

Gille, Uwe

"Vergleichende Betrachtungen zum postnatalen Wachstum der Körpermasse und ausgewählter Extremitätenmaße verschiedener Haus- und Labortierspezies"

Universität Leipzig, Diss.

1989

97 Seiten, 12 Abb., 21 Tab.

Zur Beachtung: *Dieses Dokument liegt im Original maschinengeschrieben vor und ist von mir bislang nur zum Teil elektronisch aufgearbeitet. Aufgrund der limitierten Fähigkeiten der OCR Texterkennung (insbesondere bei Formeln) muss mit kleinen nachträglich eingegangenen Fehlern gerechnet werden, obwohl ich bereits eine eingehende Anfangskorrektur vorgenommen haben. Für Hinweise zu weiteren Fehlern bin ich daher dankbar, da mir augenblicklich die Zeit fehlt, eine 100 % fehlerfreie Kopie zu erstellen.*

Einfach mail an: **gille@vetmed.uni-leipzig.de**

Inhaltsverzeichnis

0. Einleitung
1. Aufgabenstellung
2. Literaturübersicht
 - 2.1. Zur Analyse von Wachstumsvorgängen
 - 2.2. Wachstumsfunktionen
 - 2.2.1. Anforderungen an eine Wachstumsfunktion
 - 2.2.2. Ein Überblick über häufiger verwendete Ansätze
 - 2.2.2.1. GOMPERTZ-Funktion
 - 2.2.2.2. Die logistische Wachstumsfunktion und ihre Erweiterungen
 - 2.2.2.3. Zur Theorie L.v. BERTALANFFY's
 - 2.2.2.4. BRODY'sche Ansätze
 - 2.2.2.5. RICHARDS-Funktion
 - 2.2.2.6. Die JANOSCHEK-Funktion und ihre Modifikationen
 - 2.2.2.7. Weitere Ansätze zur mathematischen Beschreibung von Wachstumsvorgängen
 - 2.2.3. Anwendungsmöglichkeiten und Leistungsgrenzen von Wachstumsfunktionen
3. Eigene Untersuchungen
 - 3.1. Material
 - 3.2. Methodik
 - 3.3. Ergebnisse
 - 3.3.1. Ergebnisse der Approximationen an die Hausgeflügeldaten
 - 3.3.2. Ergebnisse der Approximationen an die Haussäugetierdaten
 - 3.3.3. Interspeziesvergleich des Wachstums der Körpermasse
4. Diskussion
 - 4.1. Material und Methodik
 - 4.2. Wachstumsspezifische Approximationen
 - 4.3. Interspeziesvergleich
5. Zusammenfassung
6. Literaturverzeichnis
7. Anhang

0. Einleitung

Mit Wachstumsvorgängen ist der Mensch bereits in urgesellschaftlichen Entwicklungsstufen vertraut gewesen, das Verb "wachsen" (altindisch: vaks) gehört zum Urbestand der indogermanischen Stammsprache und dennoch sollte es Jahrtausende dauern, ehe Naturwissenschaftler begannen, Wachstum zu definieren und systematisch zu untersuchen (SCHARF, 1980). Eine allgemein anerkannte Wachstumsdefinition fehlt bis dato, praktikabel erscheint die Definition Ludwig von BERTALANFFY's, der schreibt: "Als 'Wachstum' werden jene Veränderungen eines lebenden Systems bezeichnet, die sich als quantitativ meßbare Größenänderung, im allgemeinen als eine Zunahme, darstellen lassen." (BERTALANFFY, 1957).

Die ersten Versuche zur mathematischen Durchdringung von Wachstumsprozessen reichen bis ins frühe 19. Jahrhundert zurück. Die Vielzahl der seitdem vorgeschlagenen Ansätze ist ein Indiz dafür, daß sie alle Unzulänglichkeiten aufweisen beziehungsweise nur beschränkte Gültigkeit haben. PEIL (1981) bezeichnet die direkte mathematische Modellierung biologischer Prozesse als "schwieriges ... wenn nicht ... sogar fragwürdiges Unterfangen". Es muß konstatiert werden, daß der gegenwärtige Stand der Kenntnisse über Wachstumsvorgänge keinesfalls den Anforderungen, die Biologie, Medizin und Tierproduktion stellen, entsprechen. Selbst bei den Haustieren fehlen häufig Referenzdaten, insbesondere wenn man Aussagen zum Wachstum einzelner Organsysteme treffen will oder über den produktionsrelevanten Zeitraum hinausgeht.

1. Aufgabenstellung

Zielstellung dieser Arbeit ist es, anhand von Daten aus der Literatur, einen Überblick über das Wachstum der Körpermasse und ausgewählter Skelettmaße verschiedener Haustierspezies zu geben. Die Meßwerte sind durch nichtlineare Regression an eine geeignete Wachstumsfunktion anzupassen und die Ergebnisse tabellarisch darzustellen. Desweiteren soll ein Interspezies-Vergleich der Körpermasseentwicklung vorgenommen werden.

Im Literaturteil sind gebräuchliche Verfahren zur mathematischen Analyse von Wachstumsreihen, unter besonderer Berücksichtigung von Wachstumsfunktionen, darzulegen. Dabei sollen neben einer Darlegung der mathematischen Eigenschaften, bisherige Erfahrungen bei deren Verwendung zur Beschreibung postnataler Wachstumsvorgänge bei Haus- und Labortieren aufgezeigt werden.

2. Literaturübersicht

2.1. Zur Analyse von Wachstumsvorgängen

Jede Analyse ist in ihren Möglichkeiten vom ihr zugrundeliegenden Ausgangsmaterial abhängig. Bei der Untersuchung von Wachstumsverläufen können Meßfehler, exogene und endogene Einflüsse auf den Wachstumsprozeß und die, biologischen Objekten wesenseigene, Variabilität die Ausgangsdaten verzerren und damit eine sachlich richtige Interpretation zumindest erschweren. Es ist in den seltensten Fällen möglich, den stetigen Verlauf von Wachstumsvorgängen kontinuierlich zu messen (SCHARF, 1980).

FITZHUGH (1976) unterscheidet 5 Arten der Datenerhebung:

- a) statische (static)
- b) transversale (cross-sectional)
- c) longitudinale (longitudinal)
- d) gemischt transversale (mixed cross-sectional)

und e) gemischt longitudinale (mixed longitudinal).

Bei statischen Untersuchungen werden ein oder mehrere Merkmale an einer Individuengruppe zu einem Zeitpunkt abgenommen. Man erhält verständlicherweise daraus kaum Informationen über den Wachstumsablauf, dennoch spielt diese Art der Meßwerterhebung noch eine Rolle in Zucht- und Selektionsprogrammen (RICKLEFS, 1968, 1985).

Transversale Wachstumsstudien sind durch eine einmalige Datenerhebung pro Tier unter Einbeziehung mehrerer Altersgruppen gekennzeichnet. Sie erlauben Aussagen über Haupteigenschaften der mittleren Wachstumskurve (FITZHUGH, 1976). Ihr

großer Vorteil besteht darin, daß man in kurzer Zeit ausreichend viele Meßzeitpunkte erfassen kann, was insbesondere bei langsam wachsenden Tieren und beim Wachstum des Menschen von Belang ist. Bei Untersuchungen zum fetalen und zum Organwachstum sind Transversalstudien nur schwer und mit hohem technischem Aufwand (Computer-Tomographie, radioaktive Markierung u.ä.) zu ersetzen.

Longitudinale Untersuchungen stellen die Methode der Wahl dar, da sie, neben dem Informationsgehalt der beiden vorherigen Arten, zusätzlich Aussagen über die individuelle Variabilität gestatten. Dabei werden bei einem oder mehreren Individuen die entsprechenden Messungen zu mehreren Meßzeitpunkten vorgenommen (PEIL und HELWIN, 1976).

Werden bei mehreren Objekten ein oder mehrere Maße bei unbekanntem Alter erfaßt, so spricht man von gemischt transversalen Studien, die nur bedingte Aussagefähigkeit besitzen (FITZHUGH, 1976).

Kombiniert man longitudinale Datensätze mit transversalen, so erhält man gemischt longitudinale Daten. Sie stellen praktisch einen Kompromiß dar, wenn man trotz zeitlich begrenzter Versuchsdurchführung, Daten jenseits des Wachstumsabschlusses benötigt (JUNGHANS, 1984) oder für bestimmte Zeitabschnitte nicht genügend longitudinale Daten vorhanden sind.

Ein erster Schritt zur Analyse von Wachstumsverläufen besteht in der graphischen Darstellung der Meßwerte in einem Koordinatensystem in Form einer Punktwolke. Auch bei weitergehender Datenreduktion sollte man auf diesen Schritt nicht verzichten, weil graphische Verfahren sich gegenüber einer tabellarischen Erfassung der Meßwerte durch größere Übersichtlichkeit auszeichnen und in vielen Fällen bereits Trends sichtbar gemacht werden können, die Hinweise auf Möglichkeiten der weiteren mathematischen Behandlung geben (SCHARF, 1980). Eine durch diese Punktwolke gelegte Freihandkurve trägt zwar stark subjektivistischen Charakter, weshalb dieses Verfahren lediglich eine Vorstufe der weiteren Analyse darstellen sollte, stellt nach SALOMON (1981) aber eine sehr ökonomische Datenreduktion dar.

Ein sehr häufig angewendetes Verfahren zur Behandlung morphometrischer Daten ist die Berechnung der Mittelwerte für die entsprechende Wachstumsgröße und entsprechenden diskreten Zeitpunkte und deren graphische Verknüpfung durch einen Polygonzug. Dieser Schritt stellt eine erhebliche Informationskomprimierung dar (SALOMON, 1975, 1981), weist jedoch eine Reihe von Mängeln auf, so daß PEIL (1983) dieses Verfahren als fragwürdig ansieht. Man sollte sich vergegenwärtigen, daß auch in den Mittelwerten noch mit zufälligen Schwankungen zu rechnen ist, die sich insbesondere bei der Berechnung der Differenzenquotienten nach dem GAUSS'sehen Fehlerfortpflanzungsgesetz noch erheblich verstärken (JUNGHANS, 1984). Ungeachtet dieser Nachteile sind polygonale Darstellungen von Wachstumsdaten in der Literatur immer noch weit verbreitet.

Eine Erweiterung oben genannter Darstellung stellt die Percentilen-Technik dar. Dabei werden zusätzlich die Standardabweichungen (s) berechnet und 1- bis 3- s Werte in die Darstellung mit einbezogen (SALDMDN, 1976, ZERBE, 1979). Diese Methodik erlaubt eine Größentypisierung in Zwerg-, Klein-, Normal-, Groß- und Riesenwuchs (JOSS, 1969).

Gelegentlich erscheinen in der Literatur auch Versuche einer Verknüpfung der Wachstumsgröße-Zeit-Meßpaare durch lineare Regression. Auch wenn WHITTE-MORE (1986) gar so weit geht, zu behaupten, daß Wachstum ein linearer Prozeß ist und jegliche Krümmungen der Wachstumskurve Folge inadäquater Haltung und Fütterung sind, muß es wohl als erwiesen angesehen werden, daß es ein lineares Verhalten der Wachstumsgröße in der Zeit über mehrere Entwicklungsabschnitte hinweg nicht gibt (FANGHÄNEL und TIMM, 1970). Das schließt nicht aus, daß der zeitliche Verlauf der Wachstumsgröße über einen bestimmten Abschnitt annähernd linear ist (FITZHUGH, 1976), für eine Gesamtdarstellung des organismischen Wachstums, sind lineare Ansätze jedoch zu verwerfen, zumal man bei Extrapolationen auf vollkommen unsinnige Werte kommt (RICKLEFS, 1968). Besonders suspekt wird es, wenn man, an bereits in der graphischen Darstellung deutlich sichtbare nichtlineare Verläufe, dennoch Regressionsgeraden anpaßt, wie unlängst von BRÜGGEMANN (1988) vorgenommen.

Um den nichtlinearen Verlauf von Wachstumsvorgängen zu beschreiben, werden von einigen Autoren auch Polynome höheren Grades $p_n(x)$ verwendet. Gemäß dem Approximationssatz von WEIERSTRASS erlaubt ein Polynom $(n-1)$ -Grades bei n Meßpunkten die genaueste Beschreibung (SCHARF, 1976), alle Punkte liegen auf der Ausgleichskurve, jedoch treten bei der Interpolation (FIX, 1988, mdl. Mitt.) und Extrapolation (RAO et al., 1977) häufig große Abweichungen von der biologischen Realität auf. Zudem kann polynomialen Ansätzen keinerlei Modellrelevanz zugebilligt werden, so daß man ihre Anwendung vermeiden sollte (SCHARF, 1976, FITZHUGH, 1976).

Allometrierechnungen sind, trotz heftiger Kontroversen, auch heute noch zahlreich in der Literatur vertreten. Die konventionelle Allometrie geht auf SNELL (1892) und HUXLEY (1932) zurück und setzt das Wachstum eines Teiles des Organismus zur Größenveränderung des Gesamtorganismus in der Form $dy/y = \alpha \cdot dx/x$ in Beziehung. Integriert man diesen Ausdruck, so erhält man die bekannte Allometrieformel

$$y = c \cdot x^\alpha \quad (1).$$

Ein Hauptargument gegen diese Form der Darstellung ist die Eliminierung der Zeit, denn alles Wachstum verläuft in der Zeit (SCHARF, 1973a, 1974, 1977b). Da der Quotient aus relativer Wachstumsgeschwindigkeit eines Teiles und des Gesamtorganismus selten über die gesamte Wachstumsperiode konstant ist, ergeben sich häufig Sprünge in der allometrischen Darstellung (BERTALANFFY, 1960, LINZBACH, 1962), obwohl es auch Fälle mit sehr guten Allometriewerten gibt, wie zum Beispiel von PANICKE und SAGER (1987) aufgezeigt. Nach BERTALANFFY (1960) ist die Methode zwar nicht offensichtlich, aber in vielen Fällen anwendbar, er bezeichnet deshalb allometrische Ansätze nur als erste Approximation (BERTALANFFY, 1957). Ein weiterer Einwand ist mehr mathematischer Natur. So führt die Summierung mehrerer Teilallometrien nicht auf eine Gleichung derselben Form (BERTALANFFY, 1957, SCHARF, 1973a, 1974), die Nichtsummierbarkeit ist jedoch aufgehoben wenn die Exponenten α in den verschiedenen Teilallometrien annähernd gleich sind, was nach LAIRD (1965b) in den meisten Fällen zutreffen soll. In den letzten 30 Jahren sind zahlreiche Versuche unternommen worden, die herkömmliche Allometrierechnung zu erweitern, so durch den Einsatz einfacher e-Polynome (SCHARF, 1973a, 1974) oder unter Einbeziehung von Wachstumfunktionen durch HOEPPE (1959), BERTALANFFY (1960), SAGER (1980a, 1980b, 1980c, 1980e)

und JOLICOEUR und PIRLOT (1988). Trotz der erwähnten Unzulänglichkeiten, kann man, selbst mittels konventionellen Allometrierelationen, Entwicklungstendenzen aufzeigen (LILJA, 1981, 1982a, 1982b, PRESCOTT et. al , 1985, KATANBAF et al., 1988).

Modellfreie Verfahren ermöglichen eine weitgehend objektive Aufbereitung morphometrischer Daten. Da sie an keinerlei Modellvorstellungen geknüpft sind, wird die Form der Ausgleichskurve allein durch die Meßwerte festgelegt (PEIL, 1983). Weitere interessierende Größen wie Wachstumsgeschwindigkeit, -beschleunigung, Wendepunkte können berechnet werden, so daß diese Verfahren an Aussagekraft anderen Methoden häufig überlegen sind (PEIL, 1988a). Beobachtungsreihen können durch die Verwendung von Spline-Funktionen (THIELE, 1975) oder mit den von PEIL et al. (1977b, 1977d), PEIL und SCHMERLING (1980) und SCHMERLING und PEIL (1983, 1985) dargestellten Methoden zur lokal angepaßten funktionellen Approximation modellfrei analysiert werden.

Die Möglichkeiten der Analyse von Wachstumsverläufen mittels Wachstumsfunktionen werden im folgenden Abschnitt dargestellt.

2.2. Wachstumsfunktionen

Die Anfänge der funktionalen Darstellung von Wachstumsprozessen bezogen sich auf das Populationswachstum. 1798 unternahm MALTHUS (zit. nach SAGER et al., 1986) mit dem Ansatz

$$dW/dt = k \cdot W \quad (2)$$

den Versuch, die Entwicklung der Bevölkerungszahl zu modellieren, der recht unrühmlich in die Geschichte der Wachstumsmathematik einging. Erst 1825 bzw. 1838 wurden von GOMPERTZ und VERHULST realistischere Ansätze vorgeschlagen, die später auch auf das organismische Wachstum übertragen wurden und heute noch Anwendung finden.

Zunächst sei eine Einführung in die übliche Symbolik gegeben:

t = Zeit

W = Wachstumsgröße (Masse, Lineardimension)

W_0 = W bei $t=0$, Initialwert

A = Asymptote, W bei $t \rightarrow \infty$

W' = dW/dt = Wachstumsgeschwindigkeit

W'/W = $1/W \cdot dW/dt$ = relative Wachstumsgeschwindigkeit

W'' = d^2W/dt^2 = Wachstumsbeschleunigung

u = W/A = Reifegrad, Wachstumsanteil

W_w = Wachstumsgröße im Wendepunkt, Wendepunktsordinate

t_w = Eintrittszeit des Wendepunktes, Wendepunktabszisse

W'_w = maximale Wachstumsgeschwindigkeit

Q_w = W/A = Wendepunktsquotient

2.2.1. Anforderungen an eine Wachstumsfunktion

Da die Auswahl eines entsprechenden analytischen Ausdruckes den Wachstumstyp berücksichtigen muß, sei hier die von SCHARF (1974) vorgenommene Einteilung an den Anfang gestellt, der 4 Typen - Sättigungs-, sigmoidales, glockenförmiges und oszillierendes Wachstum - unterscheidet. Die klassischen Wachstumfunktionen gestatten nur die Modellierung des Sättigungs- und sigmoidalen Wachstums, es sind aber auch Ansätze vorgeschlagen worden, die es ermöglichen, die anderen beiden Wachstumsverläufe darzustellen (siehe z.B. SCHARF, 1976, 1980, SAGER, 1984a, 1987b).

Sinnvollerweise werden Wachstumsprozesse durch Exponentialfunktionen der Zeit dargestellt (SCHARF, 1974). Die Grundforderung, die an eine solche Funktion gestellt werden muß, ist, daß sie eine gute Anpassung an Meßwertverläufe gestattet, den Prozeß also möglichst genau widerspiegelt (WINSOR, 1932, FITZHUGH, 1976, TAYLOR, 1980b).

Da nach BACKMANN (1943) und LINZBACH (1962) das Wachstum der Lebewesen, nach BERTALANFFY (1957, 1960) zumindest das der Körpermasse, im Allgemeinen sigmoidförmig verläuft, sollten Wachstumfunktionen mindestens einen Wendepunkt

erlauben. Um auch das Sättigungswachstum beschreiben zu können, das viele Fische (KRÜGER, 1969, 1973) zeigen und nach BERTALANFFY (1934, 1957, 1960) bei Lineardimensionen die Regel ist, wäre es wünschenswert, daß die Existenz eines Wendepunktes optional ist, das heißt von den Werten eines oder mehrerer Parameter abhängt. BROOY (1945) und BERTALANFFY (1957, 1960) meinen, daß der Wendepunkt der Körpermasseentwicklung fast aller Tiere bei $Q_w \approx 0,3$ A liegt, viele Arbeiten zum postnatalen Wachstum der Vögel weisen jedoch auf höhere Q_w -Werte hin (u.a. RICKLEFS, 1968, SAGER, 1984b, 1985, SALOMON et al., 1987a). Demgegenüber vertreten ZUCKER und ZUCKER (1942) die Auffassung, daß die Q_w -Werte beim postnatalen Säugerwachstum um $Q_w = 0,135$ liegen und größere Q_w -Werte Ausdruck von Wachstumsretardierung sind. Daher scheint es günstig, wenn Wachstumsfunktionen flexible Q_w -Werte aufweisen, um zu vermeiden, daß der Wendepunkt mehr durch den Funktionstyp als durch die zugrundeliegenden Daten bestimmt wird (FITZHUGH, 1976).

Einige Autoren (BACKMANN, 1943, HOEPPE, 1959, JOLICOEUR und PIRLOT, 1988) fordern als Ursprung der Funktion $W_0=0$, dies ist bei Approximationen von Datensätzen, die pränatale Daten einschließen, unter Umständen sinnvoll, wird aber bei der Behandlung ausschließlich postnataler Wachstumsprozesse zu einem Hemmnis, so daß diese Forderung wohl nicht in ihrer Absolutheit aufrechterhalten werden kann.

Ein wesentliches Merkmal des organismischen Wachstums ist seine Endlichkeit. Wachstumsfunktionen streben im Allgemeinen einem asymptotischen Grenzwert entgegen, inwieweit dies sinnvoll ist, soll an anderer Stelle (siehe 2.2.3.) diskutiert werden.

Eine oft erhobene Forderung ist die nach der biologischen Interpretierbarkeit der Parameter. Allerdings ist nach SAGER et al. (1986) dies bei anspruchsvolleren Funktionen kaum zu erreichen und führte in der Geschichte der Wachstumsmathematik zu beinahe grotesken Adjunktionen (SAGER, 1982d). Im Zusammenhang mit der Parameterinterpretierbarkeit stellt sich auch die Frage nach der Modellrelevanz von analytischen Ausdrücken beziehungsweise deren erzeugender Differentialgleichungen (DGLn).

Ein sinnvolles Modell für Wachstumsprozesse, das eine breite Anwendung zulässt, ist noch nicht in Sicht. Wachstum ist zwar molekular begründet, es lassen sich jedoch keine Funktionen direkt aus den molekularbiologischen Gesetzen ableiten (PRUITT et al., 1979). SCHARF (1975a, 1976) fordert von Modellen, daß die Parameter in der DGL interpretierbar sind und sie eine gute Approximation an den biologischen Sachverhalt erlauben. DGLn haben weniger Parameter als ihre Integrale und sind demzufolge allgemeiner und für den gesamten Prozeß gültig (PEIL, 1974a). Eine gute Anpassung an den Meßwertverlauf ist jedoch allein kein Beweis für die Modellrelevanz (JANOSCHEK, 1957, BERTALANFFY, 1960, PEIL, 1974a, SCHARF, 1979), wie auch schlechte Approximationen nicht zwangsläufig die Ablehnung eines Modells bedeuten müssen (BERTALANFFY, 1960, DESSAUER und SOMMERMEYER, 1964). Des weiteren lehnen SCHARF (1977b, 1979) und FANGHÄNEL et al. (1979) Funktionen mit Unendlichkeitssprüngen in den Ableitungen als Modell ab.

Da bislang kein allgemeingültiges Modell für den komplexen Prozeß Wachstum existiert, kann man die Anwendung von Wachstumsfunktionen nicht rigoros von deren Modellrelevanz abhängig machen. Wie im Abschnitt 2.2.3. gezeigt werden soll, lassen sich dennoch wertvolle Erkenntnisse über Wachstumsverläufe durch Verwendung analytischer Ausdrücke gewinnen.

2.2.2 Ein Überblick über häufiger verwendete Ansätze

Die genaue Anzahl bisher vorgeschlagener Wachstumsfunktionen ist heute kaum mehr abschätzbar. Oft sind die publizierten Ansätze auch nur Spielarten bereits bekannter, wie es HOEPPE bereits 1959 bei einer beachtlichen Anzahl demonstriert hat. Da es keine sicheren Kriterien zur Auswahl der geeigneten Funktion gibt - ein Anhaltspunkt wäre die Wendepunktlage - muß man häufig eine Reihe von Funktionen durchprobieren, weshalb hier Eigenschaften und bisherige Erfahrungen bei der Anwendung der klassischen Wachstumsfunktionen zusammengefasst dargestellt werden sollen.

2.2.2.1. GOMPERTZ-Funktion

1825 legte GOMPERTZ einen Ansatz zur Berechnung von Sterblichkeitstabellen vor, der mit der DGL

$$W'/W - W''/W' = c \quad (3)$$

beschrieben werden kann, die ausdrückt, daß die Differenz aus relativer Wachstumsgeschwindigkeit und relativer Wachstumsbeschleunigung konstant ist. Integriert man (3), erhält man

$$W = A \cdot \text{Exp}(-\text{Exp}(b-ct)) \quad (4)$$

wobei A der asymptotische Endwert und b und c Parameter sind. Für $t=0$ ergibt sich

$$W_0 = A \cdot \text{Exp}(-\text{Exp}(b)) \quad (5).$$

Unter Einbeziehung von (5) läßt sich (4) auch in der Form

$$W = A \cdot \text{Exp}(-\ln(A/W_0) \cdot \text{Exp}(-ct)) \quad (4a)$$

schreiben, die u.a. GROSSMANN und BOHREN (1982) und RICKLEFS (1985) verwenden. Bildet man die erste Ableitung nach der Zeit von (4), so kommt man über

$$W' = A \cdot \text{Exp}(-\text{Exp}(b-ct)) \cdot c \cdot \text{Exp}(b-ct)$$

zu

$$W' = W \cdot c \cdot \text{Exp}(b-ct) \quad (6).$$

Für die Wachstumsbeschleunigung erhält man aus (6)

$$W'' = W' \cdot c \cdot \text{Exp}(b-ct) - W \cdot c^2 \cdot \text{Exp}(b-ct), \quad (7)$$

was sich unter Nutzung von (6) zu

$$W'' = W' \cdot c \cdot \text{Exp}(b-ct) - c \cdot W' \quad (7a)$$

und unter nochmaliger Verwendung von (6) schließlich zu

$$W'' = W' \cdot W'/W - c \cdot W' \quad (7b)$$

komprimieren läßt. Dividiert man (7b) durch W erhält man nach Umstellung die Ausgangsgleichung (3). Zur Berechnung der Wendepunktskoordinaten von (4) setzt man die zweite Ableitung gleich Null, wodurch sich aus (7a)

$$c \cdot W'_w = W'_w \cdot c \cdot \text{Exp}(b-ct_w)$$

und damit für die Wendepunktsabszisse

$$t_w = b/c \quad (8)$$

ergibt. Unter Verwendung von (4) und (8) ergibt sich

$$W_w = A/e \quad (9)$$

und damit eine fixe Wendepunktsordinate bei ca. $0,56788 \cdot A$.

Für das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit ergibt sich durch Einsetzen von (8) in (6) unter Nutzung von (9)

$$W'_w = c \cdot A/e \quad (10).$$

SCHARF (1976, 1980) interpretiert b als Lage- und c als Skalenparameter. Substituiert man b in (4) unter Zuhilfenahme von (8), so gelangt man zur von ZUCKER und ZUCKER (1942) und KRÜGER (1975) verwendeten Schreibweise

$$W = A \cdot \text{Exp}(-\text{Exp}(-c(t-t_w))) \quad (4b).$$

Führt man $k=e^b \cdot c$ in (4) ein, so folgt

$$W = A \cdot \text{Exp}(-k/c \cdot \text{Exp}(-ct)) \quad (4c)$$

und, da $W_0 = A \cdot \text{Exp}(-kc)$, die analoge Form

$$W = W_0 \cdot \text{Exp}(k/c(1-\text{Exp}(-ct))) \quad (4d),$$

die von LAIRD et al. (1965a), LAIRD (1966a, 1966b), CARTWRIGHT (1970) und SAGER (1979b, 1980c) verwendet wird. LAIRD (1966 b) interpretiert k als initiale spezifische Wachstumsgeschwindigkeit und c als die Geschwindigkeit des exponentiellen Abfalls von k .

Aus den oben dargelegten Eigenschaften ergeben sich die Anwendungsmöglichkeiten der GOMPERTZ-Funktion. Sie ist dann verwendbar, wenn W , W' und W'' asymmetrischen Verläufen in der Zeit entsprechen (SCHARF, 1976, 1980). Die spezifische Wachstumsgeschwindigkeit (W'/W) muß einen annähernd linearen Abfall zeigen (LAIRD et al., 1965a). Nach SCHARF (1980) ist, wegen des Fehlens eines absoluten Gliedes in (4), eine Normalverteilung der Restfehler nicht zu erreichen, weshalb er die Erweiterung

$$W'/(W-W_0) - W''/W' = c \quad (3b)$$

vorschlägt, die integriert zur 4-parametrischen Form

$$W = W_0 + (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-\text{Exp}(b-ct)) \quad (11)$$

führt. In der Literatur finden sich ebenfalls Erweiterungen, die als GOMPERTZ-ähnliche Funktionen bezeichnet sind. In dieser Gruppe gehört der von LEHMANN (1975, 1977, 1980a, 1980b) verwendete Ansatz, den SAGER et al. (1984d) als "unnötig verkomplizierte" Form bezeichnen. ZOTINA und ZOTIN (1972) entwickelten eine GOMPERTZ-Modifikation, die eine Funktion der Wahrscheinlichkeitsverteilung ist, sowie PARKS (1970) eine kaum noch überschaubare Variante, die den kumulativen Futtermittelverbrauch in die Gleichung einbezieht.

Abschließend sei noch ein Literaturüberblick über bisherige Erfahrungen bei der Anwendung der GOMPERTZ-Funktion gegeben, der allerdings nicht den Anspruch auf Vollständigkeit erheben kann. Eine Einschätzung der Approximation kann in vielen Fällen nicht gegeben werden, da eine Reihe von Autoren auf eine Wertung der Ergebnisse verzichtet und, durch fehlende Ausgangsdaten, diese dem Leser unmöglich gemacht wird. Da prinzipiell auch ungeeignete Funktionen an Meßwertverläufe angepaßt werden können (PEIL, 1983), wird der Wert solcher Untersuchungen zumindest fragwürdig.

LAIRD (1966a, 1966b) hat die GOMPERTZ-Funktion (4d) zur Beschreibung des prä- und postnatalen Wachstums einer Vielzahl von Vögeln und Säugetieren verwendet. Bei der Darstellung des postnatalen Wachstums postuliert sie einen zusätzlichen, sich auf der GOMPERTZ-Asymptote aufbauenden, linearen Wachstumsverlauf, der bei einigen Tieren (Hamster, Kaninchen, Schwein, Pferd, Ente und Pute) jedoch fehlt. LAIRD (1966 b) verwendet bei ihrer Analyse eine transformierte Zeitachse mit t_w als Nullpunkt, und setzt eine Einheit als die Zeit, die zur Verdopplung der Körpermasse unmittelbar vor dem Wendepunkt notwendig ist, an. Diese Zeitskalierung ist nach TAYLOR (1968) äquivalent zu $\ln(1+\ln 2)/c$. Inwieweit diese Zeitskalierung sinnvoll ist, sei dahingestellt, es gibt jedoch Ansatzpunkte zur Kritik. Es ist offensichtlich, daß nicht alle Wachstumsverläufe zur Anpassung an die GOMPERTZ-Funktion geeignet sind, da diese eine fixe Wendepunktsordinate aufweist (HOEPPE, 1959), so daß sich von LAIRD festgestellte Interspezies-Unterschiede auch aus Anpassungsschwächen ergeben könnten. Desweiteren hat, nach eigenen Aussagen (LAIRD et al., 1965a), der Wendepunkt keine besondere biologische Bedeutung.

LEHMANN (1977, 1980) hat seine Modifikation der GOMPERTZ-Funktion an Körpermasse-Daten von Rindern, Schweinen, Schafen, Puten, Enten und Broilern angepaßt und erzielte recht hohe Bestimmtheiten, da aber keine Aussagen zur Anzahl von Stützstellen getroffen wurden und das nichtlineare Bestimmtheitsmaß nach PEARSON nur eine globale Einschätzung gibt (PEIL und HELWIN, 1977e), zudem seine Ergebnisse an anderen Datensätzen nicht reproduzierbar waren (MATTHES et al., 1983), kann man daraus zumindest keine Allgemeingültigkeit ableiten. PARKS (1970) gibt Parameterwerte für seine GOMPERTZ-Variante für die Körpermasseentwicklung von Ratte, Schwein, Huhn und Pute an.

Für Körpermasse-Approximationen bei Ratten ist die GOMPERTZ-Funktion von ZUCKER und ZUCKER (1942) verwendet worden, sie befanden den Q_w -Wert jedoch für zu hoch und damit die Anpassung für nicht adäquat. Für das Längenwachstum von Fischen stellte SAGER (1981, 1982c) den gleichen Tatbestand fest, schätzt beim Längenwachstum des Kabeljaus (SAGER, 1982c) die Näherung jedoch noch als gut ein. Auf Grund des fixen Q_w -Wertes von $1/e$ schließt SAGER (1984b, 1985) die GOMPERTZ-Funktion bei der Behandlung von Wachstumsreihen der Körpermasse von Huhn und Pute a priori aus. Demgegenüber betrachtet RICKLEFS (1985) die GOMPERTZ-Funktion als gute Näherung für das Geflügelwachstum und verwendet (4a) für die Darstellung der Körpermasseentwicklung von Huhn und Wachtel. In einer anderen Arbeit (RICKLEFS, 1968) waren aber nur wenige der 105 verwendeten Wildvogeldata besser durch die GOMPERTZ-Funktion beschreibbar, in den meisten Fällen erwiesen sich andere Funktionen als überlegen. Ebenfalls zur Approximation an Geflügeldata, namentlich des Huhnes, nutzten GROSSMANN und BOHREN (1982), PRESCOTT et al. (1985) und ROGERS et al. (1987) die GOMPERTZ-Funktion, die sich bei allen als recht gute Näherung erwies, allerdings bei PRESCOTT et al. (1985) eine Unterschätzung des theoretischen Endwertes zu verzeichnen hatte. LILJA (1982b) hält dagegen die GOMPERTZ-Funktion für nicht überzeugend bei der Behandlung von Geflügeldata.

KUHN et al. (1985, 1987a, 1987b) verwendeten die GOMPERTZ-Funktion zur Modellierung von Körpermasse- und Schlachtparameterentwicklung bei Schweinen, wobei die Anpassung insbesondere bei intensiv gemästeten Tieren ungenügend war. PFEIFFER et al. (1984) halten die Wendepunktsordinate ($W_w=A/e$) für das Schwein als zu hoch, die approximierten Geburts- und Endwerte erwiesen sich als inadäquat, und empfehlen daher die Verwendung anderer Wachstumsfunktionen.

Für die Approximation an Daten des Wachstums der Körpermasse (SAGER, 1984c) und der Widerristhöhe (SAGER, 1983b) beim Merinofleischschaf erwies sich die gebundene GOMPERTZ-Funktion (4d) als ungenügend, da jedoch W_0 nicht in die Iteration einbezogen wurde und somit nur noch 2 freie Parameter in der Funktion verbleiben, ist dieses Ergebnis kaum verwunderlich, obwohl sich das Fixieren von

Parametern an reale Gegebenheiten bisweilen als eine durchaus annehmbare Verfahrensweise darstellt.

Für die Darstellung des Körpermassewachstums von Rindern ist, die GOMPERTZ-Funktion bereits 1928 von DAVIDSON (zit. nach PFEIFFER et al., 1984) genutzt worden. Nach den Erfahrungen von BROWN et al. (1970, 1976), MATTHES et al. (1985) und SAGER (1983a) sind die Approximationen jedoch durchweg unbefriedigend. Gleiches ist zur Beschreibung von Widerristhöhedaten von Rindern zu sagen (SAGER, 1982d), obwohl man eine Wachstumsfunktion dennoch nicht voreilig disqualifizieren sollte (SAGER, 1982a).

Zu Methoden der Gewinnung von Startwerteschätzungen für die Parameter der GOMPERTZ-Funktion für iterative Prozeduren sei auf die Arbeiten von KRÜGER (1973), SCHARF und PEIL (1975), PEIL (1979) sowie SAGER (1979b) verwiesen.

2.2.2.2. Die logistische Wachstumsfunktion und ihre Erweiterungen

Der 1838 von VERHULST konzipierte Ansatz zur Modellierung des Populationswachstums läßt sich in Form der DGL

$$W' = c \cdot W - kW^2 \quad (12)$$

darstellen und führt integriert zu

$$W = (c/k)/(1+\text{Exp}(d-ct)) \quad (13)$$

(PEIL, 1979). Da sich bereits aus (12) für die Asymptote $A=c/k$ ergibt, läßt sich die DGL auch

$$W' = k \cdot W \cdot (A-W) \quad (12a)$$

und für (13)

$$W = A/(1+\text{Exp}(d-ct)) \quad (13a)$$

bzw.

$$W = A/(1+(A/W_0-1) \cdot \text{Exp}(-kAt)) \quad (13b)$$

(SAGER, 1978b) schreiben, wie die Gleichung für den Initialwert

$$W_0 = A/(1+\text{Exp}(d)) \quad (14)$$

zeigt. Der Ausdruck (13a) sei als logistische Wachstumsfunktion (PEIL, 1978a) bezeichnet. Eine häufiger verwendete Schreibweise ist

$$W = A/(1+b \cdot \text{Exp}(-ct)) \quad (13c)$$

mit $b=e^d=A/W_0-1$, die u.a. von BERTALANFFY (1960), RUTLEDGE et al. (1972), KRÜGER (1973), FITZHUGH (1976) und KASSER et al. (1982) genutzt wurde.

Für die Wachstumsgeschwindigkeit ergibt sich aus (13c) über

$$W' = (Abc \cdot \text{Exp}(-ct)) / (1 + b \cdot \text{Exp}(-ct))^2 = W \cdot W / A \cdot c \cdot (A/W - 1)$$

schließlich

$$W' = c \cdot W' - (c/A) \cdot W^2 \quad (15)$$

und daraus für die Wachstumsbeschleunigung

$$W'' = cW' - 2 \cdot c/A \cdot W \cdot W' \quad (16).$$

Berechnet man die Nullstelle von (16), so erhält man

$$W_w = A/2 \quad (17)$$

und aus (17) unter Nutzung von (13c)

$$t_w = \ln(b/c) \quad (18).$$

Die Wachstumsgeschwindigkeit im Wendepunkt ergibt sich aus (15) und (17) als

$$W'_w = c \cdot A/4 \quad (19).$$

Durch Transformation in den Wendepunkt läßt sich die logistische Wachstumsfunktion auch in der Form

$$W = A/2 \cdot (1 + \tanh(c/2 \cdot (t - t_w))) \quad (13d)$$

darstellen (PEIL und HELWIN, 1977e, SAGER, 1985), eine vollständige Umformung, vom 3-parametrischen Tangens hyperbolicus ausgehend, findet man in PEIL (1978a).

Aus den dargestellten Gleichungen wird deutlich, daß mit der logistischen Wachstumsfunktion lediglich limitierte symmetrisch-sigmoidförmige Verläufe dargestellt werden können (PEIL, 1978a). Bereits 1923 kritisierte GÄRTNER, daß diese in natura nicht vorkommen, eine Meinung, der sich auch HOEPPE (1959) anschließt. BACKMANN (1945) zeigt zumindest die Beschränktheit der Anwendungsmöglichkeiten auf, indem er feststellt, daß es auch stark asymmetrische Wachstumsverläufe gibt. Auch KRÜGER (1973), PEIL (1974a), SAGER (1984d) und JOLICOEUR und PIRLOT (1988) vertreten die Auffassung, daß der Ansatz nur selten den Ansprüchen an eine Wachstumsfunktion gerecht wird. BERTALANFFY (1960) mißt der Funktion eine Bedeutung für Approximationen des Wachstums höherer Pflanzen bei, nicht vergessen sei das Populationswachstum, für welches die Funktion eigentlich konzipiert war und für das sie, nach Meinung von PEIL (1975), Modellcharakter trägt.

RUTLEDGE et al. (1972) und EISEN (1976) beschrieben das Körpermassewachstum der Maus mit der logistischen Wachstumsfunktion und stellten gute Näherungen fest, nach EISEN (1976) entspricht die Wendepunktsordinate ($W_w=A/2$) den physiologischen Gegebenheiten der Maus. In RUTLEDGE et al. (1972) war die Näherung bis zur 12. Lebenswoche gut, die Asymptote lag aber unter dem Erwartungswert. KASSER et al. (1983) wendeten die Funktion zur Modellierung der Körpermasseentwicklung von Ratten an, ZUCKER und ZUCKER (1942) befanden den Q_w -Wert als zu hoch für das Rattenwachstum.

In der bereits erwähnten Arbeit von RICKLEFS (1968) erwies sich die logistische Wachstumsfunktion bei den meisten der einbezogenen Arten wildlebender Vögel als beste Näherung. MARKS (1978) stellte gleiches für die Wachtel fest, bei ZACH et al. (1984) war die Anpassung an Daten einer Schwalbenart ebenfalls sehr gut. Demgegenüber ließ sich in SAGER (1985) und ANGER (1987) die Funktion nur mit unbefriedigenden Ergebnissen an Wachstumsreihen von Puten anpassen. MARKS (1979), GROSSMANN und BOHREN (1982), SAGER (1984b) und ROGERS et al. (1987) verwendeten sie zur Behandlung von Wachstumsreihen von Hühnern, letztere fanden eine gute Approximation, während in GROSSMANN und BOHREN (1982) die Ausgangsdaten deutlich asymmetrisch verliefen und SAGER (1984b) ebenfalls nur unzureichende Anpassungsergebnisse erzielte.

Für Approximationen an die Körpermasseentwicklung bei Rindern erwies sich in BROWN et al. (1976) und GOONEWARDENE et al. (1981) der logistische Ansatz als ungeeignet. Zu gleichen Ergebnissen kamen PFEIFFER et al. (1984) an Schweinedaten. KÜHN et al. (1985, 1987a) erzielten mit dem Hyperbeltangens bei intensiv gemästeten Schweinen zumindest bessere Näherungen als mit der GOMPERTZ-Funktion.

PROKERT (1977) paßte die logistische Wachstumsfunktion an Körpermassedaten vom Sumpfbiber an, SHOGOJI und SASAKI (1985) an solche von Pavianen, wobei sie jedoch zusätzlich einen stark erweiterten Ansatz verwendeten.

Zur Erweiterung des Anwendungsfeldes sind zahlreiche Modifikationen vorgenommen worden. Fügt man in (12) ein absolutes Glied in der Art

$$W' + B_1 \cdot W^2 + B_2 \cdot W + B_0 = 0 \quad (20)$$

ein, so ergibt die Integration

$$W = -B_2 / 2B_1 + (\text{SQR}(B_2^2 - 4B_0B_1)) / (2B_1) \cdot \tanh(\text{SQR}(B_2^2 - 4B_0B_1) / 2) \cdot (t - B_3) \quad (21)$$

oder einfacher

$$W = b_0 + b_1 \cdot \tanh(b_2(t - b_3)) \quad (21a),$$

was äquivalent zu

$$W = b_0 - b_1 + 2b_1 / (1 + \text{Exp}(2b_2b_3 - 2b_2t)) \quad (21b)$$

ist und als logistische Funktion bezeichnet werden soll (PEIL, 1978a). Der 4-parametrig Hyperbeltangens ergibt sich auch aus den modelltheoretischen Überlegungen SCHARF' s zum embryofetalen Massewachstum viviparer Säugetiere (die zusammengefaßte Darstellung findet sich in SCHARF, 1980), eine Übertragung auf das postnatale Wachstum erscheint jedoch nicht ohne weiteres möglich. Das Hinzufügen eines additiven Gliedes in die DGL ist zwar keine bloße Addition einer Konstanten im Integral (vgl. 20 und 21), dennoch wird das Anwendungsspektrum nicht wesentlich erweitert, weshalb hier nicht näher auf den 4-parametrig Hyperbeltangens eingegangen und auf die Arbeiten von SCHARF (1971, 1974, 1977a, 1979, 1980), SCHARF et al. (1973b, 1973c), PEIL und SCHREIBER (1974b) und FEIGE (1985) verwiesen werden soll.

Um auch asymmetrische Wachstumsverläufe darstellen zu können, wurden bereits 1923 von PEARL und REED (zit. nach MOORE, 1985) Polynome höheren Grades als Exponenten in (13 a) eingesetzt. Als verallgemeinerte logistische Wachstumsfunktion sei

$$W = A / (1 + \text{Exp}(p_n(t))) \quad (22)$$

und als verallgemeinerte logistische Funktion der Ausdruck

$$W = b + c / (1 + \text{Exp}(p_n(t))) \quad (23)$$

definiert (PEIL, 1978a). Für sigmoidförmige Verläufe muß das Polynom $p_n(t)$ ungeraden Grades und für steigende Verläufe der Koeffizient a negativ sein (PEIL, 1978b). Die Festlegung des Polynomgrades erfolgt empirisch, jedoch bereits bei Polynomen 5. Grades weisen die Polynomkoeffizienten eine große Kovarianz auf, was sich ungünstig auf die Konvergenz von Iterationsprozeduren auswirken kann (KRETSCHMANN und WINGERT, 1971).

Zu Methoden der Gewinnung von Anfangsschätzungen für die logistischen Ansätze sei auf PEIL (1970, 1977a, 1978b, 1979) sowie PEIL und HELWIN (1976) verwiesen.

2.2.2.3. Zur Theorie L. v. BERTALANFFY's

i

Aufbauend auf die wachstumodynamischen Vorstellungen von PÜTTER (1920), die Wachstum als Ergebnis der Wechselwirkung von Anabolismus und Katabolismus betrachten, entwickelte BERTALANFFY seit 1934 eine Theorie, die nicht nur formale mathematische Beschreibung ist, sondern kausale Überlegungen einschließt. Ein Organismus ist als offenes System zu betrachten, dessen Zuwachs Folge des Überwiegens von anabolen Prozessen ist. Die Modellvorstellungen lassen sich in Form der DGL

$$W' = a \cdot W^m - b \cdot W^n \quad (24)$$

(BERTALANFFY, 1957) darstellen, die Stoffwechselprozesse sollen sich demzufolge allometrisch zur Körpermasse verhalten. Allerdings ist (24) nicht geschlossen integrierbar und die Parameter m und n in (24) sind ohne Vereinfachung nicht numerisch bestimmbar (SCHARF, 1977b).

Die erste von BERTALANFFY getroffene Simplifizierung von (24) ist: $n=1$, das heißt, der Abbau ist proportional der Körpermasse (BERTALANFFY, 1957). Zudem vertritt er die Meinung, daß die Funktion nur wenig auf Änderungen von n reagiert, SCHARF (1974, 1983) zeigt jedoch die Unhaltbarkeit dieser Aussage auf. Für $n=1$ läßt sich (24) zu

$$W = (a/b - (a/b - W_0^{(1-m)}) \cdot \text{Exp}(-(1-m)bt))^{1/(1-m)} \quad (25)$$

integrieren (BERTALANFFY, 1957). Für den Sonderfall $m=0$ läßt sich (25) zu

$$W = A - (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-bt) \quad (26)$$

vereinfachen. (26) ist identisch zur Gleichung von PÜTTER (1920) und gilt nach BERTALANFFY (1934) zur Beschreibung des Wachstums von Lineardimensionen. Für die Wachstumsgeschwindigkeit ergibt sich aus (26)

$$W' = b \cdot (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-bt) \quad (27)$$

$$W' = (A - W) \cdot b \quad (27a)$$

Aus (27) folgt für die Wachstumsbeschleunigung

$$W'' = -b^2 \cdot (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-bt) \quad (28).$$

Die 2. Ableitung verdeutlicht, daß (26) nur zur Darstellung des Sättigungswachstums geeignet ist. FABENS (1965) zeigte, daß b ein Maß für die Geschwindigkeit des Abwachsens ist, da die Zeit zum Erreichen des Halbwerts $W_0 + (A - W_0)/2$ äquivalent zu $\ln 2/b$ ist. SAGER (1987 a) wies nach, daß b direkt proportional zur maximalen Krümmung der Kurve ist.

Unter Einbeziehung der Oberflächenregel von RUBNER und der MEEH'sehen Formel, nach der sich die Oberfläche proportional zur $2/3$ -Potenz der Körpermasse verhält, setzt BERTALANFFY (1957) für das Körpermassewachstum $m = 2/3$ und erhält aus (25)

$$W = (a/b - (a/b - W_0)^{1/3}) \cdot \text{Exp}(-bt/3) \quad (29).$$

SAGER (1979c) verwendet die analoge Form

$$W = A \cdot (1 - (1 - (W_0/A)^{1/3}) \cdot \text{Exp}(-bt/3))^3 \quad (29a).$$

Für die Wachstumsgeschwindigkeit ergibt sich aus (29) über

$$W' = (a/b - W_0^{1/3}) \cdot b \cdot \text{Exp}(-bt/3) \cdot (a/b - (a/b - W_0^{1/3}) \cdot \text{Exp}(-bt/3))^2 \quad (30)$$

$$W' = W^{2/3} \cdot (a/b - W_0^{1/3}) \cdot b \cdot \text{Exp}(-bt/3) \quad (30a)$$

schließlich

$$W' = W^{2/3} \cdot b(a/b - W^{1/3}) \quad (30b),$$

was ausmultipliziert zur Ausgangs-DGL (24) mit $m=2/3$ und $n=1$ führt, die, der Übersichtlichkeit halber, zur Berechnung der 2. Ableitung dienen soll.

Für die Wachstumsbeschleunigung ergibt sich somit

$$W'' = -2/3 \cdot a \cdot W^{-1/3} \cdot W' - b \cdot W' \quad (31).$$

Durch Nullsetzen folgt aus

$$W_w^{1/3} = 2/3 \cdot a/b$$

wegen $(a/b)^3 = A$

$$W_w = 8/27 \cdot A \quad (32).$$

Durch Einsetzen von (32) in (29) erhält man

$$t_w = 3/b \cdot \ln(3 \cdot (a/b - W_0^{1/3}) / (a/b)) \quad (33)$$

und durch Einführung von (32) in (30b)

$$W'_w = 4/27 \cdot A \cdot b \quad (34).$$

SCHARF (1981) bezeichnet die Theorie BERTALANFFY's als plausibel und genial einfach, aber als zu allgemein. Er kommt zu dem Schluß, daß (24) nur für die wenigen Wertekombinationen von m und n gilt, die BERTALANFFY selbst benutzt hat

(SCHARF, 1980). Die direkte Proportionalität des Katabolismus ($n=1$) ist nicht bewiesen (BERTALANFFY, 1960, LINZBACH, 1962), so daß BERTALANFFY (1960) diesen Parameter in den Grenzen $1 \geq n > m$ flexibel läßt. Ein weiterer Einwand wäre, daß Körpermasse und Lineardimensionen getrennt behandelt werden, nach BRODY (1945) ist diese Trennung jedoch nicht plausibel. FITZHUGH (1976) betont, daß die Beziehung von Körpermasse zu dritter Potenz der Lineardimension nur eine grobe Näherung ist. Der Einwand von ZOTINA und ZOTIN (1972) ist mehr fundamentaler Natur, sie stellen die direkte Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von der Wachstumsgröße in Frage. Die praktische Nutzung wird bei der Verwendung der angegebenen Wertekombinationen für m und n eingeschränkt, da (26) a priori keinen Wendepunkt und (29) eine fixe Wendepunktsordinate aufweisen.

SAGER (1978a) gibt einige Lösungen von (24) mit verschiedenen m - und n -Werten an, die Gleichung (25) bezeichnet er als "generalisierte BERTALANFFY'sche Wachstumsfunktion" (SAGER, 1979c), die gegenüber den Gleichungen mit fixen m den Vorteil hat, eine flexible Wendepunktsordinate in den Grenzen $0 \leq W_w \leq A/e$ zu ermöglichen.

Die PÜTTER-BERTALANFFY-Funktion (26) wurde häufiger zur Darstellung des Wachstumsverlaufs von Fischen herangezogen (u.a. SAGER, 1981, 1982a, 1982c) und erwies sich als gute Näherung.

In der Arbeit von RICKLEFS (1968) konnte mit der BERTALANFFY'schen Funktion des Massewachstums (29) nur in einigen wenigen Fällen eine bessere Beschreibung der Körpermasseentwicklung von Wildvögeln gegenüber der GOMPertz-Funktion bzw. der logistischen Wachstumsfunktion erreicht werden. Für die Masseentwicklung des Haushuhns erwies sich (29) in GROSSMANN und BOHREN (1982) als ungenügende Näherung, die Nutzung der generalisierten Form (25) wies auf einen m -Wert von etwa 0,744 hin.

ZUCKER und ZUCKER (1942) halten (29) für weniger gut zur Beschreibung der Körpermasseentwicklung der Ratte geeignet und empfehlen die Nutzung anderer Funktionen. SAGER (1984c) erzielte eine gute Anpassung an Daten zum Körpermassewachstum des Merinofleischschafes mittels gebundener BERTALANFFY-

Funktion, andere Ansätze erwiesen sich jedoch als noch leistungsfähiger, bei der Beschreibung des Wachstums der Widerristhöhe erreichte er (SAGER, 1985b) nur eine mäßige Approximation. Für die Darstellung des Körpermassewachstums von Rindern ließ sich in SAGER (1983a) kein Startwert für einen der Parameter der gebundenen BERTALANFFY-Massefunktion ermitteln, so daß auf eine Approximation verzichtet werden mußte. Für das Höhenwachstum von Holsteinrindern erwies sich die Funktion in SAGER (1982d) als schlechte Näherung. BROWN et al. (1970, 1976) erzielten mit (26) und (29) gute Näherungen an Körpermassedaten von Rindern, die lediglich von der RICHARDS-Funktion (siehe 2.2.2.5.) übertroffen wurden. In GOONWARDENE et al. (1981) erwies sich die Anpassung vor allem in der Anfangs- und Endphase des Wachstumsverlaufs von Rindern als mangelhaft. Für das Körpermassewachstum von Schweinen eignete sich (29) in PFEIFFER et al. (1984) recht gut, der Wendepunkt und der theoretische Endwert lagen im erwarteten Bereich.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß (26) formal identisch zur BRODY'sehen Formulierung für das Wachstum der postpubertären Phase ist, den Vorstellungen BRODY's ist aus verschiedenen Gründen (siehe 2.2.2.4.) jedoch ein eigener Abschnitt gewidmet worden.

Abschließend sei noch auf die in PEIL (1979) und SAGER (1979c, 1980b) dargestellten Methoden zur Gewinnung von Startwerten für die iterative Verbesserung der Parameterwerte verwiesen.

2.2.2.4. BRODY'sche Ansätze

BRODY (1945) unterteilt den Wachstumsverlauf in 2 Etappen, in eine "self-accelerating phase" und eine "self-inhibiting phase", die, miteinander verknüpft, einen sigmoidförmigen Verlauf modellieren. Der Wendepunkt soll nach BRODY in der Pubertätsphase liegen, bei circa $0,3 \cdot A$. Die Selbstbeschleunigungsphase modelliert er mit dem unter 2.2. erwähnten MALTHUS-Ansatz (2), der integriert zu

$$W = W_0 \cdot e^{kt} \quad (35)$$

führt. Die 2. Phase beschreibt er durch die DGL

$$W' = k \cdot (A - W) \quad (36)$$

mit der Lösung

$$W = A - b \cdot \text{Exp}(-kt) \quad (57),$$

die, mit $b=A-W_0$, formal identisch zur PÜTTER-BERTALANFFY-Gleichung für das Längenwachstum (26) ist. (37) ergibt sich auch als Lösung der linearen DGL 2. Ordnung

$$W'' + kW' = 0 \quad (36a),$$

die nach SCHARF (1980) bereits 1838 von VERHULST vorgeschlagen wurde und von ihm deshalb als "Wachstumsformel von VERHULST-BRODY" bezeichnet wird.

Die Gleichung (57) wird im anglo-amerikanischen Schrifttum recht häufig verwendet und als Wachstumsfunktion von BRODY bezeichnet, obwohl nicht von BRODY erstmals angewendet. Zudem ist sie, nach BRODY' s Intention, formal nur zur Beschreibung des Wachstums ab $W = 0,5 \cdot A$ geeignet, vorausgesetzt, daß der sigmoidale Wachstumsverlauf bereits den Wendepunkt überschritten hat, was zumindest bei einigen Wachstumsprozessen nicht der Fall ist. Da BRODY' s "Bioenergetics and Growth" (1945) als Klassiker der Wachstumsliteratur angesehen werden kann, zudem BERTALANFFY (1960) selbst für (57) BRODY als Referenz angibt, werden die Vorstellungen Samuel BRODY' s in einem eigenständigen Kapitel referiert. Auf eine Kurvendiskussion von (57) kann verzichtet werden, da diese bereits von (26) vollzogen wurde. Die Beschreibung des Wachstumsverlaufs durch 2 separate Terme ist nach BERTALANFFY (1960) und GROSSMANN und BOHREN (1982), willkürlich und ohne biologische Bedeutung. Zudem dürfte der Wendepunkt der Wachstumskurve präpubertär liegen (NELSON et al., 1982, GROSSMANN und BOHREN, 1982), so daß BRODY' s Postulat von der Wendepunktlage in der Pubertät selbst bei Q_w -Werten von cirka 0,5 selten der Realität entspricht.

Die ausschließliche Verwendung von (57) zur Beschreibung postnataler Wachstumsvorgänge ignoriert zwar die BRODY' sehen Überlegungen, ist aber in der Literatur weit verbreitet.

BRODY (1945) gibt Parameterwerte für das Körpermassewachstum für eine Reihe von Haus- und Labortieren an. ZUCKER und ZUCKER (1942) halten die Beschreibung der Körpermasseentwicklung der Ratte mit (57) für inadäquat. FANGHÄNEL und SCHUHMACHER (1975a, 1975b) nutzen die BRODY' sche Funktion (57) zu

Beschreibung des Herz- bzw. Lungen- und Körpermassewachstums der Ratte, KUJ-PERS-JAGTMAN et al. (1988) für die Modellierung des Femurlängenwachstums der gleichen Tierart. FANGHÄNEL et al. (1974) verwenden sie zur Beschreibung des postnatalen Wachstums von Körpermasse und -länge des Goldhamsters vom 26. bis 59. Lebenstag, wobei insbesondere bei der Körpermassemodellierung die Grenzen deutlich werden, da W_0 negativ ist und erst ab 17. Lebenstag positive Werte erreicht werden.

LILJA (1982a) verwendet (57) zur Berechnung charakteristischer Kenngrößen der Körpermasseentwicklung der Wachtel, BLAXTER et al. (1982) für die des Schafes im Intervall zwischen 30 und 130 kg Lebendmasse.

BROWN et al. (1970, 1972, 1976) verwenden sie zur Beschreibung des Körpermassewachstums von Rindern, bei einem Vergleich von 5 Wachstumsfunktionen an 2 verschiedenen Datensätzen (BROWN et al., 1976) wies die BRODY'sche Formulierung in einem Fall die geringste Fehlerquadratsumme auf, im anderen war sie der RICHARDS-Funktion und der BERTALANFFY'schen Massefunktion unterlegen. NELSON et al. (1982) approximierten (37) an Daten zum Körpermasse- und Wideristhöhwachstum bei Rindern. In den Arbeiten von GDONEWARDENE et al. (1981), DeNISE und BRINKS (1985) und NADARAJAH et al. (1984, 1985) waren die Approximationen an Wachstumsreihen von Rindern ähnlich gut wie die mittels RICHARDS-Funktion, obwohl letztere auf Grund eines zusätzlichen Parameters höhere Flexibilität aufweist.

Es soll abschließend noch einmal darauf hingewiesen werden, daß die ausschließliche Nutzung von (37) einen gewissen Formalismus bedeutet, da man a priori die Existenz eines Wendepunktes negiert. Selbst geringe Fehlerquadratsummen und damit scheinbar gute Anpassungen können biologische Sachverhalte verschleiern und so zu einem Informationsverlust führen. Für spezifische Fragestellungen, insbesondere der Tierzucht, kann sich, wie in 2.2.3. gezeigt werden soll, die Funktion dagegen als ein wirksames methodisches Mittel erweisen.

2.2.2.5. RICHARDS-Funktion

RICHARDS (1959) kritisiert an den theoretischen Erwägungen BERTALANFFY's (1957), daß $m < 1$ postuliert wird. Bei $m > 1$ müssen a und b in (24) negativ werden und sind damit nicht mehr als Konstanten des Auf- und Abbaus interpretierbar. Er verwendet die allgemeinere Lösung von (24) mit $n=1$ und variablem m (25) in der Form

$$W = A (1 \pm b \cdot \text{Exp}(-kt))^{1/(1-m)} \quad (38)$$

Die Parameterbezeichnungen in (38) sind nicht identisch zu denen in (25). (58) geht auf die Originalform von RICHARDS (1959) zurück. Für $m > 1$ nimmt b positive Werte an, für $m=1$ ist (38) nicht definiert.

Der Übersicht halber soll im folgenden

$$W = A \cdot (1 - b \cdot \text{Exp}(-kt))^M \quad (38a),$$

mit $M=1/(1-m)$, verwendet werden. Für die Wachstumsgeschwindigkeit ergibt sich aus (38a) über

$$W' = A \cdot M \cdot (1 - b \cdot \text{Exp}(-kt)) \cdot b \cdot k \cdot \text{Exp}(-kt) \quad (39)$$

schließlich

$$W' = k \cdot M \cdot W \cdot ((A/W)^M - 1) \quad (39a)$$

und für die Wachstumsbeschleunigung

$$W'' = k \cdot A^{1/M} \cdot (M-1) \cdot W' \cdot W^{-1/M} - k \cdot M \cdot W' \quad (40).$$

Setzt man (40) gleich Null, so folgt

$$W_w = ((M-1)/M)^M \cdot A \quad (41)$$

und daraus durch Einsetzen in (38a)

$$t_w = 1/k \cdot \ln bM \quad (42).$$

Für die Wachstumsgeschwindigkeit im Wendepunkt ergibt sich aus (39a) und (40)

$$W'_w = k \cdot A \cdot ((M-1)/M)^{M-1} \quad (43).$$

Die RICHARDS-Funktion kann als Verallgemeinerung der klassischen Wachstumskurven angesehen werden. Für $M=1$ geht sie in die Längenwachstumsgleichung von PÜTTER-BERTALANFFY bzw. BRODY'sche Wachstumskurve (26 bzw. 37) über, für $M=3$ in die BERTALANFFY'sche Gleichung für das Körpermassewachstum (29), für $M=1$ in die logistische Wachstumskurve (13c) und für $M \rightarrow \pm\infty$ in die GOMPERTZ-Funktion (4). Für $0 \leq M < 1$ ist (41) nicht definiert, für positive M ist $0 \leq Q_w \leq 1/e$, für negative M ist $Q_w \geq 1/e$. Für Q_w -Werte gegen 1 muß M sehr kleine negative

Werte annehmen, was sich für Approximationen als unpraktisch erweist (ZACH et al., 1984). Die hohe Korrelation zwischen M und b führt manchmal zu Konvergenzschwierigkeiten (BROWN et al., 1976, ZACH et al., 1984, BRISBIN et al., 1986a) und bedingt eine starke Startwertabhängigkeit der Iterationsergebnisse, bereits eine Variation der Anfangsschätzungen um 5 % kann die Parameterwerte stark verändern (ZACH et al., 1984). BROWN et al. (1976) empfehlen $b \leq 1$ und $0 < M \leq 6$ zu halten. Auf die in SAGER (1981, 1982c) dargestellten Erweiterungen soll im Rahmen dieser Arbeit nicht näher eingegangen werden.

BRISBIN et al. (1986a, 1986b) verwendeten die RICHARDS-Funktion für wachstumsspezifische Fragestellungen beim Wassergeflügel. ZACH et al. (1984) vergleichen sie mit anderen Funktionen bei der Modellierung von Körpermasse- und Primärfederlängewachstum einer Schwalbenart, wobei sie eine annähernde Normalverteilung der Residuen feststellten und somit eine adäquate Widerspiegelung des Prozesses über alle Teiletappen. GROSSMANN und BOHREN (1982) nutzten (38) zur Beschreibung des Körpermassewachstums des Huhnes, WHITE und RATTI (1977) zur Approximation an Wachstumsreihen von Steißfüßern.

In RUTLEDGE et al. (1972) ging die RICHARDS-Funktion wegen $M=-1$ bei der Approximation an Körpermassedaten der Maus in die logistische Wachstumsfunktion über. In SAGER (1984c) erwiesen sich die oben erwähnten Erweiterungen der RICHARDS-Funktion als gute Näherung für das Körpermassewachstum des Merinofleischschafes. Zur Approximation an Widerristhöhedaten derselben Tierart war die RICHARDS-Funktion in SAGER (1983b) gut geeignet. JOHNSON et al. (1975) approximierten die Funktion an Wachstumsreihen der Hinterlaufgröße von Füchsen, die Ergebnisse ließen eine recht präzise Altersschätzung anhand dieses Merkmals zu und gestatteten Extrapolationen bis 10 Tage pränatal.

Weite Verbreitung hat die Anwendung der RICHARDS-Funktion zur Beschreibung des Körpermassewachstums von Rindern gefunden, wie die Arbeiten von BROWN et al. (1970, 1976), GOONEWARDENE et al. (1981), DeNISE und BRINKS (1985), NADARAJAH et al. (1984, 1985), sowie Arbeiten unter Nutzung modifizierter RICHARDS-Ansätze durch SAGER (1983a), MATTHES et al. (1983) und SAGER et al. (1984d) beweisen. SAGER (1982d) verwendet letztere auch zur Modellierung des

Wachstums der Widerristhöhe. Die Approximationen waren durchweg gut bis sehr gut, auch wenn nicht in allen Arbeiten eine deutliche Verbesserung gegenüber 3-parametrischen Funktionen erzielt werden konnte.

Zu den Methoden der Startwerteberechnung sei auf die Arbeiten von CAUSTON (1969) und SAGER (1980f) verwiesen.

2.2.2.6. Die JANOSCHEK-Funktion und ihre Modifikationen

JANOSCHEK (1957) erklärt, von quantenbiologischen Überlegungen ausgehend, den Wachstumsprozeß als Summe von quantenhaften Einzelreaktionen. Da theoretisch jedes aufgenommene Nährstoffmolekül zu einer Substanzvermehrung des Organismus beiträgt, liegt ein Eintreffergeschehen vor. Zur Beschreibung dieses Vorgangs postuliert er ein reaktionskinetisches Grundgesetz der Art

$$W = A \cdot (1 - \text{Exp}(-(bt)^p \cdot D)) \quad (44)$$

wobei b und p genetisch determinierte Konstanten und D die Dosis (Menge von Nährstoffmolekülen) darstellen (JANOSCHEK, 1957). HOEPPE (1959) nimmt $D=1$ an, setzt also eine optimale Ernährung voraus, wobei der Verlust von D keine Flexibilitätseinbußen mit sich bringt, sondern nur die b -Werte modifiziert und (44) die Form

$$W = A \cdot (1 - \text{Exp}(-(b't)^p)) \quad (44a)$$

annimmt.

SAGER (1978c) geht vom Ansatz

$$dW/dt = ct^{p-1} (A - W) \quad (45)$$

aus, der mit $W_0=0$ die Lösung

$$W = A (1 - \text{Exp}(-c/p \cdot t^p)) \quad (44b)$$

aufweist, die mit $c=p \cdot b^p$ identisch zu (44a) ist. Da starke Abhängigkeiten zwischen Parametern sich ungünstig auf das Konvergenzverhalten auswirken können, soll im folgenden die Form

$$W = A \cdot (1 - \text{Exp}(-k \cdot t^p)) \quad (44c)$$

mit $k=c/p=b^p$ Anwendung finden. Für die praktische Anwendung erweist sich $W_0=0$ häufig als ungünstig. Es ist möglich, einen additiven Initialwert in (44c) einzufügen, wie z.B. in SAGER (1981) vollzogen.

Integriert man (45) in den Grenzen W_0 bis W , so erhält man die modifizierte JANOSCHEK-Funktion

$$W = A - (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-kt^p) \quad (46)$$

(SAGER, 1978c, 1980c). Für die Wachstumsgeschwindigkeit folgt aus (46)

$$W' = p \cdot k \cdot (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-kt^p) \cdot t^{p-1} \quad (47)$$

und für die Wachstumsbeschleunigung

$$W'' = pk \cdot (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-kt^p) \cdot (p-1) \cdot t^{p-2} - p^2 k^2 \cdot (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-kt^p) \cdot t^{2p-2} \quad (48),$$

was sich über mehrere Zwischenschritte zu

$$W'' = (p-1)/t \cdot W' - pkW' \cdot t^{p-1} \quad (48a)$$

komprimieren läßt, woraus sich

$$t_w = (p-1)/(pk)^{1/p} \quad (49)$$

ergibt. Unter Verwendung von (49) und (46) erhält man

$$W_w = A - (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-(p-1)/p) \quad (50)$$

und von (49) und (47)

$$W'_w = pk \cdot (A - W_0) \cdot \text{Exp}(-(p-1)/p) \cdot ((p-1)/pk)^{(p-1)/p} \quad (51).$$

Für $p < 1$ weist (46) keinen Wendepunkt auf und (49) ist im Bereich der reellen Zahlen nicht definiert. Die modifizierte JANOSCHEK-Funktion (46) weist eine flexible Wendepunktsordinate in den Grenzen $W_0 \leq W_w < (A - (A - W_0)/e)$ auf. In praxi nimmt p jedoch kaum höhere Werte als 3 an.

Die Interpretation der Parameter p und k gestaltet sich für (46) schwierig, k ist nicht einfach als Geschwindigkeitskonstante interpretierbar wie (47) zeigt. Der Parameter p ließe sich als

$$p = 1/(1 - \ln((A - W_0)/(A - W_w))) \quad (50a)$$

darstellen, jedoch ist dies kaum biologisch relevant. Die dargestellten Gleichungen machen zwei wesentlich Mängel deutlich. Zum einen kommt die Zeit explizit in der DGL vor, was nach BERTALANFFY (1957) biologisch wenig sinnvoll ist, zum anderen wird W'_0 bei $p > 1$ Null und für $0 < p < 1$ wird W'_0 unendlich.

Ungeachtet dieser Nachteile, die der Funktion a priori den Modellcharakter absprechen, gestatten die JANOSCHEK-Varianten häufig eine gute Approximation an Meßwertverläufe. Die hohe Flexibilität und der Tatbestand, daß kaum Konvergenzschwierigkeiten auftreten, erlauben eine breite Anwendung als empirische Funktion.

JANOSCHEK (1957) gibt Parameterwerte für (44a) für den Wachstumsverlauf bei Ratte und Huhn an. Sein Schüler HOEPPE (1959) für die Körpermassenentwicklung von Schwein und Rind.

Sehr gute bis gute Approximationsergebnisse mit (46) an Daten zum Körpermassewachstum von Rindern (MATTHES et al., 1983, SAGER, 1983a, SAGER et al., 1984d, PANICKE und SAGER, 1987), Schweinen (PFEIFFER et al., 1984), Schafen (SAGER, 1984c), Kaninchen (RUDOLPH et al., 1986), Hühnern (SAGER, 1984b) und Puten (SAGER, 1985), zum Höhenwachstum von Rindern (SAGER, 1982d) und Schafen (SAGER, 1983b), sowie zum Körpermasse- und Skelettwachstum von Hühnern (SALOMON et al., 1986), Enten (SALOMON et al., 1987a), Gänsen (SALOMON et al., 1987b) und Puten (ANGER, 1987) belegen die breite Anwendbarkeit.

SAGER (1982b, 1984a, 1987b) legte einige Erweiterungen des JANOSCHEK-Ansatzes vor, die für spezifische Fragestellungen durchaus von Interesse sein könnten.

Zur Problematik der Gewinnung von Ausgangsschätzungen für die Parameter sei auf SAGER (1984 a) und SAGER et al. (1986) verwiesen.

2.2.2.7 Weitere Ansätze zur mathematischen Beschreibung von Wachstumsvorgängen

BACKMANN (1943) schlug mit

$$dW/dt = \text{Exp}(s_0 + s_1 \cdot \ln t + s_2 \cdot \ln^2 t) \quad (52)$$

einen Ansatz vor, der je nach Parameterwerten verschiedene Funktionsklassen als Lösung hat (PEIL und HELWIN, 1977e), und interpretiert den logarithmischen Zeit Ausdruck als "organische Zeit", diese Deutung ist jedoch recht dubiös (BERTALANFFY, 1960, SCHARF, 1980) und (52) hat keine praktische Bedeutung erlangt.

MTSCHERLICH (1919) entwickelte mit

$$W = A (1 - \text{Exp}(-ct))^n \quad (53)$$

eine Funktion für das pflanzliche Wachstum, die als Sonderform der generalisierten BERTALANFFY-Funktion (25) bzw. der RICHARDS-Funktion (38a) mit $W_0=0$ und $0 < Q_w < 1/e$ angesehen werden kann. Nach MITSCHERLICH (1919) sollte für t nicht die chronologische Zeit, sondern eine Skalierung entsprechend definierter Wachstumsabschnitte verwendet werden. (53) ist in neuerer Zeit wieder aufgegriffen worden

und, zum Teil erweitert, auch auf tierisches Wachstum übertragen worden (SAGER, 1981, 1982c, 1984c).

WINSOR (1932) verglich die logistische Wachstumsfunktion mit weiteren sigmoid-symmetrischen Ansätzen, wobei insbesondere der Arcustangens in 4-parametrig Form

$$W = a + b \cdot \arctan (c \cdot (t - d)) \quad (55)$$

durch Überlegungen von SCHARF (1974, 1977a, 1977b, 1979, 1980) wieder Bedeutung erlangte und Modellcharakter für das fetale Längenwachstum des Menschen tragen soll.

ZUCKER und ZUCKER (1942) verwendeten die Funktion

$$W = A \cdot \text{Exp}(-k/t) \quad (55)$$

mit $Q_w = e^{-2}$, diese niedrige Wendepunktlage betrachteten sie als physiologisch, was in der Verallgemeinerung fragwürdig erscheint, aber für das Wachstum einiger Fische zutrifft (SAGER, 1980d, 1981, 1982c). Die sogenannte Reziprofunktion (55) ist formal identisch zur Funktion von JOHNSON (1935, zit. nach SAGER, 1981) beziehungsweise dem Ansatz von KRÜGER (1962, 1969, 1975)

$$W = A \cdot b^{(-1/(t+t_0))} \quad (55a).$$

Durch Erweiterungen der logistischen Wachstumsfunktion (TURNER, 1969) entwickelten TURNER et al. (1976) die generische Funktion

$$W = A / (1 + (((A/W_0)^n - 1)^{-p} + npb \cdot (t-t_0))^{-1/p})^{1/n} \quad (56)$$

die die RICHARDS-, logistische und GOMPertz-Funktion als Sonderfälle einschließt. Zur Methodik der Parameterschätzung und zu Eigenschaften von (56) sei auf PRUITT et al. (1979) verwiesen.

Der SAGER-Ansatz

$$W = W_0 / (1 + (1 - (W_0/A)^{m-1} \cdot ((t_0/(t + t_0))^{p-1} - 1))^{1/(m-1)}) \quad (57)$$

(SAGER, 1980 d) hat sich mit seinen 4 freien Parametern (A, m, t, p) bei einer Reihe von wachstumsspezifischen Approximationen bewährt (SAGER, 1983a, 1983b, 1984b, 1984c, 1984d, 1985), gleiches wäre zur SAGER'schen Übergangsfunktion (SAGER, 1984b, 1985) zu sagen.

2.2.3. Anwendungsmöglichkeiten und Leistungsgrenzen von Wachstumsfunktionen

Mit Wachstumsfunktionen lassen sich morphometrische Daten in einfacher Form zusammenfassen und Beziehungen sichtbar machen, die aus den Daten allein nicht sichtbar werden (RICKLEFS, 1968, FANGHÄNEL und TIMM, 1970, PRUITT et al., 1979, GOONEWARDENE et al., 1981), da Wachstumsverläufe stark durch exogene Einflüsse modifiziert werden können. Wachstumsfunktionen üben einen glättenden Effekt auf Meßwertverläufe aus (FITZHUGH, 1976, DeNISE und BRINKS, 1985) und schwächen Irregularitäten ab.

Mit Hilfe von Wachstumsfunktionen lassen sich Kenngrößen des Wachstumsprozesses wie Endwert, Wendepunkt, maximaler Zuwachs, Wachstumsgeschwindigkeit und -beschleunigung errechnen sowie, selbst wenn die Ansätze keine Modellrelevanz besitzen, Inter- und Extrapolationen anstellen (PEIL und SCHREIBER, 1974b, SAGER et al., 1986). Die Kenntnis dieser Parameter ist für die Berechnung von Futterbedarfsnormativen (SAGER et al., 1984d), für Ableitung technologischer Anforderungen (PFEIFFER et al., 1984) und für die Berechnung optimaler Schlachtzeitpunkte (KÜHN et al., 1987b) für die moderne Tierproduktion unverzichtbar.

Mit der breiten Anwendung mathematischer Methoden erschließen sich auch völlig neue Perspektiven für die Tierzucht. Die Selektion auf Geschwindigkeitsparameter in Wachstumsfunktionen könnte ein wichtiges Handwerkszeug für den Tierzüchter werden (CARTWRIGHT, 1970, FITZHUGH, 1976, KIRKWOOD und WEBSTER, 1984, DeNISE und BRINKS, 1985, RICKLEFS, 1985, PRESCOTT et al., 1985). Erste Untersuchungen von RUTLEDGE et al. (1972), BROWN et al. (1972) und DeNISE und BRINKS (1985) zeigen, daß die Kurvenparameter niedrig bis mäßig heritabel sind. Desweiteren sind Wachstumsfunktionen zur Bestimmung von Hybridisationsindizes (MISRA, 1973) und zum Nachweis von Heterosiseffekten (NELSON et al., 1982, KASSER et al., 1983) verwendet worden. Genaue Kenntnisse über rassen-spezifische Wachstumsverläufe sollten den Tierzüchter darüber hinaus befähigen, optimale Kreuzungen zu finden (NADARAJAH et al., 1984).

Für den Biologen eröffnet sich die Möglichkeit, Wachstumsverläufe anhand weniger Parameter zu vergleichen (MISRA, 1973). TAYLOR (1965, 1968, 1980c) LAIRD (1966a, 1966b), RICKLEFS (1968) und MOORE (1985) nutzen dieses Potential für Interspezies-Vergleiche, WHITE und RATTI (1977) und NADARAJAH et al. (1985) für Intraspezies-Vergleiche und BRISBIN et al. (1986a,b) für die Herausarbeitung von geschlechtsspezifischen Differenzen im Wachstumsmodus.

Kenntnisse über den normalen Wachstumsverlauf sind selbstverständlich auch für den Veterinärmediziner relevant. Die Arbeiten von BRISBIN et al. (1986a,b) über den Einfluß von chronischen Toxikosen und Mangelernährung auf Wachstumsverlauf und Kurvenparameter und den Einfluß operativer Eingriffe auf den weiteren Wachstumsverlauf (KUIJPERS-JAGTMANN et al., 1988) zeigen Möglichkeiten des Einsatzes von Wachstumsfunktionen für klinische Zwecke.

Trotz der potentiellen Fortschritte, die der Einsatz biomathematischer Verfahren verspricht, sei auch auf die Grenzen des Einsatzes von Wachstumsfunktionen hingewiesen. Sie erlauben nur eine globale Beschreibung des Prozesses (BERTALANFFY, 1957, 1960). Eine allgemeingültige Wachstumskurve, die das Wachstum, selbst einer Art, unter allen Umweltbedingungen repräsentieren kann, gibt es nicht (BRISBIN et al., 1986a). Der glättende Effekt von Wachstumsfunktionen schließt a priori einen Einsatz bei Untersuchungen von Kurzzeitfluktuationen aus (RICKLEFS, 1968) und kann wichtige genetische und Umwelteinflüsse verschleiern (FITZHUGH, 1976).

Bei der Extra- oder Interpolation ist es möglich, daß man recht schnell den Rahmen der biologischen Realität verläßt, wie bereits in 2.2.2.4. am Beispiel von FANGHÄNEL et al. (1974) aufgezeigt wurde. Desweiteren können zum Beispiel kurzzeitige ernährungsbedingte Deformationen zu Parameterwerten führen, die nicht mehr den tatsächlichen Verlauf widerspiegeln (PFEIFFER et al., 1984).

Hinzu kommt, daß die Parameter in 4-parametrischen Funktionen kaum noch sinnvoll zu interpretieren sind (RICKLEFS, 1985). Erschwerend, insbesondere für vergleichende Zwecke, wirkt die Mehrdeutigkeit der parametrischen Anpassung (PEIL, 1985) und fehlende statistische Tests für den objektiven Vergleich von Parameterwerten

(KRETSCHMANN und WINGERT, 1971, PEIL und SCHREIBER, 1974b, PEIL, 1988b (mdl. Mitt.)). Die Arbeit von RASCH und SCHIMKE (1984) ist bestenfalls ein erster Schritt zur Lösung dieses Problems.

Die klassischen Wachstumsfunktionen tragen asymptotischen Charakter, obwohl alle organismischen Wachstumsprozesse in endlicher Zeit abgeschlossen werden, da sie spätestens mit dem Tod des Lebewesens enden. Nach BERTALANFFY (1960) ist die Ursache für diese Eigenschaft mehr mathematischer Natur, da sich asymptotische Funktionen einfacher handhaben lassen. SCHARF (1980) betrachtet die Theorie des asymptotischen Endwerts als biologisch sinnvoll. Wenn man die DGL als Modell betrachtet, die für das Populationsmittel gilt, somit A eine artspezifische Konstante darstellt, die über- oder unterschritten werden kann, dann wachsen die Individuen im Mittel aller Populationen gegen einen asymptotischen Endwert (SCGARF 1973a). Für die Berechnung des Zeitpunkts des Wachstumsabschlusses aus den approximierten Funktionen, wird häufig mit $W=0,98 \cdot A$ gearbeitet (BRODY, 1945, TAYLOR, 1965),

Ein substantieller Mangel der Wachstumsfunktionen ist, daß sie, wenn überhaupt, nur ein Geschwindigkeitsmaximum aufweisen, und daher eventuell auftretende weitere Geschwindigkeitspeaks nicht modelliert werden können. Ein Weg zur Beseitigung dieser Unzulänglichkeit ist die Zerlegung des Wachstumsverlaufes in Wachstumsteiletappen, die durch einen Funktionsausdruck repräsentiert werden, und deren summarische Verknüpfung den Gesamtprozess reflektiert (HOEPPE, 1959, HELWIN und PEIL, 1977, HELWIN et al., 1979, PEIL und HELWIN, 1977c,e, KOOPS, 1986, KOOPS et al., 1987). Die Schwierigkeit der Zergliederung liegt darin begründet, daß man a priori die Anzahl der Wachstumsschübe aufgrund biologischer Objektivitäten festlegen können muß (PEIL und HELWIN, 1977e), da bei rein formalistischer Vorgehensweise, deren Anzahl auch durch die mathematischen Eigenschaften der verwendeten Funktion beeinflusst wird und dadurch biologisch unsinnig werden kann, worauf bereits GÄRTNER (1923) warnend hinweist.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Beschreibung von Wachstumsverläufen mittels analytischer Ausdrücke, trotz einiger Nachteile, ein wirksames Hilfsmittel zur Beschreibung und Analyse des biologischen Prozesses sein kann. Solange kein

biophysikalisches Modell im engeren Sinne diese Methode per se legitimiert, sollte die Approximation an Wachstumsdaten nicht als finale Datenauswertungsstufe, sondern als Hilfsmittel für die Erforschung von Wachstumsvorgängen angesehen werden (ZACH et al., 1984), so gewonnene Erkenntnisse bedürfen also einer kritischen Analyse und biologischen Fundierung.

3. Eigene Untersuchungen

noch nicht gescannt

4. Diskussion

noch nicht gescannt

5. Zusammenfassung

Im Literaturteil werden Methoden zur Analyse von Wachstumsverläufen vorgestellt, wobei die Modellierung mittels Wachstumsfunktionen in den Vordergrund gestellt worden ist. Die Eigenschaften und bisherigen Erfahrungen bei der Nutzung der Funktionen von GOMPertz, VERHULST, v. BERTALANFFY, BRODY, RICHARDS und JANOSCHEK werden aufgezeigt und auf mögliche Anwendungsgebiete und -grenzen verwiesen.

In den eigenen Untersuchungen wurden Approximationen an Wachstumsverläufe der Körpermasse von 17 Haus- und Labortierarten sowie an 26 Datensätze zum Extremitätenwachstum mittels modifizierter JANOSCHEK-Funktion vorgenommen. Ausgewählte Charakteristika der Wachstumskurven werden tabellarisch dargestellt und mit Angaben aus der Literatur verglichen. Die Körpermassenkurven der nestflüchtenden Säugetiere weisen zur Geburt höhere Wachstumsteile auf und zeigen Sättigungswachstum oder niedrige Wendepunktlagen. Die Extremitätenlängen- und -breitenentwicklung ist zur Geburt bei diesen Tieren weit fortgeschritten und zeigt bis auf die Mittelfußbreite des Schafes ausschließlich Sättigungswachstum. Bei den Anseriformes konnte nach dem Schlupf ein beschleunigtes Abwachsen der Tibia gegenüber dem Tarsometatarsus beobachtet werden, während bei den Galliformes beide Knochen ein weitgehend uniformes Längenwachstum zeigen.

Zum Vergleich des Körpermassewachstums verschiedener Tierarten wird ein Geschwindigkeitsquotient (VQ) definiert, der es ermöglicht, die Wachstumszeiten bei unterschiedlicher Adultmasse zu komparieren. Neben den Hausgeflügelspezies

ewiesen sich Kaninchen, Schwein, Goldhamster, Ratte und Schaf als besonders frohwüchsig.

6. Literaturverzeichnis

1. Al Hallak, M (1986): Über das Skelettwachstum von Hühnern, Enten und Gänsen anhand longitudinaler postnataler Messungen. Univ. Leipzig, Diss.
2. Altman, Ph.L. und Dittmer, D.S. (1964): *Biology Data Book*. Washington D.C.: Federation of American Societies for Experimental Biology.
3. Anger, Th. (1987): Wachstumsstudie bei Puten anhand postnataler Messungen und histochemische, histometrische und zytomorphometrische Untersuchungen am *M. pectoralis superficialis*. Univ. Leipzig, Diss.
4. Backmann, G. (1943): Wachstum und organische Zeit. BIOS Bd. 15, Leipzig: J.A. Barth.
5. Berg, R., Eigendorf, B., Litschko, A., Loos, R., Meister, R. und Wensch, H.-J. (1975): Quantitative morphologische Untersuchungen zur Entwicklung der Lebendmasse und einiger Muskelgruppen bei industriemäßig gehaltenen Kaninchen. *Arch. exp. Vet.-med.* 29, 111-120.
6. Bertalanffy, L.v. (1934): Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. I. Teil: Allgemeine Grundlagen der Theorie; Mathematische und physiologische Gesetzmäßigkeiten des Wachstum bei Wassertieren. *Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. mechan. Org.* 131, 613 – 652.
7. Bertalanffy, L.v. (1957): Wachstum. In: Helmeke, J.-G, v. Lengerken, H. und Starck, G: *Kückenthals Handbuch der Zoologie*. Bd. 8 ,10. Lieferung, 1-68. Berlin: W. de Gruyter
8. Bertalanffy, L.v. (1960): Principles and theory of growth. In: Nowinski, W.W.: *Fundamental aspects of normal and malignant growth*, 137-259. Amsterdam - London - New York - Princeton: Elsevier.
9. Björnhag, G., Knutsson, P.-G. und Sperber, I. (1979a): Postnatal growth and milk composition. *Swedish J. agric. Res.* 9, 65–74.
10. Björnhag, G., (1979b): Growth in newly hatched birds. *Swedish J. agric. Res.* 9, 121-125.
11. Blaxter, K.L., Fowler, V.R. und Gill, J.C. (1982): A study of the growth of sheep to maturity. *J. agr. Sci.* 98, 405 – 420.
12. Brisbin, I.L., White, G.C. und Bush, P.B. (1986 a): PCB intake and the growth of waterfowl: multivariate analyses based on a reparameterized Richards sigmoid model. *Growth* 50, 1-11.

13. Brisbin, I.L., White, G.C, Bush, P.B. und Mayack, L.A. (1986 b): Sigmoid curve analyses of wood ducks: the effects of sex, dietary protein and cadmium on parameters of the Richards model. *Growth* 50, 41 – 50.
14. Brody, S. (1945): *Bioenergetics and growth*. New York: Reinhold.
15. Brown, J.E., Cartwright, T.G. und Fitzhugh, H.A. (1970): A comparison of stochastic models for describing weight - age curves of cattle. *J. Anim. Sci.* 30, 161-.
16. Brown, J.E., Brown, C.J. und Butts, W.T. (1972): A discussion of the genetic aspects of weight, mature weight and rate of maturing in Hereford and Angus cattle. *J. Anim. Sci.* 34, 525 – 537.
17. Brown, J.E., Fitzhugh, H.A. und Cartwright, T.C. (1976): A comparison of nonlinear models for describing weight - age relationships in cattle. *J. Anim. Sci.* 42, 810-818.
18. Brüggemann, J. (1988): Untersuchungen zur Entwicklung von Lebendmasse, Schlachtkörperzusammensetzung und Wildbretqualität des Damwildes (*Dama Dama L.*) in Abhängigkeit von Geschlecht und Art der Bewirtschaftung. Univ. Leipzig, Diss.
19. Callenbach, E.W. (1953): zit. nach Altmann und Dittmer (1964)
20. Cartwright, T.G. (1970): Selection criteria for beef cattle for the future. *J. Anim. Sci.* 30, 706-711.
21. Causton, D. R. (1969): A Computer program for fitting the Richards function. *Biometrics* 25, 401 – 409.
22. Davidson, F.A. (1928): zit. nach Pfeiffer et al. (1984)
23. Deavers, S., Huggins, R.A. und Smith, E.L. (1972): Absolute and relative organ weights of the growing beagle. *Growth* 56, 195–208.
24. DeNise, R.S.K. und Brinks, J.S. (1985): Genetic and environmental aspects of the growth curve parameters in beef cows. *J. Anim. Sci.* 61, 1431-1440.
25. Dessauer, F. und Sommermeyer, K. (1964): *Quantenbiologie*. Berlin - Göttingen - Heidelberg: Springer.
26. Dubois, R.C. (1950): zit. nach Altman und Dittmer (1964)
27. Eaton, O.N. (1952): zit. nach Altman und Dittmer (1964)
28. Eisen, E.J. (1976): Results of growth curve analyses in mice and rats. *J. Anim. Sci.* 42, 1008-1023.

29. Engelmann, C. (1984): Leben und Verhalten unseres Hausgeflügels. Leipzig - Radebeul: Neumann.
30. Fabens, A.J. (1965): Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth* 23, 265-289.
31. Fahr, R.-D. (1974): Untersuchungen zum Eintritt der Geschlechtsreife bei weiblichen Jungrindern der Rasse DSR und dessen Beziehungen zu weiteren Kriterien der Reifeentwicklung. Univ. Leipzig, Diss.
32. Fanghänel, J. und Timm, D. (1970): Mathematische Modelle in der modernen Morphologie. *Wiss. Z. Univ. Rostock, Mathematisch - Naturwissenschaftliche Reihe* 19, 187 – 196.
33. Fanghänel, J. und Schuhmacher, G.-H. (1973a): Mathematical interpretations of growth processes. *Folia Morphol.* 32, 165 – 171.
34. Fanghänel, J. und Schuhmacher, G.-H. (1973b): Growth and statics. *Acta vet. Beograd* 23, 69-79.
35. Fanghänel, J., Schuhmacher, G.-H., Timm, D., Woiff, E. und Trzeczak, A. (1974): Zum postnatalen Wachstum des syrischen Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse). I Körpergewicht und Längenwachstum. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 120, 254-263.
36. Fanghänel, J., Timm, D. und Schuhmacher, G.-H. (1979): Zur Anwendung von quantitativen Methoden in der experimentellen Morphologie. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 125, 669 - 677.
37. Feige, K.-D. (1985): Zur Methodik der Modellwahl und Parameterschätzung in der nichtlinearen Regressionsanalyse. *Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin* 233, 5-11.
38. Ferrel, C.L. (1982): Effects of postweaning rate of gain on onset of puberty and productive performance of heifers of different breeds. *J. Anim. Sci.* 55, 1271-1283.
39. Fitzhugh, H.A. jr. (1976): Analysis of growth curves and strategies for altering their shape. *J. Anim. Sci.* 42, 1036-1050.
40. Fix, H.-P. (1988): mündl. Mitteilung
41. Fleischer, W. (1988): Untersuchungen zum postnatalen Wachstum des Merino-Fleischschafes (Linie 04) anhand der Körpermasse, einiger Breiten- und Längenmaße sowie histochemischer und histometrischer Untersuchungen am *M. sacrococcygeus ventralis lateralis*. Univ. Leipzig, Diss.

42. Gärtner, R. (1923): Über das Wachstum der Tiere. Landwirtschaftliche Jahrbücher, Berlin 57, 707-763.
43. Gericke, A., Salomon, F.-V. und Gille, U. (1989): Entwicklung und Wachstum der Skelettmuskulatur der Haustiere - Modellversuch zum Muskelwachstum an Wistarratten. Leipzig: Forschungsbericht Nr. 34100/930, KMU, Sektion Tierprod. und Vet.-med.
44. Göhler, H. (1985): Zum Wachstumsverlauf bei Mastlämmern und Beziehungen zum Schlachtkörper. Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin 233, 87-96.
45. Gompertz, B. (1825): (1825): On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and a new mode of determining the value of live contingencies. Phil. Trans. Roy. Soc. 182, 513-585.
46. Goonewardene, L.A., Berg, R.T. und Hardin, R.T. (1981): A growth study of beef cattle. Can. J. Anim. Sci. 61, 1041-1048.
47. Green, D.A. (1976): zit. nach Hintz et. al. (1979)
48. Grossmann, M. und Bohren, B.B. (1982): Comparison of proposed growth curve functions in chickens. Growth 46, 259-274.
49. Grünbaum, E.G. (1982): Ernährung und Diätetik von Hund und Katze. Jena: Gustav Fischer.
50. Helwin, H. und Peil, J. (1977): Phänomenologisch-mathematische Modellierung des Körperlängenwachstums des Menschen durch Zerlegung in Wachstumsschübe und deren quantitativ-analytische Erfassung. Gegenbaurs morph. Jahrb. 123, 641-655.
51. Helwin, H., Peil, J. und Bergmann, P. (1979): Quantitativ-mathematische Auswertung von Wachstumsuntersuchungen unter dem Gesichtspunkt exogen bzw. genetisch beeinflusster Variabilität. Gegenbaurs morph. Jahrb. 125, 653-660.
52. Henschel, E. (1972): Zur Anatomie und Klinik der wachsenden Unterarmknochen. Arch. exp. Vet.-med. 26, 741-787.
53. Hintz, H.F., Hintz, R.L. und Van Vleck, L.D. (1979): Growth rate of Thoroughbreds. Effects of age of dam, year and month of birth, and sex of foal. J. Anim. Sci. 43, 480-487.

54. Hoeppe, K. (1959): Das reaktionskinetische Grundgesetz auf das Wachstum bezogen und anderen Wachstumsformulierungen gegenübergestellt. Univ. Giessen, Diss.
55. Hörn, A. (1972): In: Schwark, H.J., Hörn, A., Jasiorowski, H. und Plesnik, J.: Internationales Handbuch der Tierproduktion - Rinder. 4. Rinderrassen und ihre Bedeutung, 244 - 319. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag.
56. Huxley, J. (1932): zit. nach Scharf (1973 a)
57. Janoschek, A. (1957): Das reaktionskinetische Grundgesetz und seine Beziehungen zu Wachstums- und Ertragsgesetz. Statistische Vierteljahresschrift, Wien 10, 25-37.
58. Johnson, D.H., Sargeant, A.B. und Allen, S.H. (1975): Fitting Richards curve to data of diverse origin. Growth 39, 315-330.
59. Johnson, N.O. (1935): zit. nach Sager (1981)
60. Jolicoeur, P. und Pirlot, P. (1988): Asymptotic growth and complex allometry of the brain and body in the white rat. Growth, Devel. Aging 52, 3-10.
61. Joss, E. (1969): Endokrine Aspekte des Wachstums. Pädiatr. Fortbildungskurse 25, 1-11.
62. Junghans, U. (1984): Untersuchungen zu prä- und postnatalen Wachstum des Merinofleischschafes (Linie 02) anhand der Körpermasse und einiger Breiten- und Längenmaße. Univ. Leipzig, Diss.
63. Kasser, T.G., Mabry, J.W., Benyshek, L.L. und Martin, R.J. (1983): Heterotic and maternal effects on body weight and the parameters of a logistic growth curve of LL and SS rats and their offspring. Growth 47, 237-253.
64. Katanbaf, M.N., Dunnington, E.A. und Siegel, P.B. (1988): Allomorphic relationships from hatching to 56 days in parental lines and F1-crosses of chickens selected 27 generations for high or low body weight. Growth, Developm. Aging 52, 11-22
65. Kirkwood, J.K. und Webster, A.J.F. (1984): Energy-budget strategies for growth in mammals and birds. Anim. Prod. 38, 147-155.
66. Koops, W.J. (1986): Multiphasic growth curve analysis. Growth 50, 169-177.
67. Koops, W.J., Grossmann, M. und Michalska, E. (1987): Multiphasic growth curve analysis in mice. Growth 51, 572-382.
68. Kopec, S. (1930): zit. nach Altman und Dittmer (1964)

69. Krahmer, R. (1972): Über die Wachstumsveränderungen des Skeletts beim weiblichen Deutschen Schwarzbunten Rind von der Geburt bis zum Wachstumsabschluß (über 5 Jahre), unter besonderer Beachtung der Gliedmaßen. Teil II: Beckengliedmaßen und Schlußbetrachtung. Anat. Anz. 131, 146-156.
70. Kretschmann, H.-J. und Wingert, F. (1971): Computeranwendungen bei Wachstumsproblemen in Biologie und Medizin. Berlin - Heidelberg - New York: Springer.
71. Krüger, F. (1962): Über die mathematische Darstellung des tierischen Wachstums. Naturwissenschaften 49, 454.
72. Krüger, F. (1969): Das asymptotische Wachstum der Fische - ein Nonsens?. Helgoländer wiss. Meeresunters. 13, 205-215.
73. Krüger, F. (1973): Zur Mathematik des tierischen Wachstums. II Vergleich einiger Wachstumsfunktionen. Helgoländer wiss. Meeresunters. 25, 509-550.
74. Kühn, G., Otto, E. und Feige, K.-D. (1985): Charactersierung des Wachstumsverlaufes von Schlachtwertparametern beim Schwein. Tag.-Ber., Akad. Landwirtsch.-wiss., 233, 39-46
75. Kühn, G., Ender, K., Otto, E., Feige, K.-D. und Hacki, W. (1987a): Einfluß einer differenzierten Energieversorgung auf das Wachstum und den Schlachtkörperwert von Börgen. Arch. Tierz. 30, 171-183.
76. Kühn, G., Ender, K., Otto, E., Feige, K.-D. und Hackl, W. (1987b): Die Anwendung von Wachstumsfunktionen zur Ableitung optimaler Schlachtzeitpunkte auf der Grundlage der Mast- und Schlachtleistung von Börgen. Arch. Tierz. 30, 261-269.
77. Kuijpers-Jagtman, A.M., Bex, J.H.M., Maltha, J.C. und Daggars, J.G. (1988): Longitudinal growth of the rabbit femur after vascular and periosteal interference. Anat. Anz. 167, 349-358.
78. Laird, A.K., Tyler, S.A. und Barton, A.D. (1965 a): Dynamics of normal growth. Growth 73, 233-248.
79. Laird, A.K. (1965 b): Dynamics of relative growth. Growth 29, 249 - 263.
80. Laird, A.K. (1966a): Dynamics of embryonic growth. Growth 30, 263-270.
81. Laird, A.K. (1966 b): Postnatal growth of birds and mammals. Growth 30, 349 - 363.
82. Latimer, H.B. und Ibsen, H.L. (1932): zit. nach Altman und Dittmer (1964)

83. Lehmann, R. (1975): Mathematische Grundlagen zur Analyse des Wachstums von landwirtschaftlichen Nutztieren. Arch. Tierz. 18, 163-174.
84. Lehmann, R. (1977): Vergleich des Wachstumsverlaufs von landwirtschaftlichen Nutztieren. Arch. Tierz. 20, 223-236.
85. Lehmann, R. (1980a): Anwendung eines Wachstumsmodells in der Tierernährung. 1. Mitt.: Mathematische Grundlagen. Arch. Tierern. 30, 427-435.
86. Lehmann, R. (1980b): Anwendung eines Wachstumsmodells in der Tierernährung. 2. Mitt.: Energiebedarf und Energieaufwand. Arch. Tierern. 20, 437-446.
87. Lehmann, R. (1980c): Zum postnatalen Wachstumsverlauf von Kaninchen. In: Rudolph, W. (Hrsg.): Das Kaninchen als Modelltier und Züchtungsobjekt. Rostock: W. Pieck Univ., 27 - 36.
88. Leucht, W., Gregor, G. und Stier, H. (1982): Einführung in die Versuchstierkunde. Bd. IV: Das Miniaturschwein. Jena: Gustav Fischer.
89. Lilja, C. (1981): Postnatal growth and development in the goose (*Anser anser*). Growth 42, 329-341.
90. Lilja, C. (1982a): Postnatal growth and organ development in the Quail (*Coturnix coturnix japonica*). Growth 46, 88-99.
91. Lilja, C. (1982b): Postnatal growth and organ development in the fieldfare and the jackdaw (*Turdus pilaris* and *Corvus monedula*). Growth 46, 367-387.
92. Lilja, C. (1983): A comparative study of postnatal growth and organ development in some species of birds. Growth 47, 317-339.
93. Linzbach, A.J. (1962): Das biologische Wachstum. Naturwissenschaften 49, 368-372.
94. Malik, R.C. (1984): Genetic and physiological aspects of growth, body composition and feed efficiency in mice: a review. J. Anim. Sci. 58, 577-590.
95. Malthus, Th.R. (1798): zit. nach Sager et al. (1986)
96. Marks, H.L. (1978): Growth curve changes associated with longterm selection for body weight in Japanese quail. Growth 42, 129-140.
97. Marks, H.L. (1979): Growth rate and feed intake of selected and non-selected broilers. Growth 43, 80-90.
98. Matthes, H.-D., Sager, G., Panicke, L. und Peters, H. (1983): Charakterisierung des Wachstumsverlaufs über Wachstumsfunktionen bei männlichen und weiblichen Jungrindern. Arch. Tierz. 26, 499-510.

99. McPhee, H.C. und Eaton, O.N. (1931): zit. nach Altman und Dittmer (1964)
100. Miller, I.J. jr. und Smith, D.V. (1988): Proliferation of taste buds in the foliate and vallate papillae of postnatal hamsters. *Growth, Developm. Aging* 52, 123 - 131.
101. Misra, R.K.(1973): Method of analysing for the degree of hybridization using growth curves fitted to longitudinal data. *Biometrische Z.* 15, 163-169.
102. Mitscherlich, A. (1919): *Das Gesetz des Pflanzenwachstums*. Landwirtschaftliche Jahrbücher, Berlin 53, 167-182.
103. Moore, A.J. (1985): A mathematical equation for animal growth from embryo to adult. *Anim. Prod.* 40, 441-453.
104. Mullen, K. und Swatland, H.J. (1979): Linear skeletal growth in male and female turkeys. *Growth* 43, 151-159.
105. Nadarajah, K., Marlowe, T.J. und Notter, D.R. (1984): Growth patterns of Angus, Charolais, Charolais x Angus and Holstein x Angus cows from birth to maturity. *J. Anim. Sci.* 59, 957-966.
106. Nadarajah, K., Marlowe, T.J. und Notter, D.R. (1985): Growth patterns of cows sired by British and continental beef and American dairy bulls and out of Hereford dams. *J. Anim. Sci.* 60, 890-991.
107. Nelson, T.C., Long, C.R. und Cartwright, T.C. (1982): Postinflection growth in straightbred and crossbred cattle. I. Heterosis for weight, height and maturing rate. *J. Anim. Sci.* 55, 280-304.
108. Neunteufel, G. (1928): *Wachstumsbeobachtungen am weißen amerikanischen Leghorn*. Univ. München, Diss.
109. Orth, E. (1953): Beobachtungen über das Wachstum von Hühnern nach dem Schlupf. *Arch. Geflügelk.* 17, 285-292.
110. Panicke, L. und Sager, G. (1987): Wachstumsspezifische Approximationen und Allometrikoeffizienten für 5 Körpermaße weiblicher Rinder. *Arch. Tierz.* 30, 143-153.
111. Parks, J.R. (1970): Growth curves and the physiology of growth. I. Animals. *Am. J. Physiol.* 219, 833-839.
112. Paul, W. (1975): Ein direktes numerisches Verfahren zur Bestimmung der Parameter nichtlinearer Ausgleichsfunktionen. *Biom. Z.* 17, 487-500.
113. Pearl, R. und Reed, L.J. (1923): zit. nach Moore (1985)

114. Peil, J. (1970): Ein Verfahren zur nichtlinearen Approximation und seine Anwendungen auf verschiedene naturwissenschaftliche, technische und medizinische Probleme. Univ. Halle-Wittenberg, Habilitationsschrift.
115. Peil, J. (1971): Ein numerisches Verfahren zur nichtlinearen Approximation. *Biom. Z.* 13, 21-33.
116. Peil, J. (1974 a): Mathematische Beschreibung von Wachstumsvorgängen. I. Überblick über mathematische Ansätze und ihre Verallgemeinerungen. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 120, 832-853.
117. Peil, J. und Schreiber, A. (1974 b): Mathematische Beschreibung von Wachstumsvorgängen. II. Verwendung des Hyperbeltangens. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 120, 862-880.
118. Peil, J. (1975): Ansätze zur Beschreibung von Wachstumsprozessen. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 121, 163-173.
119. Peil, J. und Helwin, H. (1976): Quantitative Beschreibung von Wachstumsvorgängen des Menschen als Grundlage objektiver Vergleiche von geschlechtsspezifischen Daten verschiedener Körpermaße. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 122, 162-181.
120. Peil, J. (1977a): Möglichkeiten und Grenzen des Einsatzes biomathematischer Verfahren bei Variabilitätsuntersuchungen am Menschen. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 123, 815-835.
121. Peil, J., Schmerling, S. und Blume, R. (1977b): Empirische Regressionen im Rahmen der Datenaufbereitung morphometrischer Meßwerte. *Verh. Anat. Ges.* 71, 83-88.
122. Peil, J. und Helwin (1977c): Versuche der quantitativ-analytischen Erfassung des Körperlängenwachstums des Menschen über den Zeitraum von pränatalem Stadium bis einschließlich der Adoleszenz. *Verh. Anat. Ges.* 71, 315-321.
123. Peil, J., Blume, R. und Schmerling, S. (1977d): Biostatistische und biomathematische Auswertung morphometrischer Daten, dargestellt am Beispiel des Zusammenhangs zwischen Axondurchmesser und Markscheidendicke. I. Erste Datenauswertungsstufe: Empirische Regression. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 123, 193-207.
124. Peil, J. und Helwin, H. (1977e): Quantitativ-analytische Erfassung des Körperlängenwachstums des Menschen. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 123, 256-259.

125. Peil, J. (1978a): Das logistische Wachstumsgesetz und seine Erweiterungen. Gegenbaurs morph. Jahrb. 124, 524-545.
126. Peil, J. (1978b): Numerische und rechentechnische Probleme und Möglichkeiten der Anpassung der verallgemeinerten logistischen (Wachstums-) Funktion an Meßwertverläufe. Gegenbaurs morph. Jahrb. 124, 690-714.
127. Peil, J. (1979): Bestimmung der Parameter der Bertalanffyschen Wachstums-Differentialgleichung durch nichtlineare Innere Regression. Gegenbaurs morph. Jahrb. 125, 625-634.
128. Peil, J. und Schmerling, S. (1980): Empirische Regression als ein Verfahren zur "parameterfreien" Aufbereitung und Auswertung morphometrischer Daten für funktional-stochastische Beziehungen zwischen Systemgrößen. Gegenbaurs morph. Jahrb. 126, 221-227.
129. Peil, J. (1981): Nichtstatistische Biomathematik: Meinungen, Perspektiven, Probleme. Gegenbaurs morph. Jahrb. 127, 89-102.
130. Peil, J. (1983): Methodische Aspekte der biomathematischen Beschreibung von Wachstumsvorgängen. Gegenbaurs morph. Jahrb. 129, 385-393.
131. Peil, J. (1988a): Möglichkeiten der mathematischen Beschreibung von Wachstumsprozessen mittels modellierender und modellfreier Vorgehensweisen. Vortrag zum 4. Morphologie-Kolloquium "Wachstum und postnatale Entwicklung". Univ. Leipzig, 23. 6. 1988.
132. Peil, J. (1988b): mdl. Mitt.
133. Peter, G.M. (1958): Wachstumsverlauf der inneren Organe und der Körperteile bei Hühnern leichter Rassen (W. Leghorn). Deutsche Wirtschaftsgeflügelzucht 41, 754-755.
134. Pfeiffer, H. und v. Lengerken, G. (1975): In: Schwark, H.J., Zebrowski, Z. und Orsjannikov, V. N.: Internationales Handbuch der Tierproduktion - Schweine. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag, 415.
135. Pfeiffer, H., v. Lengerken, G. und Gebhardt, G. (1984): Wachstum und Schlachtkörperqualität bei landwirtschaftlichen Nutztieren - Schweine. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag.
136. Pingel, H. (1986): Die Hausziege. Wittenberg: A. Ziemsen.
137. Pingel, H., Hattenhauer, H., Michel, G., Schneider, K.-H. und Schubert, C. (1987): In: Schwark, H.-J., Peter, V. und Mazanowski, A.: Internationales Handbuch der Tierproduktion - Geflügel. 4. Einfluß endogener Faktoren auf

- die Nutzleistung des Geflügels. 131 - 239. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag.
138. Placzeck, D. (1985): Transversale Untersuchungen zum Skelett- und Muskelwachstum von Ratten. Univ. Leipzig, Diplomarbeit.
 139. Pott, F. und Jentzen, W. (1972): Röntgenologische Untersuchungen zur Knochenentwicklung der Ratte. Z. Versuchstierk. 14, 35-47.
 140. Prescott, N.J., Wathes, C.M., Kirkwood, J.K. und Perry, G.C. (1985): Growth, food intake and development in broiler cockerels raised to maturity. Anim. Prod. 41, 239-245.
 141. Prokert, A. (1977): Gewichtsentwicklung und Wachstumskurven des Sumpfbibbers, unter besonderer Berücksichtigung seiner Eignung für die Intensivhaltung in industriemäßig produzierenden Großfarmen. Univ. Leipzig, Diss.
 142. Pruitt, K.M., DeMuth, R.E. und Turner, M.E. jr. (1979): Practical application of generic growth theory and the significance of the growth curve parameters. Growth 43, 19-35.
 143. Pütter, A. (1920): Studien über physiologische Ähnlichkeit. VI. Wachstumsähnlichkeiten. Pflüger's Arch. ges. Physiol. 180, 298-340.
 144. Rajtova, V. (1974): Die postnatale Entwicklung des Extremitätenskeletts bei Schaf und Ziege. Anat., Histol., Embryol. 3, 29-30.
 145. Rao, D.R., Sunki, G.R., Johnson, W.M. und Chen, C.P. (1977): Postnatal growth of New Zealand white rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). J. Anim. Sci. 44, 1021-1025.
 146. Rasch, D., Herrendörfer, G., Bock, J. und Busch, K. (1978): Verfahrensbibliothek. Bd. I Versuchsplanung und -auswertung. 4.4.2. Regressionsanalyse und Korrelationsanalyse. 67-71. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag.
 147. Rasch, D. und Schimke, E. (1984): Konfidenzschätzungen und Tests für Parameter von Wachstumsfunktionen. Arch. Tierz. 27, 553-562.
 148. Reed, R. R. und Dünn, N. K. (1977): zit. nach Hintz-et. al. (1979)
 149. Reuter, J. (1976): Some aspects of the growth of rats. Growth 40, 379-384.
 150. Richards, F.J. (1959): A flexible growth curve for empirical use. J. exp. botany 10, 290-300.
 151. Ricklefs, R. E. (1968): Patterns of growth in birds. Ibis 110, 419-451.
 152. Ricklefs, R.E. (1982): Some considerations on sibling competition and avian growth rates. Auk 99, 141-147.

153. Ricklefs, R.E. (1985): Modification of growth and development of muscles of poultry. *Poultry Sci.* 64, 1563-1576.
154. Rogers, St.R., Pesti, G.M. und Marks, H.L. (1987): Comparison of three non-linear regression models for describing Broiler growth curves. *Growth* 51, 229-239.
155. Roos, H., Vollmerhaus, B., Schebitz, H., Brunberg, L. und Waibl, H. (1981): Zur Anatomie der Fugenknorpel langer Röhrenknochen des Hundes. 2. Mitt.: Fugenknorpel des Radius und der Ulna. *Kleintierpraxis* 26, 81-88.
156. Rudolph, W., Sotto, V. und Dunker, M. (1986): Wachstum und Schlachtkörperqualität bei Weißen Neuseeländer Kaninchen. *Arch. Tierz.* 29, 5-11.
157. Rutledge, J.J., Robinson, O.W., Eisen, E.J. und Legates, J.E (1972): Dynamics of genetic and maternal effects in mice. *J. Anim Sci.* 35, 911-918.
158. Sager, G. (1978a): Integrationen von Zuwachsansätzen nach der Auffassung von L. v. Bertalanffy. *Anat. Anz.* 144, 147-157.
159. Sager, G. (1978 b): Zuwachsfunktionen vom Typ $dW/dt = k \cdot W^M(E-W)^n$ und ihre Integrale. *Anat. Anz.* 144, 235-245.
160. Sager, G. (1978c): Zuwachsfunktionen vom Typ $dW/dt = k \cdot t^p(E - W)^n$ und ihre Integrale. *Anat. Anz.* 144, 366-374.
161. Sager, G. (1979a): Zuwachsfunktionen vom Typ $dW/dt = k \cdot t^{p-1}(t_E^p - t^p)^q$ und ihre Integrale. *Anat. Anz.* 145, 268-275.
162. Sager, G. (1979b): Eine Verallgemeinerung der Gompertzfunktion des organischen Wachstums. *Anat. Anz.* 146, 79-89.
163. Sager, G. (1979c): Eine Verallgemeinerung der Bertalanffy-Funktion. *Anat. Anz.* 146, 188-200.
164. Sager, G. (1980a): Allometrierelation und Wachstumsfunktionen. *Anat. Anz.* 147, 85-99.
165. Sager, G. (1980b): Allometrie und Bertalanffy-Funktionen. *Anat. Anz.* 147, 280-295.
166. Sager, G. (1980c): Allometrie und die Original- sowie generalisierte Form der Gompertz-Funktion. *Anat. Anz.* 147, 389-405.
167. Sager, G. (1980d): Zuwachsfunktionen vom Typ $dW/dt = k \cdot W^m/(t+t_0)^p$ und ihre Integrale. *Anat. Anz.* 147, 445-457.
168. Sager, G. (1980e): Allometrie und die Original- sowie modifizierte Janoschek-Funktion. *Anat. Anz.* 148, 68-82.

169. Sager, G. (1980f): Die Funktion $W = (a - be^{-ct})^n$ als Verallgemeinerung der klassischen Wachstumsfunktionen. Anat. Anz. 148, 274-286.
170. Sager, G. (1981): Zum Wachstum des Nordsee-Steinbutts (*Scophthalmus maximus* L.). Anat. Anz. 149, 160-175.
171. Sager, G. (1982a): Das Längenwachstum der Nordsee-Seezunge (*Solea vulgaris* Quensel) und die Problematik der Jahresschwankungen. Anat. Anz. 151, 160-178.
172. Sager, G. (1982b): Zuwachsfunktionen vom Typ $dW/dt = k(t + t_0)^p(E-W)^n$ und ihre Integrale. Anat. Anz. 151, 179-186.
173. Sager, G. (1982c): Zum Längenwachstum des grönländischen Kabeljaus. Anat. Anz. 151, 401-415.
174. Sager, G. (1982d): Mathematische Formulierungen des Höhenwachstums von Holstein-Rindern. Arch. Tierz. 25, 185-194.
175. Sager, G. (1983a): Mathematische Formulierungen des Wachstums der Körpermasse von Holstein-Rindern. Arch. Tierz. 26, 23-33.
176. Sager, G. (1983b): Mathematische Formulierungen des Wachstums der Widerristhöhe beim Merinofleischschaf. Arch. Tierz. 26, 389-395.
177. Sager, G. (1984a): Saisonal-modifizierte Formen der abgewandelten Janoschek-Funktion. Gegenbaurs morph. Jahrb. 130, 659-669.
178. Sager, G. (1984b): Zur Problematik der mathematischen Darstellung des Massewachstum beim Haushuhn. Gegenbaurs morph. Jahrb. 130, 801-811.
179. Sager, G. (1984c): Mathematische Formulierungen des Massewachstums beim Merinofleischschaf. Zool. Jb. Anat. 112, 257-268.
180. Sager, G., Gabel, M., Pieper, B. und Papstein, H.-J. (1984d): Aussagefähigkeit von Funktionen zur Approximation des Massewachstums von SMR-Bullen. Arch. Tierern. 34, 851-861.
181. Sager, G. (1985): Mathematische Behandlung von Wachstumsreihen der Körpermasse bei Puten. Anat. Anz. 160, 203-213.
182. Sager, G., Salomon, F.-V., Al Hallak, M. und Pingel, H. (1986): Wachstumsspezifische Approximationen von 11 Körperdimensionen bei Geflügel. I. Mitt.: Mathematische Grundlagen. Arch. Geflügelk. 50, 173-178.
183. Sager, G. (1987a): Die Lösung für die Interpretation des Parameters k in der Gleichung des Längenwachstums von PÜTTER und v. BERTALANFFY. Fischerei-Forschung 25, 31-33.

184. Sager, G. (1987b): Gedanken zur mathematischen Erfassung des Wachstums experimenteller Tumoren. Arch. Geschwulstforsch. 57, 297-304.
185. Salomon, F.-V. (1975): Ein Beitrag zur Wachstumsdynamik des Schweines. Univ. Leipzig, Diss.
186. Salomon, F.-V. (1976): Ein Beitrag zum postnatalen Wachstum des Schweines. I. Mitt.: Darstellung der Percentilen zur Beurteilung des Wachstumsstatus. Arch. Tierz. 19, 267-281.
187. Salomon, F.-V. (1981): Über das Skelettwachstum von Schweinen und Schafen anhand longitudinaler postnataler und transversaler pränataler Messungen. Univ. Leipzig, Habil.schr.
188. Salomon, F.-V., Sager, G., Al Hallak, M. und Pingel, H. (1986): Wachstumspezifische Approximationen von 11 Körperdimensionen bei Geflügel. 2. Mitt.: Analyse der Wachstumsreihen bei Hühnern. Arch. Geflügelk. 50, 246-252.
189. Salomon, F.-V., Sager, G., Al Hallak, M. und Pingel, H. (1987a): Wachstumspezifische Approximationen von 11 Körperdimensionen bei Geflügel. 3. Mitt.: Analyse der Wachstumsreihen bei Enten. Arch. Geflügelk. 51, 136-141.
190. Salomon, F.-V., Sager, G., Al Hallak, M. und Pingel, H. (1987 b): Wachstumspezifische Approximationen von 11 Körperdimensionen bei Geflügel. 4. Mitt.: Analyse der Wachstumsreihen bei Gänsen. Arch. Geflügelk. 51, 205-209.
191. Scharf, J.H. (1971): Differentialgleichungen in der funktionellen Morphologie. Gegenbaurs morph. Jahrb. 117, 3-30.
192. Scharf, J.H. (1973a): Bestimmung der Koeffizienten linearer und nichtlinearer Differentialgleichungen aus biologischen Meßergebnissen. Nova acta Leopoldina NF 58, Nr. 211, 557-597.
193. Scharf, J.H., Peil, J. und Helwin, H. (1973b): Systematische Untersuchungen zur eigentlich nichtlinearen Regressionsrechnung mit Sigmoidfunktionen (Fortsetzung). Biom. Z. 15, 21-46.
194. Scharf, J. H., Peil, J. und Helwin, H. (1973c): Systematische Untersuchungen zur eigentlich nichtlinearen Regressionsrechnung mit Sigmoidfunktionen (Schluß). Biom. Z. 15, 179 – 189.
195. Scharf, J. H. (1974): Was ist Wachstum?. Nova acta Leopoldina NF 40, Nr. 214, 9-75.

196. Scharf, J. H. und Peil, J. (1975): Ein Algorithmus zur Wertebestimmung der Parameter in der Gompertzchen Wachstumstunktion. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 121, 389-420.
197. Scharf, J.H. (1976):Morphometrie und Analysis des organismischen Wachstums. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 122, 344-390.
198. Scharf, J. H. (1977a): Diskretigkeit und Stetigkeit des Wachstums in der Hierarchie des Systems Organismus. In: Geissler, E., Scharf, J. H. und Scheler, W. (Hrsg.), *V. Kühlungsborner Symposium*, Akademie-Verlag, 246-266.
199. Scharf, J.H. (1977b): Wachstum. *Verh. Anat. Ges.* 71, 29-58.
200. Scharf, J. H. (1979): Der Schritt von der heuristischen Wachstumskurve zum biophysikalischen Modell. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 125, 586-610.
201. Scharf, J. H. (1980): Wachstum. In: Beier, W. und Rosen, R. (Hrsg.): *Biophysikalische Grundlagen der Medizin*. Stuttgart - New York: Fischer, 2. Aufl., 62-131.
202. Scharf, J.H. (1981): Möglichkeiten der mathematischen Fomulierung von Wachstumsprozessen. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 127, 706-740.
203. Scharf, J. H. (1983): Zur Integration der Wachstumsdifferentialgleichung Ludwig v. Bertalanffys, Teil I. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 129, 729-781.
204. Schmerling, S. und Peil, J. (1983): Die lokal angepaßte lineare Regression und ihre Anwendungsmöglichkeiten. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 129, 395-408.
205. Schmerling, S. und Peil, J. (1985): Verfahren der lokalen Approximation zur nichtparametrischen Schätzung unbekannter stetiger Funktionen aus Meßdaten. *Gegenbaurs morph. Jahrb.* 131, 367-381.
206. Schweitzer, C. (1988): Wachstumsspezifische Approximationen von 5 Skelettmaßen und der Körpermasse weiblicher Zuchtschweine der Rotationskreuzung anhand longitudinaler und transversaler Messungen. Univ. Leipzig, Diss.
207. Shogoji, T. und Sasaki, H. (1985): An aspect of growth analysis of weight in Savannah baboon. *Growth* 49, 500-509.
208. Silbermann, M. und Kedar, T. (1977): Observations on the growth of the normal male mouse. *Acta anat.* 98, 253-263.
209. Snell, O. (1892): Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Arch. Psychiatr.* 23, 436-446.

210. Spiegel, A. (1975): Versuchstiere. Jena: Gustav Fischer.
211. Stobart, R.H., Basset, J.W., Cartwright, T.C. und Blackwell, R.L. (1986): An analysis of body weight and maturing patterns in western range ewes. *J. Anim. Sci.* 63, 729-740.
212. Sullivan, T.W. und AlUbaidi, Y.Y. (1963): Linear growth and mineralization of bones in BBB. *Poultry Science* 42, 46-49.
213. Taylor, St.C.S. (1965): A relation between mature weight and time taken to mature in mammals. *Anim. Prod.* 7, 203-219.
214. Taylor, St.C.S. (1968): Time taken to mature in relation to mature weight for sexes, strains and species of domesticated mammals and birds. *Anim. Prod.* 7, 157-169.
215. Taylor, St.C.S. (1980a): Genetic size-scaling rules in animal growth. *Anim. Prod.* 30, 161-165.
216. Taylor, St.C.S. (1980b): Genetically standardized growth equations. *Anim. Prod.* 30, 167-175.
217. Taylor, St.C.S. (1980c): Live-weight growth from embryo to adult in domesticated mammals. *Anim. Prod.* 31, 223-235.
218. Taylor, St.C.S. und Murray, J. (1987): Inter-breed relationships of birth weight and maternal and paternal weight in cattle. *Anim. Prod.* 44, 55-64.
219. TGL 24108/01 (1976), Jungrinderproduktion. Berlin: Staatsverlag.
220. Thiele, H. (1975): Zur Glättung von Beobachtungsreihen mit Spline-Funktionen. *Biom. Z.* 17, 415-430.
221. Thomas, J.M. und Beamer, J.L. (1971): Age-weight relationships of selected organs and body weight for miniature swine. *Growth* 35, 259-272.
222. Turner, M.E. jr. (1969): A generalization of the logistic law of growth. *Biometrics* 25, 577-580.
223. Turner, M.E. jr., Bradley, E.L. jr., Kirk, K.A. und Pruitt, K. M. (1976): A theory of growth. *Math. Biosci.* 29, 367-373.
224. Verhulst, P.F. (1838): Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. Phys.* 10, 113-121.
225. Vollmerhaus, B., Schebitz, H., Waibl, H., Köstlin, R., Klawitter-Pommer, J. und Roos, H. (1981): Zur Anatomie der Fugenknorpel langer Röhrenknochen des Hundes. 4. Mitt.: Fugenknorpel der Tibia und der Fibula und Schlußdiskussion. *Kleintierpraxis* 26, 95-105.

226. Weaver, L.T., Landymore-Lim, A.E.N. und Hudson, G.J. (1988): The guinea pig as a model for the study of the effects of milk on growth and development. *Growth, Developm. Aging* 52, 91-96.
227. White, G.C. und Ratti, J.T. (1977): Estimation and testing of parameters in Richards growth model for western grebes. *Growth* 41, 315-323.
228. Whittemore, C.T. (1986): An approach to pig growth modelling. *J. Anim. Sci.* 63, 615-621.
229. Willoughby, D.P. (1975): *Growth and nutrition of the horse*. Cranbury, NJ.: A. S. Barnes.
230. Winsor, C. P. (1932): A comparison of certain symmetrical growth curves. *J. Wash. Acad. Sci.* 22, 73-84.
231. Yonamine, H., Ogi, N., Ishikawa, T. und Ichiki, H. (1980): Radiographic studies on skeletal growth of the pectoral limb of the beagle. *Jap. J. Vet. Sci.* 42, 417-425.
232. Zach, R., Liner, Y., Rigby, G. L. und Mayoh, K. R. (1984): Growth curve analysis of birds; the Richards model and procedural problems. *Can. J. Zool.* 62, 2429-2435.
233. Zerbe, G. O. (1979): A new nonparametric technique for constructing percentiles and normal ranges for growth curves determined from longitudinal data. *Growth* 43, 263-272.
234. Zietschmann, O. und Krölling, O. (1955): *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere*. 2. Auflage. Berlin und Hamburg: Paul Parey.
235. Zotina, R.S. und Zotin, A.I. (1972): Towards a phenomenological theory of growth. *J. theor. Biol.* 35, 213-225.
236. Zucker, L. und Zucker, Th.F. (1942): A simple time weight relation observed in well nourished rats. *J. gen. Physiol.* 25, 445-463.