DEFINITION

Wachstumsfunktionen

Exponentialfunktion – Logistische Funktion – Gompertz-Funktion

Wachstum ist eine charakteristische Eigenschaft organischer Systeme. Beobachtet man die Anzahl der Individuen in einer Tier- oder Pflanzenpopulation, die Anzahl der Zellen in einer Zellkolonie, die Größe einer Gewebekultur, die Maße eines Organs oder die Masse eines Gesamtorganismus im Laufe der Zeit und stellt sie graphisch dar, erhält man experimentelle Wachstumskurven.

Der Versuch, experimentelle Wachstumskurven mathematisch zu beschreiben, führt auf Wachstumsfunktionen.

Wachstumsfunktionen sollen den Verlauf von beobachtbaren Zustandsvariablen während des Wachstums wiedergeben beziehungsweise sich durch geeignete zahlenmäßige Wahl der freien Parameter möglichst gut an experimentelle Wachstumskurven anpassen lassen.

Zur Ableitung geeigneter Funktionen geht man aus von dem Zuwachs $\triangle y$ der zustandsbeschreibenden Variable y in der Zeitspanne $\triangle t$. Der Quotient

$$\frac{\triangle y}{\triangle t}$$

stellt anschaulich, aber nur näherungsweise die Steigung der Wachstumskurve y(t) dar; mathematisch exakt wird sie bei einem gegen Null gehenden Zeitabschnitt durch den Differentialquotienten

$$\frac{dy}{dt} = \dot{y}$$

beschrieben. Er ist der mathematische Ausdruck für die absolute Wachstumsrate, beschreibt also die Zunahme der beobachteten Größe pro Zeiteinheit. Bezieht man die absolute Wachstumsrate auf die im jeweiligen Zeitpunkt vorhandene Population oder Masse, erhält man die mit α bezeichnete spezifische Wachstumsrate:

$$\frac{\dot{y}}{y} = \alpha$$

Eine konkrete Vorstellung oder Annahme über den Verlauf der spezifischen Wachstumsrate α führt zu einer Beziehung, in der die Funktion y mit ihrer Ableitung $\dot{y}$ verknüpft ist. Beide sind ebenso wie α zeitabhängig:

$$\dot{y}(t) = \alpha(t) \cdot y(t).$$

Gleichungen, bei denen die Funktion mit ihrer Ableitung verknüpft ist, werden als Differentialgleichungen bezeichnet und beschreiben – zunächst nur indirekt – den zeitlichen Verlauf von y(t), im vorliegenden Falle also die interessierenden Wachstumskurven.

Um die mit den experimentellen Daten erst vergleichbare Funktion y(t) selbst zu finden, muß die Differentialgleichung für die Wachstumsfunktion y(t) gelöst oder integriert werden. Dazu wird der Verlauf der spezifischen Wachstumsrate $\alpha(y)$ in expliziter Form benötigt.

Diese Annahme muß natürlich durch experimentelle Befunde gedeckt sein oder auf gesicherten biologischen Kenntnissen, zumindest auf sinnvollen Annahmen beruhen.

❶ Exponentialfunktion

Nimmt man als einfachsten Fall eine konstante spezifische Wachstumsrate

$$\alpha = \alpha_0^{\mathrm{I}} = \mathrm{const}$$

an, also eine absolute Zunahme von y, die immer ein fester Bruchteil des vorhandenen y ist, erhält man als Ergebnis die Differentialgleichung

$$\dot{y} = \alpha_0^{\mathrm{I}} \cdot y.$$

Ihre Lösung ist die allgemein bekannte Exponentialfunktion

$$y(t) = y_A \cdot e^{\alpha_0^{\mathrm{I}} t}$$

mit y_A als Anfangswert, also dem Wert der Wachstumsvariablen y zum Zeitpunkt t = 0. Eine konstante spezifische Wachstumsrate führt auf exponentielles Wachstum.

Exponentielles Wachstum wird nur in wenigen, sehr speziellen Fällen beobachtet, nämlich nur dann, wenn sich das Wachstum einer völligen Umgestaltung oder Neuordnung nähert und das Wachstum in der bisherigen Form abbricht. Das ist der Fall zum Beispiel bei der Metamorphose der Insekten oder bei dem pränatalen Wachstum. Hier wird durch die Metamorphose beziehungsweise die Geburt die organische Entwicklung unterbrochen. Das anschließende Wachstum verläuft unter anderen Bedingungen und muß als Neubeginn, nicht als Fortsetzung der vorhergehenden Wachstumsperiode angesehen werden.

Für jedes Problem läßt sich nachweisen, daß die Annahme eines exponentiellen Wachstums immer und meistens sehr schnell zur Katastrophe oder zu unsinnigen Konsequenzen führt. Keine reale und schon gar keine biologische Größe kann unbegrenzt wachsen („Die Bäume wachsen nicht in den Himmel").

Die Annahme eines konstanten α ist also keine mit der Wirklichkeit gut übereinstimmende Annahme.

❷ Logistische Funktion

In den meisten Fällen beobachtet man ein Wachstum, bei dem y sich immer langsamer einem Grenzwert nähert. Diese Tatsache muß in der Annahme über den Verlauf der spezifischen Wachstumsrate ihren Niederschlag finden. Die Wachstumsrate kann nicht konstant sein, sondern sie muß abnehmen. Nimmt man als nächst einfachsten Fall an, daß α linear von α_A bei $y = y_A$ auf 0 bei $y = y_E$ abnimmt, also

$$\alpha(y) = \alpha_0^{II} - \beta^{II} \cdot y$$

gewinnt man die Differentialgleichung

$$\dot{y} = y \cdot (\alpha_0^{II} - \beta^{II} \cdot y).$$

Dieser Ausdruck besagt in dieser Form, daß das absolute Wachstum $\dot{y}$ proportional ist zu y selbst, also zu der jeweils bereits vorhandenen Menge, aber auch zu $(\alpha_0^{II} - \beta^{II} \cdot y)$, und dies entspricht jeweils dem momentan noch vorhandenen Abstand bis zum Endwert y_E, der immer kleiner wird und damit auch den absoluten Zuwachs immer kleiner werden läßt. Multipliziert man die rechte Seite der Gleichung aus, erhält man die Beziehung in einer Form mit zwei Summanden,

$$\dot{y} = \alpha_0^{II}\, y - \beta^{II} \cdot y^2,$$

die folgende Deutung nahelegt: der erste Summand läßt y wachsen, der zweite wegen des negativen Vorzeichens y abnehmen. Wegen der quadratischen Abhängigkeit überwiegt für frühe Zeiten der Einfluß des ersten Summanden, für spätere Zeiten der zweite Summand.

Die Annahme des Wachstums in begrenzten Systemen zu späteren Zeiten läßt sich erklären als Hemmung durch Stoffwechselprodukte in dem endlichen System, wie es jede Zell- und Bakterienkultur, aber auch jeder Lebensraum, letztlich auch das globale System Erde – Mensch, ist. Alle realen Systeme sind in irgendeiner Weise begrenzt, sei es durch räumliche Einengung, sei es durch Mangel an Ressourcen.

Die absolute Wachstumsrate y kann auch als Differenz zwischen Stoffaufbau und Stoffabbau in dem System interpretiert werden, Wachstum also als Wechselwirkung zwischen anabolischen und katabolischen Vorgängen mit zeitlich verschiedenem Überwiegen.

Die Lösung der Differentialgleichung mit diesem Ansatz für die spezifische Wachstumsrate liefert die sogenannte logistische Funktion

$$y(t) = y_E \cdot \frac{1}{1 + A \cdot e^{-\alpha_0^{II} \cdot t}},$$

die in Abbildung 2, II graphisch dargestellt ist. Es handelt sich um eine s-förmige oder sigmoide Kurve, die für $t = 0$ bei dem positiven Wert y_A – nicht bei 0! – beginnt, zunächst nahezu exponentiell verläuft, dann eine Zeitlang etwa linear zunimmt, um sich schließlich immer langsamer dem Endwert y_E zu nähern. Die für einen bestimmten Fall zahlenmäßig angebbare konstante Größe A ergibt sich aus Anfangs- und Endwert, die wiederum durch α_0 und β beeinflußt werden. Sie kann für einen bestimmten Fall zahlenmäßig angegeben werden. Die Bezeichnung „logistische Kurve" wurde 1838 eingeführt, eine Begründung für den Namen ist nicht bekannt.

Durch die logistische Funktion können viele experimentelle Daten über Wachstumsprozesse ausreichend beschrieben werden; insbesondere bei pflanzlichem Wachstum lassen sich logistische Funktionen sehr gut an Meßwerte anpassen.

Versuche, auch Wachstumsdaten von Tieren mit Hilfe einer logistischen Funktion auszugleichen, waren weniger erfolgreich. Zwar zeigt tierisches Wachstum prinzipiell auch einen sigmoiden Verlauf, bei quantitativen Analysen stellt sich aber heraus, daß der Wendepunkt der symmetrischen logistischen Kurve, der bei dem halben Endwert von y_E liegt, nicht mit den experimentellen Befunden bei tierischem Wachstum übereinstimmt, wo der Übergang zu geringer werdendem Wachstum schon bei etwa einem Drittel des Endwertes beginnt.

❸ Gompertz-Funktion

Zur Berücksichtigung dieser Tatsache muß angenommen werden, daß die spezifische Wachstumsrate stärker als linear mit y abnimmt. Wie die Darstellung 1, III zeigt, genügt dieser Forderung ein logarithmischer Ansatz:

$$\alpha(y) = \alpha_0^{III} - \beta^{III} \cdot \ln y.$$

Die graphische Darstellung macht deutlich, daß die spezifische Wachstumsrate bei gleichem Anfangs- und Endwert immer geringer ist als bei dem linearen Ansatz, der zu der logistischen Funktion führte.

Die Differentialgleichung mit diesem Ansatz für die spezifische Wachstumsrate

$$\dot{y} = \alpha_0^{III} \cdot y - \beta^{III} \cdot \ln y \cdot y$$

führt auf eine Funktion folgender Art:

$$y(t) = y_E \cdot e^{B \cdot e^{-C \cdot \alpha_0^{III} \cdot t}}$$

also auf eine Exponentialfunktion mit einer Exponentialfunktion im Exponenten. Die Konstanten B und C ergeben sich für einen bestimmten Fall wieder aus dem Anfangs- und Endwert der Zustandsvariablen. Die Funktion wird als Gompertz-Funktion bezeichnet und verläuft qualitativ wie eine logistische Funktion; sie ist im Gegensatz zu dieser aber unsymmetrisch: Der Wendepunkt der Kurve wird schon bei 37 Prozent des Endwertes erreicht, das heißt: das Wachstum verlangsamt sich schon früher als bei der logistischen Funktion. Mit Hilfe der Gompertz-Funktion können tierische Wachstumsprozesse gut beschrieben werden. Ursprünglich wurde sie zur Beschreibung der Sterblichkeit in einer Population abgeleitet. Gompertz, englischer Versicherungs-Mathematiker von 1779 bis 1865, beschrieb und berechnete mit ihrer Hilfe die Sterblichkeit und das Risiko von Bevölkerungspopulationen. Der Unterschied zwischen Gompertz-Funktionen, die zur Beschreibung von Überlebensraten oder von Wachstumsprozessen dienen, liegt allein im Vorzeichen der Exponenten.

A. Habermehl

Literatur

Manuskript mit Literaturangaben beim Verfasser