, $n = 5$. (Nach empirischen Mittelwerten von JÄRVI 1938)

Alter t Jahre	Länge in cm		Fehler		Berechnete Parameter
	beob.	ber.	Diff.	D %	
1	53,4	53,39	— 0,01	— 0,19	$a = 38,961$ $b = 0,7503$ $L_{t+1} = 38,96 + 0,750 \cdot L_t$ $L_{\infty} = 156,03$ cm $K = 0,2876$ $t_0 = -0,456$ $s_D = \pm 0,67\%$
2	79,6	79,00	— 0,60	— 0,76	
3	97,4	98,21	0,81	0,82	
4	112,6	112,62	0,02	0,18	
5	123,6	123,43	— 0,17	— 0,14	

Die drei völlig verschiedenen Wachstumstypen von Heilbutt, Sprott und Lachs werden durch das Maß für die relative Wachstumsgeschwindigkeit, den Parameter K, sehr gut charakterisiert. Der langsamwüchsige Heilbutt hat einen extrem niedrigen K-Wert von 0,05 und daher eine fast lineare Wachstumskurve. Der jährliche Zuwachs beträgt 95% der vorjährigen Wachstumsrate, beim Lachs mit einem K-Wert von 0,29 macht diese jährliche Zuwachsrate etwa 75% aus und beim schnellwüchsigen Sprott mit dem extrem hohen K-Wert von 1,02 beträgt dieser Zuwachs nur ca. 36% der Vorjahrsrate (vgl. Tabelle 1).

Diese drei Wachstumstypen zeigen noch ein anderes Phänomen sehr schön, das vielleicht ebenfalls durch den Parameter K gekennzeichnet wird. Mit einer Langsamwüchsigkeit, wie sie der Heilbutt zeigt, geht im allgemeinen offenbar eine Langlebigkeit der betreffenden Art einher, die ebenfalls durch den niedrigen K-Wert angezeigt wird. Nach 20 Jahren hat der Heilbutt erst 65% seiner physiologisch möglichen Endlänge erreicht. Sein maximales Alter wird mit 50—60 Jahren angegeben. Dagegen scheint Schnellwüchsigkeit mit Kurzlebigkeit verbunden zu sein, charakterisiert durch einen extrem hohen K-Wert. Der Sprott hat bereits nach 4 Jahren seine physiologisch mögliche Endgröße fast erreicht, maximal kann er 5—6 Jahre alt werden. Der in seinem Wachstumstypus dazwischen liegende Lachs erreicht nach 10 Jahren etwa seine mögliche Endlänge.

Nun folgen noch zwei Beispiele für die Anwendung von BERTALANFFYS Gewichtswachstumsfunktion, die nach dem gleichen, leicht abgewandelten Schema durchgerechnet worden sind. Man muß dabei von den Kubikwurzeln der Gewichte ausgehen und mit diesen auch alle weiteren Zwischenrechnungen durchführen. Zunächst sollen die Wachstumsparameter des Gewichtswachstums mit denen des Längenwachstums für den Ostseelachs verglichen werden.

Tabelle 10

Das Gewichtswachstum des Ostseelachses. Altersangaben in Meer-Jahren, $n = 5$. (Nach empirischen Mittelwerten von JÄRVI 1938)

Alter t Jahre	Beobachtet		Berechnet		Fehler		Berechnete Parameter
	W_t (kg)	$Y_t = \sqrt[3]{W_t}$	Y_t	$W_t = Y_t^3$ (kg)	Diff.	D %	
1	1,64	1,179	1,133	1,456	- 0,184	- 12,6	$a = 1,2097$ $b = 0,5829$ $\sqrt[3]{W_{t+1}} = 1,21 +$ $0,583 \cdot \sqrt[3]{W_t}$ <hr/> $W_\infty = 25,230 \text{ kg}$ $K = 0,5397$ $t_0 = 0,082$ <hr/> $^sD = \pm 10,76 \%$
2	5,83	1,800	1,870	6,539	0,709	10,8	
3	11,30	2,244	2,300	12,167	0,867	7,1	
4	16,10	2,535	2,551	16,600	0,500	3,0	
5	20,30	2,728	2,697	19,610	- 0,690	- 3,5	

Allgemein gilt für die Gewichtsberechnungen nach diesem Verfahren, daß sie eventuell mit größeren Ungenauigkeiten behaftet sein können als die Längenwerte; denn mögliche Fehler in den Y_t -Werten vervielfachen sich in den W_t -Werten mit der dritten Potenz.

Die für den Lachs nach BERTALANFFY berechneten Gewichtswerte stimmen recht gut mit den Beobachtungsdaten überein (vgl. Tab. 10), und der Verlauf der Wachstumskurve gibt ein anschauliches Bild vom Typ des Gewichtswachstums (vgl. Abb. 8). Der Geschwindigkeitsparameter K liegt mit dem Wert 0,54 für das Gewicht in einer anderen Größenordnung als für die Länge ($K_L = 0,29$). Daraus kann man nicht unbedingt auf eine größere absolute Wachstumsgeschwindigkeit des Gewichts schließen, da die Formeln für die Wachstumsgeschwindigkeit von Länge und Gewicht unterschiedlich sind (vgl. Gleichungen (2a) und (12a)!). Dagegen deutet der höhere K_w -Wert aber auf eine größere relative Wachstumsgeschwindigkeit des Gewichtes hin. Das errechnete physiologisch mögliche Endgewicht von $W_\infty = 25,2 \text{ kg}$ kann in der Natur sogar noch übertroffen werden, liegt aber in der richtigen Größenordnung. Während beim Längenwachstum des Lachses zwar nicht der Parameter t_0 , dafür aber die „Geburtslänge“ L_0 eine biologisch sinnvolle Interpretation fand, ist beim Gewichtswachstum mit dem positiven t_0 -Wert von 0,08 Jahren keine biologische Deutung möglich.

Außerdem ist noch das Gewichtswachstum der Männchen des Nordsee-Steinbutts berechnet worden (vgl. Tab. 11). Trotz des nicht sehr günstigen Materials wird auch dieses durch die BERTALANFFYSche Gewichtskurve recht gut repräsentiert (vgl. Abb. 9). Durch das errechnete Endgewicht von $W_\infty = 3,25 \text{ kg}$, das natürlich nur einen mittleren Endwert der untersuchten Population darstellt, werden die beobachteten Maximalgewichte von angelandetem Steinbutt bei weitem nicht erreicht. Der Wert für den Geschwindigkeitsparameter K liegt mit 0,28 in derselben Größenordnung wie für das Längenwachstum derselben Population ($K = 0,26$).

Bei einem Vergleich der K-Werte erkennt man, daß Nordsee-Steinbutt und Ostseelachs im Längenwachstum zwar ähnliche Wuchstypen verkörpern, im Gewichtswachstum dagegen recht unterschiedliche Wachstumsmuster aufweisen, was wegen der verschiedenen Körperformen auch zu erwarten war. Es zeigt sich, daß der Lachs im Gewicht relativ schnellwüchsiger ist als der Steinbutt.

Tabelle 11

Das Gewichtswachstum der Männchen des Steinbutt (*Scophthalmus maximus*) in der Nordsee, n = 15

(Nach empirischen Werten von MENGI 1963)

Alter t Jahre	Gewicht		Fehler		Berechnete Parameter
	beob. kg	ber. kg	Diff.	D %	
0,5	0,012	0,011	— 0,001	— 9,1	a = 0,3562 b = 0,7595 $\sqrt[3]{W_{t+1}} = 0,356 + 0,760 \cdot \sqrt[3]{W_t}$
1,5	0,135	0,145	0,010	6,9	
2,5	0,386	0,430	0,044	10,2	
3,5	0,850	0,804	— 0,046	— 5,7	
4,5	1,350	1,201	— 0,149	— 12,4	
5,5	1,650	1,577	— 0,073	— 4,6	$W_{\infty} = 3,249 \text{ kg}$ $K = 0,2751$ $t_0 = - 0,089$
6,5	1,850	1,907	0,057	3,0	
7,5	2,160	2,187	0,027	1,2	
8,5	2,290	2,417	0,127	5,3	
9,5	2,470	2,600	0,130	5,0	
10,5	2,530	2,750	0,220	8,0	$s_D = \pm 7,13\%$
11,5	2,660	2,863	0,203	7,1	
12,5	2,850	2,955	0,105	3,6	
13,5	3,110	3,024	— 0,086	— 2,8	
14,5	3,210	3,074	— 0,136	— 4,4	

Zum Vergleich sind für zwei Beispiele die BERTALANFFYSchen Parameter und Wachstumswerte nach demselben Prinzip bestimmt worden, für die auch die Berechnungen nach der neuesten Wachstumsformel von KRÜGER (1962) vorliegen. KRÜGERS Funktion lautet in der letzten Schreibweise (1965):

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

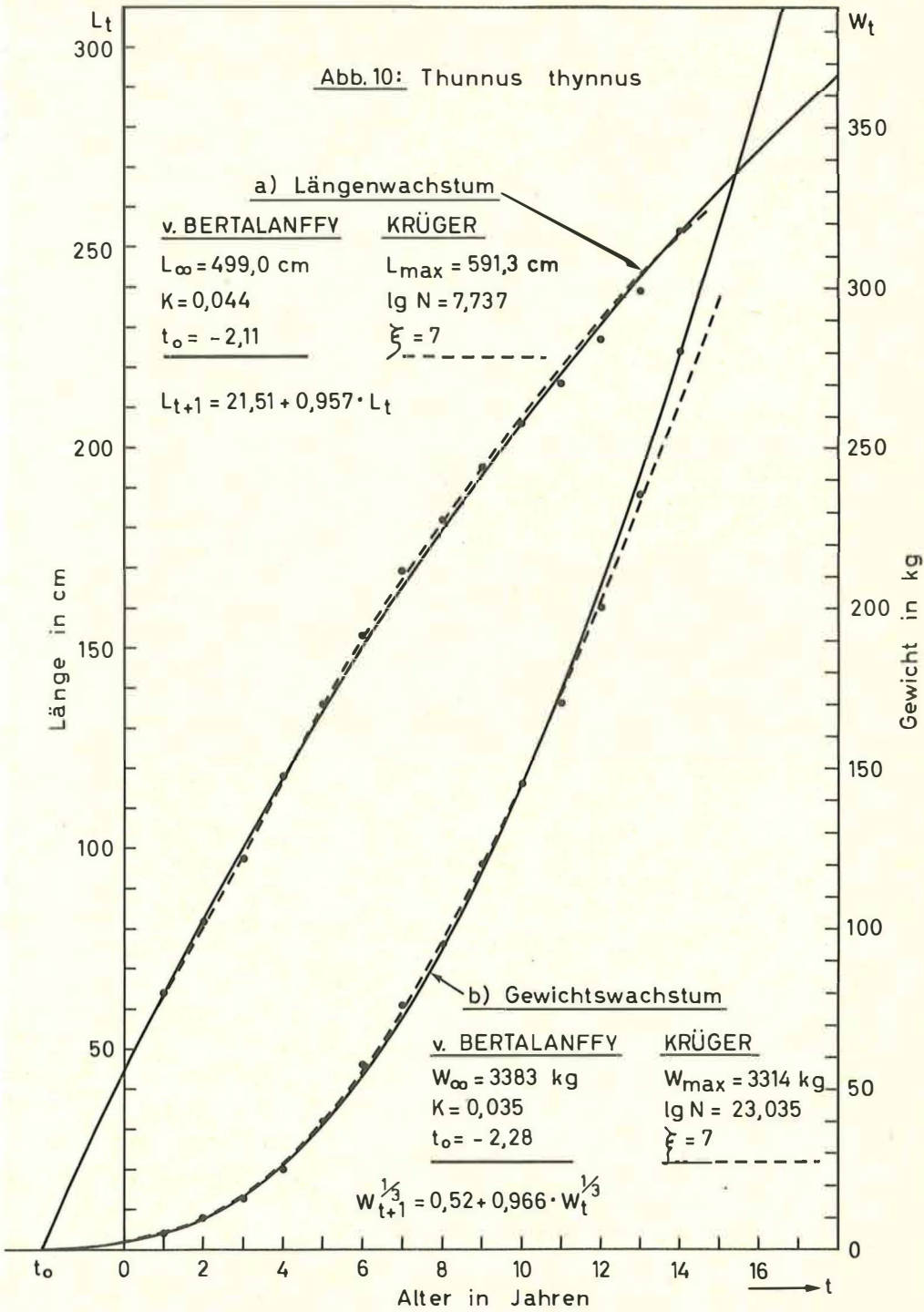
Darin bedeuten: d_{χ} = Dimension (Länge oder Gewicht) im postnatalen Alter χ ; ξ = additiver Alterswert; D_{\max} = asymptotisch erreichbare Endgröße der relativen Wachstumskurve; $\lg N$ = Ausdruck für die Kurvensteigung.

Als Beispiel ist das Längen- und Gewichtswachstum des Roten Thun *Thunnus thynnus* gewählt worden. Die Wachstumswerte sind hierbei alle sorgfältig direkt mit den BERTALANFFYSchen Originalfunktionen berechnet worden. Aus Vergleichsgründen sind die

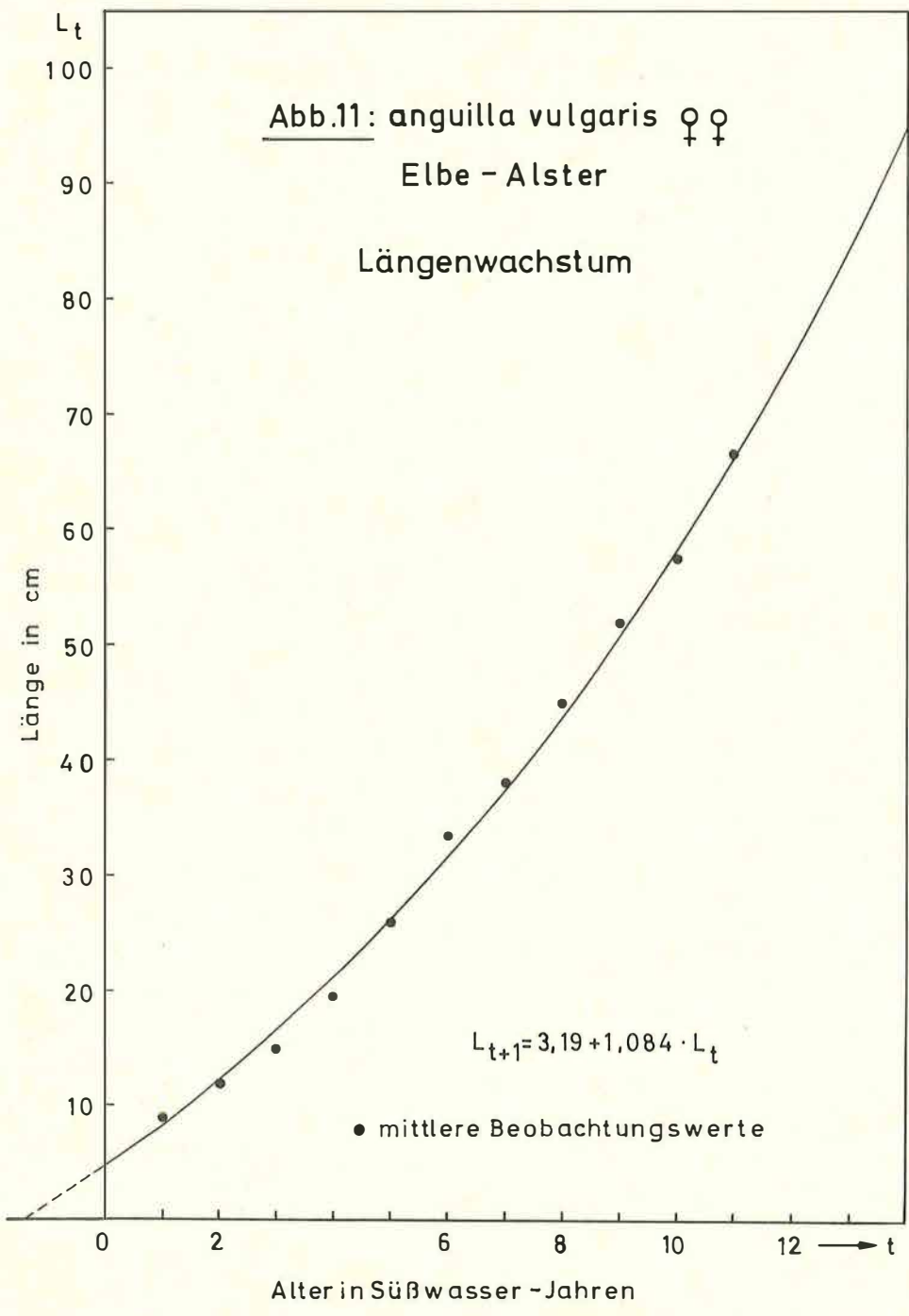
Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 5)

Abb. 10: Das Längen- und Gewichtswachstum des Roten Thun (*Thunnus thynnus*), berechnet nach BERTALANFFY und von KRÜGER 1964, n = 14. (Vgl. Tabelle 12 und 13)

Abb.10: Thunnus thynnus



Tafel 5 (zu K. Hohendorf)



Tafel 6 (zu K. Hohendorf)

Tabelle 12

Das Längenwachstum des Roten Thun (*Thunnus thynnus*). Vergleich der nach BERTALANFFY mit den von KRÜGER (1964) berechneten Werten; $n = 14$
(Nach empirischen Daten von SELLA 1929, zitiert bei KRÜGER 1964)

Alter t Jahre	Beob. Länge cm	Berechnete Längen nach BERTALANFFY				Berechn. von KRÜGER		
		rekursiv cm	direkt cm	Fehler		Länge cm	Fehler	
				Diff.	D %		Diff.	D %
1	64,0	63,73	63,73	— 0,27	— 0,42	62,7	— 1,3	— 2,03
2	81,5	82,49	82,49	0,99	1,21	81,7	0,2	0,25
3	97,5	100,44	100,36	2,86	2,93	100,3	2,8	2,87
4	118,0	117,62	117,57	— 0,43	— 0,36	118,4	0,4	0,34
5	136,0	134,06	133,99	— 2,01	— 1,48	135,0	— 1,0	— 0,74
6	153,0	149,79	149,71	— 3,29	— 2,15	151,6	— 1,4	— 0,91
7	169,0	164,84	164,73	— 4,27	— 2,50	166,1	— 2,9	— 1,72
8	182,0	179,24	179,16	— 2,84	— 1,56	181,2	— 0,8	— 0,44
9	195,0	193,02	192,93	— 2,07	— 1,06	194,4	— 0,6	— 0,31
10	206,0	206,21	206,10	0,10	0,05	206,9	0,9	0,44
11	216,0	218,83	218,70	2,70	1,25	218,6	2,6	1,11
12	227,0	230,91	230,76	3,76	1,66	229,6	2,6	1,15
13	239,0	242,47	242,38	3,38	1,41	239,9	0,9	0,38
14	254,0	255,53	253,41	— 0,59	— 0,23	249,6	— 4,4	— 1,73
a = 21,509 b = 0,957 $L_{t+1} = 21,51 + 0,957 \cdot L_t$		$L_{\infty} = 499,0$ cm K = 0,044 $t_0 = -2,11$				$L_{\max} = 531$ cm $\lg N = 6,588$ $\xi = 6,1055$		
		$s_D = \pm 1,67\%$				$s_D = \pm 1,39\%$		

Längenwerte außerdem aber auch nach dem angegebenen Verfahren mit Hilfe der Rekursionsformel $L_{t+1} = a + b \cdot L_t$ ermittelt worden (vgl. Tab. 12, Spalte 3). Die Unterschiede dieser Werte gegenüber den einzeln nach BERTALANFFYS Längenformel (1) mit Hilfe der tabellierten e-Funktion berechneten Werte (Spalte 4) sind minimal und können vernachlässigt werden.

Die Annäherung der empirischen Daten erfolgt sowohl durch BERTALANFFYS als auch durch KRÜGERS Wachstumskurve ausgezeichnet (vgl. Abb. 10). Die gute Übereinstimmung in der Repräsentation der beobachteten Wachstumswerte durch die beiden Formeln geht auch aus der Gleichsinnigkeit und der gleichen Größenordnung der Abweichungen in beiden Fällen hervor. Diese Feststellung wird durch den Vergleich der Gewichtsberechnungen bestätigt (vgl. Tab. 13). Kaum zu vergleichen sind dagegen, abgesehen vielleicht von den End- bzw. Maximalgrößen, die Wachstumsparameter von BERTALANFFY und KRÜGER. Die Endwerte, insbesondere die Gewichte, liegen für beide Funktionen so ungewöhnlich hoch (nach BERTALANFFY: $L_{\infty} = 499$ cm, $W_{\infty} = 3383$ kg und nach KRÜGER: $L_{\max} = 531$ cm, $W_{\max} = 3314$ kg), daß sie in diesem Fall nur theoretische Bedeutung haben. Der Rote Thun wird keinesfalls länger als 400 cm und schwerer als 500 kg.

Dagegen besagen die außerordentlich niedrigen Werte des BERTALANFFYSchen Geschwindigkeitsparameters K ($K_L = 0,044$ und $K_W = 0,035$), daß wir es beim Roten

Legende zu der nebenstehenden Abbildung (Tafel 6)

Abb. 11: Das Längenwachstum des Flußaals (*Anguilla anguilla*) aus dem Elbe-Alster-Areal, Weibchen. Altersangaben in Süßwasserjahren, $n = 11$. (Vgl. Tabelle 14)

Thun hinsichtlich seines Wuchstypus mit einem extrem langsamwüchsigen Fisch zu tun haben. Er ist sogar noch relativ langsamwüchsiger als der Heilbutt. Die anschauliche Deutung von KRÜGERS Parameter $\lg N$ ist nur schwer vorstellbar und daher nicht ohne weiteres mit den berechneten K-Werten vergleichbar. Der additive Alterswert ξ liegt bei KRÜGER in einer wesentlich höheren Größenordnung und läßt eine biologische Deutung noch weniger zu als BERTALANFFYS t_0 -Wert.

Tabelle 13

Das Gewichtswachstum des Roten Thun (*Thunnus thynnus*). Vergleich der nach BERTALANFFY und von KRÜGER berechneten Wachstumswerte; $n = 14$
(Nach empirischen Daten von SELLA 1929, zitiert bei KRÜGER 1964)

Alter t Jahre	Beob. Gewicht kg	Berechn. nach v. BERTALANFFY			Berechn. von KRÜGER		
		W _t kg	Fehler		W _t kg	Fehler	
			Diff.	D %		Diff.	D %
1	4,4	4,33	— 0,07	— 1,59	4,37	— 0,03	— 0,58
2	9,5	9,16	— 0,34	— 3,58	9,14	— 0,36	— 3,80
3	16	16,36	0,36	2,25	16,48	0,48	2,97
4	25	26,35	1,35	5,40	26,68	1,68	6,72
5	40	38,79	— 1,21	— 3,05	39,89	— 0,11	— 0,29
6	58	54,26	— 3,74	— 6,45	56,04	— 1,96	— 3,39
7	76	72,60	— 3,40	— 4,47	74,98	— 1,02	— 1,35
8	95	93,92	— 1,08	— 1,14	96,51	1,51	1,59
9	120	118,18	— 1,82	— 1,52	120,40	0,40	0,33
10	145	145,16	0,16	0,11	146,35	1,35	0,93
11	170	174,99	4,99	2,93	173,98	3,98	2,34
12	200	207,06	7,06	3,53	203,23	3,23	1,62
13	235	241,96	6,96	2,96	233,65	— 1,35	— 0,57
14	280	278,64	— 1,36	— 0,49	265,09	— 14,91	— 5,33
		$s_D = \pm 3,88\%$			$s_D = \pm 3,20\%$		
		$a = 0,518$ $b = 0,9655$		$W_\infty = 3382,8 \text{ kg}$ $K = 0,035$ $t_0 = -2,28$	$W_{\max} = 3313,7 \text{ kg}$ $\lg N = 23,035$ $\xi = 7$		
		$\sqrt[3]{W_{t+1}} = 0,518 + 0,966 \cdot \sqrt[3]{W_t}$					

Schließlich soll auch noch ein von der normalen Form des Fischwachstums abweichendes Beispiel angeführt werden, das sich nicht durch die BERTALANFFY-Funktion darstellen läßt. das Längenwachstum des Aales *Anguilla anguilla*. Dagegen ist die Rekursionsformel von FORD/WALFORD allgemeiner, mit ihrer Hilfe kann man nach dem angegebenen Bestimmungsverfahren für die Konstanten a und b eine recht gute Wachstumskurve für das Süßwasserleben des Aales berechnen, wenn man von einem geeigneten Anfangswert ausgeht. Bei dem vorliegenden Datenmaterial gab ein Ausgangswert von $L_0 = 5 \text{ cm}$ (mittlere Länge der Glasaale beim Übergang ins Süßwasser ca. 6 cm) eine recht gute Annäherung an die empirischen Werte (vgl. Tabelle 14 und Abb. 11). Aus der Rekursionsformel und dem Kurvenverlauf ist ersichtlich, daß der Aal nicht, wie es für die Anwendung der BERTALANFFY-Funktion vorausgesetzt wird, ein allmählich abnehmendes und sich asymptotisch einem Endwert zustrebendes Längenwachstum besitzt. Sein Wachstum nimmt vielmehr ständig zu, worauf auch der Wert für $b > 1$ hinweist, so daß es am besten durch eine Exponentialfunktion der Form $L_t = L_0 \cdot e^{k \cdot t}$

wiedergegeben wird. Da in dieser Funktion L_t nicht Null werden kann, ist eine Funktion der Form $L_t = L_0 \cdot (2e^{k \cdot t} - 1)$ vielleicht noch geeigneter.

Tabelle 14

Das Längenwachstum der Weibchen des Aals *Anguilla anguilla* (Elbe-Alster-Gebiet). Altersangaben in Süßwasser-Jahren, $n = 11$

(Nach empirischen Mittelwerten von EHRENBAUM und MARUKAWA 1913)

Alter t Jahre	Länge in cm		Fehler		Berechnete Konstanten
	beob.	ber.	Diff.	D %	
1	9,0	8,61	— 0,39	— 4,4	a = 3,188
2	11,8	12,52	0,72	5,8	b = 1,084
3	15,0	16,76	1,76	10,5	$L_{t+1} = 3,19 + 1,084 \cdot L_t$
4	19,5	21,36	1,86	8,7	
5	26,0	26,34	0,34	1,3	sD = ± 5,70%
6	33,6	31,74	— 1,86	— 5,9	
7	38,2	37,60	— 0,60	— 1,6	
8	45,1	43,95	— 1,15	— 2,6	
9	52,0	50,83	— 1,17	— 2,3	
10	57,5	58,29	0,79	1,4	
11	66,7	66,38	— 0,32	— 0,5	

Abschließend werden in Tabelle 15 die für einige Fischarten von mehreren Autoren bestimmten BERTALANFFYSchen Wachstumsparameter zum Vergleich gegenübergestellt. Dieser Übersicht ist zu entnehmen, daß verschiedene Typen des Fischwachstums durch unterschiedliche Parameterwerte recht gut charakterisiert werden. Auch das zum Teil differierende Wachstum der Geschlechter wird durch die Wachstumskonstanten erfaßt und gekennzeichnet. Und ebenso lassen sich auch Populationen oder Rassen derselben Art mit Hilfe der BERTALANFFY-Parameter auseinanderhalten, sofern typische Wachstumsunterschiede bestehen.

Besonders bemerkenswert ist schließlich noch die Tatsache, daß dieselbe Population einer Fischart für das Längen- und Gewichtswachstum keine übereinstimmenden Werte der Parameter K und t_0 aufzuweisen braucht. Diese können sogar sehr unterschiedlich sein, wie das Beispiel des Ostseelachses zeigt. Das ist auch verständlich, wenn man bedenkt, daß es sich bei den BERTALANFFY-Formeln für das Längen- und Gewichtswachstum um verschiedene Funktionstypen handelt. Man sollte daher nach Möglichkeit die Parameter aus gut gesicherten empirischen Durchschnittswerten für beide Wachstumsarten getrennt berechnen.

Tabelle 15
Zusammenstellung der BERTALANFFY-Parameter für einige Fischarten zur
Charakterisierung ihres Wachstums
(nach verschiedenen Autoren)

Species	Längenwachstum			Gewichtswachstum			Autor
	L_{∞} cm	K_L 1/Zeit	t_0 Jahre	W_{∞} kg	K_W 1/Zeit	t_0 Jahre	
<i>Pluronectes platessa</i> . .	(68,5)			2,87	0,095	— 0,82	BEVERTON & HOLT 1957
<i>Solea solea</i>	37,7	0,42	0,30	(0,48)			BEVERTON & HOLT 1957
<i>Platichthys flesus</i> . . .	47,3	0,229	0,50				CIEGLEWICZ et al. 1965
<i>Scophthalmus maximus</i>							
Ostsee	50,2	0,203	0,33				CIEGLEWICZ et al. 1965
Ostsee ♂♂	33,3	0,264	— 0,52				Verfasser 1966
Ostsee ♀♀	48,5	0,196	— 0,30				Verfasser 1966
Nordsee ♂♂	53,9	0,269	— 0,12	3,25	0,275	— 0,09	Verfasser 1966
Nordsee ♀♀	62,2	0,259	— 0,09				Verfasser 1966
<i>Hippoglossus hippo-</i> <i>glossus</i> (Island) . .	279,9	0,053	0,08				Verfasser 1966
<i>Gadus morrhua</i>	132,0	0,20	0,28	(20,0)			BEVERTON & HOLT 1957
<i>Melanogrammus</i>							
<i>aeglefinus</i>	53,0	0,20	— 1,07	(1,21)			BEVERTON & HOLT 1957
<i>Gadus macrocephalus</i> . .	94,0	0,27	0,78				KETCHEN 1964
<i>Sprattus sprattus</i> . . .	14,9	1,02	— 0,04				Verfasser 1966
<i>Salmo salar</i>	156,0	0,288	— 0,46	25,23	0,540	0,08	Verfasser 1966
<i>Thunnus thynnus</i> . . .	499,0	0,044	— 2,11	3382,8	0,035	— 2,28	Verfasser 1966
<i>Roccus americanus</i> ♂♂	24,1	0,213	— 0,70	0,299	0,241	— 1,10	Verfasser 1966
<i>Roccus americanus</i> ♀♀	28,8	0,155	— 1,11	1,017	0,125	— 1,50	Verfasser 1966
<i>Roccus saxatilis</i> ♀♀ . .	129,6	0,116	— 0,02				Verfasser 1966
<i>Leucichthys artedii</i> . .	30,9	0,41	0,24	0,57	0,40	2,02	RICKE 1958

Anmerkung: In Klammern sind die möglichen Endwerte gesetzt, die aus den für das Wachstum bestimmten Parametern mit Hilfe des Längen-Gewichts-Koeffizienten berechnet worden sind.

Literaturverzeichnis

- ANDERSSON, K. A. (1954): Fiskar Och Fiske I Norden. 1. Band, Stockholm, 588 S. — BERTALANFFY, L. von (1934): Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. I. Allgemeine Grundlagen der Theorie. Arch. Entw. Mech. Org. 131, 613—652. — BERTALANFFY, L. von (1938): A quantitative theory of organic growth. Hum. Biol. 10, 181—213. — BEVERTON, R. J. H., & HOLT, S. J. (1956): The Theory of Fishing. In: GRAHAM, M.: Sea Fisheries. London, 372—441. — BEVERTON, R. J. H., & HOLT, S. J. (1957): On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Invest., Ser. II, Bd. 19, London, 553 S. — BRODY, S. (1945): Bioenergetics and growth. New York, 1023 S. — BÜCKMANN, A. (1929): Die Methodik fischereibiologischer Untersuchungen an Meeresfischen. Handb. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 6, 1—94. — BÜCKMANN, A. (1938): Über den Höchstertrag der Fischerei und die Gesetze organischen Wachstums. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresf. 9, 16—48. — BÜCKMANN, A. (1963): Das Problem der optimalen Befischung. Arch. Fischereiwiss. 14, 1. Beiheft, 1—107. — CIEGLEWICZ, W., DRAGANIK, B., & ZUKOWSKI, G. (1965): Growth of the Baltic Flounder and Turbot back-calculated from their otoliths. Intern. Counc. Explor. Sea, Meeting Rom 1965, paper No. 67. — EHRENBaum, E., und MARUKAWA, H. (1913): Über Altersbestimmung und Wachstum beim Aal. Zeitschr. f. Fischerei 14, 89—127. — FORD, E. (1933): An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924—1933. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 19, 305—384. — GOMPertz, B. (1825): On the nature of the function expressive of the law of human mortality. Phil. Trans. Roy. Soc. London 115, 513—585. — HEMPEL, G. und SAHRHAGE, D. (1961): Neuere Modellvorstellungen über die Dynamik der Grundfischbestände. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresf. 16, 51—89. — JÄRVI, T. H. (1938): Fluctuations in the Baltic stock of salmon. Rapp. Proc.-Verb., ICES, 106, 3—114. — KÄNDLER, R. (1944): Über den Steinbutt der Ostsee. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresf. 11, 73—136. — KETCHEN, K. S. (1964): Preliminary results of studies on growth and mortality of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) in Hecate Strait. J. Fish. Res. Bd. Canada 21, 1051—68. — KRÜGER, F. (1962): Über die mathematische Darstellung des tierischen Wachstums. Naturwiss. 49, 454. — KRÜGER, F. (1964): Neuere mathematische Formulierungen der biologischen Temperaturfunktion und das Wachstum. Helgol. Wiss. Meeresunters. 9, 108—124. — KRÜGER, F. (1965): Zur Mathematik des tierischen Wachstums. I. Grundlagen einer neuen Wachstumsfunktion. Helgol. Wiss. Meeresunters. 12, 78—136. — McINTYRE, A. D. (1950): Halibut. NW-Area, Iceland. Annales, Biol. 7, 33 u. 37. — MENGI, T. (1963): Über das Wachstum des Steinbutts (*Scophthalmus maximus* L.) in der Nordsee. Ber. Dt. Wiss. Komm. f. Meeresf. 17, 119—132. — PEARL, R. and REED, L. J. (1923): On the mathematical theory of population growth. Metron 3, 6—19. — RICKER, W. E. (1958): Handbook of computations for biological statistics of fish population. Bull. Fish. Res. Bd. Canada 119, 1—300. — ROBERTSON, T. B. (1923): The chemical basis of growth and senescence. Philadelphia. — ROTTMANN, K. (1959): Mathematische Funktionstabellen. B-I-Hochschultaschenbücher 14/14a, Mannheim, 280 S. — SELLA, M. (1929): Migrazioni e habitat del tonno (*Thunnus thynnus* studiati col metodo degli ami, con osservazioni su l'accrescimento etc. Memoria R. Comit. talassog ital. 156, 1—24 (zitiert nach KRÜGER 1964). — SIGURDSSON, A. & FRIDRIKSSON, A. (1951): On the Icelandic Fishery in the Denmark Strait 1950. Annales Biol. 8, 45—46. — WAGLER, E. (1936): Die Länge der Fische als Funktion des Alters. Allg. Fischerei-Zeitung Nr. 4. — WALFORD, L. A. (1946): A new method of describing the growth of animals. Biol. Bull. 90, 141—147.