KALA- JA RIISTARAPORTTEJA nro 114

Ilari Valta
Eero Niemelä

Taannehtivien pituuksien laskentamenetelmät

Esimerkkiaineistona Utsjoen 1-vuotiaat lohenpoikaset

Helsinki 1998

RIISTAN- JA KALANTUTKIMUS

KUVAILULEHTI

Julkaisija

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos

Julkaisuaika

Maaliskuu 1998

Tekijä(t)

Ilari Valta ja Eero Niemelä

Julkaisun nimi

Taannehtivien pituuksien laskentamenetelmät – esimerkkiaineistona Utsjoen 1-vuotiaat lohenpoikaset

Julkaisun laji

Raportti

Toimeksiantaja

Toimeksiantopäivämäärä

Projektin nimi ja numero

Tiivistelmä

Kalojen pituuskasvua voi arvioida esim. suomujen tai luiden lisäkasvun avulla. Tältä pohjalta on kehitetty erilaisia laskentakaavoja kalan aiemman pituuskasvun selvittämiseksi. Useimmiten taannehtivaa pituuden laskemista käytetään kokonaisille ryhmälle kaloja, ei yksittäiselle kalalle. Saadut taannehtivat pituudet edustavat ainoastaan sitä populaation osaa, joka jää henkiin ja täten osa yksilöistä karsiutuu tarkastelusta pois, mikä saattaa vinouttaa tuloksia. Taannehtivien pituuksien määrittämiseksi ja virheiden vähentämiseksi on tärkeätä, että havaintoaineiston kalojen pituudet on huolella mitattu ja ikämääritykset on tehty oikein eri-kokoisista ja eri-ikäisistä kaloista. Nykyään yleisimmin käytetty taannehtivien pituuksien lineaarinen laskentamenetelmä on Fraser-Leen yhtälö ja ei-lineaarinen menetelmä Monastyrskyn yhtälö. Tässä tutkimuksessa pohdittiin taannehtivien pituuksien laskennassa käytettyjä menetelmiä ja niiden käytöstä aiheutuvia virheitä. Aineistoksi valittiin Utsjoesta ennen kasvukauden alkua huhtikuussa pyydystetyt 1-vuotiaat lohenpoikaset, joiden pituuteen verrattiin myöhemmin samana kesänä eri ajankohtina pyydystettyjen 1+-vuotiaiden viidellä eri menetelmällä laskettuja taannehtivia pituuksia. Lean menetelmä oli huonoin antaen taannehtiville pituuksille tilastollisesti poikkeavat arvot. Parhaimman tuloksen antoi 2. asteen polynomisovitteen käyttäminen ja Fraser-Leen menetelmäkin poikkesi vain yhtenä kesän ajankohtana.

Asiasanat

Taannehtivat pituudet, lohi, suomumittaus

Sarjan nimi ja numero

Kala- ja riistaraportteja 114

ISBN

951-776-154-6

ISSN

1238-3325

Sivumäärä

16 s. + liitteet 3 s.

Kieli

Suomi

Hinta

Luottamuksellisuus

julkinen

Jakelu

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Tenojoen Kalantutkimusasema
99980 Utsjoki

Puh. 0205 751 760 Fax: 0205 751 769

Kustantaja

Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos
Pukinmäenaukio 4, PL 6
00721 Helsinki

Puh. 0205 751 511 Fax: 0205 751 201

Sisältö

1. JOHDANTO 1

2. TAANNEHTIVIEN PITUUKSIEN LASKENTAMENETELMIÄ 2

2.1. MERKINTÖJÄ 2
2.2. LINEAARISIA MENETELMIÄ 2
2.2.1. Lea *2*
2.2.2. Fraser ja Lee *2*
2.2.3. Muut lineaariset menetelmät *4*
2.3. EPÄLINEAARISIA MENETELMIÄ 5
2.3.1. Monastyrsky *5*
2.3.2. Fry *6*
2.3.3. Polynomisovitteet *6*
2.3.4. Paloittain määritellyt funktiot *7*

3. MENETELMISTÄ YLEENSÄ 8

3.1. YHTEISIÄ OLETUKSIA 8
3.2. REGRESSION ROOLISTA LASKENNASSA 8
3.2.1. Mitä regressio tekee *8*
3.2.2. Mitä regressio ei tee *9*
3.2.3. Vaihtoehtoja regression käytölle *9*
3.3. BIOLOGIAA VAI MATEMATIIKKAA 9

4. ESIMERKKI: 1-VUOTIAIDEN LOHENPOIKASTEN KESÄN AIKAINEN KASVU 11

4.1. AINEISTO JA MENETELMÄT 11
4.2. TULOKSET 11
4.3. TULOSTEN ARVIOINTI 12

5. LOPUKSI 13

1. Johdanto

Useat tutkijat esittivät tämän vuosisadan alkupuolella, että kalan ja sen suomujen kasvun voisi yhdistää. Näin yksilöiden kasvuhistoria saataisiin selville niiden suomuista. Ensimmäisenä taannehtivien pituuksien laskentakaavan esitti norjalainen Einar Lea, joka käytti sitä tutkiessaan sillejä (*Clupea harengus*) (Hile 1970).

Taannehtivia pituuksia käyttämällä pyritään saamaan sellaista tietoa kalojen koosta ja kasvusta, jota ei muuten saataisi. Taannehtivia pituuksia voidaan laskea kokonaiselle ryhmälle kaloja, joiden kasvuhistoriaa ei tarvitse tuntea eikä yleensä tunnetakaan. Niitä voidaan laskea myös kaloille joiden kasvusta jo tiedetään jotakin, mutta tämä on paljon harvinaisempaa.

Menetelmien kehittämiseen ja pohtimiseen on Lean jälkeen käytetty paljon työtä, ja suomujen sijasta on mitattu myös otoliittejä, operculumeita sekä muita kalan osia, joihin jää kasvumerkkejä. Taannehtivia pituuksia on käytetty mm. sukupuolten välisiin vertailuihin, kohorttivertailuihin ja saman lajin eri populaatioiden vertaamiseen. Aina ei ole kuitenkaan kunnolla perehdytty asiaan eikä ymmärretty, mitä kaikkea on tehty ja minkä takia (Francis 1990).

Taannehtivien pituuksien laskemisessa ja saatujen tulosten käyttämisessä on useita ongelmakohtia. Tutkimustekniset ongelmat liittyvät kunnollisen ja käyttökelpoisen aineiston keräämiseen. Joillakin kalalajeilla jo kalojen ikien määrittäminen suomuista tai otoliiteistä voi olla varsin epävarmaa (Raitaniemi 1997). Jos jo kalojen ikämääritys epäonnistuu, niin lasketuilla taannehtivilla pituuksilla on luonnollisesti hyvin vähän arvoa. Kasvumerkkien välille mitattujen etäisyyksien tulee tietenkin olla tarkkoja ja keskenään vertailukelpoisia kuten myös mitattujen pyyntipituuksien. Epätarkka tai muuten laskentaan soveltumaton data aiheuttaa tarpeettomia ongelmia ja vääristää tuloksia ja laskee tätä kautta tutkimusten arvoa (Regier 1962; Pierce ym. 1996).

Aineistoon sopivan menetelmän valinta on tärkeää. Tavallisesti tätä puolta ei ole kuitenkaan paljon mietitty, vaan on valittu joku yleisesti käytetty menetelmä. Tällöin luotetaan ensiksikin siihen, että entiset menetelmät ovat parhaat mahdolliset, ja toiseksi että oma aineisto on vastaava kuin aikaisemmissa tutkimuksissa. Kysymys itsessään on se, onko kaikille aineistoille ylipäätään olemassa käypää menetelmää. Yksittäiselle kalalle voidaan aina määritellä funktio, joka kuvaa pituuskasvun ja suomun kasvun välisen yhteyden kehitystä, mutta ei ole itsestään selvää voidaanko näin tehdä kokonaiselle ryhmälle kaloja. Se on kuitenkin välttämätöntä laskentakaavan aikaansaamiseksi (Jones 1958).

Koska taannehtivat pituudet ovat vain arvioita oikeista pituuksista, niin tulosten käsitteleminen tarkkoina lukuina empiiristen mittausten tapaan voi johtaa harhaan. Virherajat pitäisi jollakin tavalla pyrkiä määrittämään, vaikka käyttämällä kahta eri menetelmää ja vertaamalla eroja (Francis 1990). Toinen ongelma on se, mille populaatiolle taannehtivat pituudet teoriassa ja käytännössä lasketaan. Mitattavat kalat edustavat ainoastaan henkiinjääneitä, eivät kaikkia aikanaan elossa olleita yksilöitä, niin ollen taannehtiva otos voi olla vinoutunut (Ricker 1969; Ward ym. 1989).

Tässä julkaisussa esitellään ensin yleisesti taannehtivien pituuksien laskentamenetelmät ja käydään läpi niitä käytettäessä välttämättä tehtävät oletukset. Esimerkkiaineistona on käytetty Atlantin lohen jokipoikasia, joiden ikämääritys on tehty suomuista.

2. Taannehtivien pituuksien laskentamenetelmiä

2.1. Merkintöjä

Seuraavassa puhutaan selvyyden vuoksi koko ajan suomuista. Samoja menetelmiä käytetään vastaavalla tavalla otoliitteihin tai muihin kalan osiin, joihin jää merkkejä kasvusta.

Olkoon P kalan pituus ja S suomun säde (mitattuna jollakin yksikäsitteisellä tavalla), P_c kalan pituus pyyntihetkellä ja S_c vastaava suomun säde, ja P_i taannehtiva pituus ajanhetkellä i, jolloin suomuun on syntynyt kasvumerkki, jonka etäisyys fokuksesta on S_i. S_i on siis suomun oletettu säde ajanhetkellä i (Kuva 1).

2.2. Lineaarisia menetelmiä

2.2.1. Lea

Vanhin ja yksinkertaisin menetelmä on Lean 1909 käyttämä. Siinä ensimmäistä kertaa yhdistettiin toisiinsa kalan pituuskasvu ja sen suomujen kasvu. Tämä tehtiin yksinkertaisimmalla mahdollisella tavalla: Pituuden ja suomun koon suhteen oletetaan säilyvän koko ajan vakiona, so. suomu kasvaa samaa tahtia kuin kalakin. Laskentakaava on seuraava:

$$P_i = (S_i / S_c) P_c . \qquad (1)$$

Menetelmä tunnetaan yleisesti nimellä Dahl-Lea. Nimi tulee Knut Dahlin ja Einar Lean sukunimistä. Dahl käytti Lean kaavaa (1) laskiessaan taannehtivia pituuksia lohille (*Salmo salar*) (Hile 1970).

Pian ilmeni, että oletettu pituuden ja suomun koon välinen vakiosuhde ei kaikilla aineistoilla ja kaikilla kalalajeilla vastaa tosiasioita. Tällöin kaavan (1) käyttö antaa epäluotettavia tuloksia (Duncan 1980), ja muita menetelmiä tarvitaan.

2.2.2. Fraser ja Lee

Fraser käytti ensimmäisenä parametrejä laskentakaavassa ja aineistoa niiden määräämiseen tutkiessaan 1916 kuningaslohia (*Oncorhynchus tshawytscha*). Menettely on monivaiheinen ja samaa perusajatusta on sittemmin sovellettu muissakin menetelmissä.

1. Valitaan laskennassa käytettävä funktio (suora tai jokin käyrä).

2. Sovitetaan valittu funktiotyyppi mahdollisimman hyvin aineistoon (usein lineaarisen tai epälineaarisen regression avulla).

3. Poimitaan sovitetusta funktiosta laskentakaavassa oleville parametreille arvot.

4. Lasketaan taannehtivat pituudet.

Fraserin käyttämä kaava oli

$$P_i = a + b\,S_i\,, \tag{2}$$

missä a ja b ovat aineistoon sovitetun suoran parametrit (a on suoran ja P-akselin leikkauspisteen P-koordinaatti ja b suoran kulmakerroin). Tämäntapainen sovite tehdään yleensä regression avulla.

Kaavan (2) järkevä käyttö edellyttää kaikkien suomu-pituus -havaintoparien sijaitsevan hyvin tarkasti samalla suoralla SP-koordinaatistossa. Kaikki mitatut suomut oletetaan suhteellisesti yhtä suuriksi. Tämä asettaa suuria vaatimuksia aineiston keräämiselle.

Lee esitti 1920 oman ratkaisumallinsa, jossa suomun koolla ei ole merkitystä vaan ainoastaan siinä olevien kasvumerkkien keskinäisellä suhteella. (Menetelmää kutsutaan nykyisin yleisesti Fraserin-Leen yhtälöksi.) Leen kaava on

$$P_i = a + (\,S_i / S_c\,)\,(\,P_c - a\,)\,, \tag{3}$$

missä a on kaavan (3) antamien suorien P-akselilla olevan leikkauspisteen P-koordinaatti.

Kaavassa (3) pituuden ja suomunkoon suhde ei ole enää vakio, kuten Lean kaavassa (1). Mutta sen muutos on: Pituuden lisäys jaettuna lisäyksellä suomunkasvussa vastaavana aikana säilyy vakiona. Jos yhtälöä lähdetään määräämään tästä oletuksesta, päädytään yhtälöryhmään, jossa on yksi tuntematon liikaa, että sen voisi ratkaista. Tarvitaan siis lisäoletus. Lee oletti, että kaikilla suorilla on yhteinen leikkauspiste P-akselilla (piste (0,a) SP-koordinaatistossa).

Parametrin a määrääminen kaavaan (3) on ollut taannehtivien pituuksien historian suosituimpia aiheita. Lee itse halusi antaa sille biologisen sisällön. Parametri a edustaisi sitä kalan pituutta, jossa suomu alkaa muodostua. Tätä näkemystä on hyvällä syyllä vastustettu. Ensinnäkään ei ole selvää, että suomut alkavat muodostua yhtaikaa edes yhdellä kalalla, puhumattakaan kokonaisesta ryhmästä kaloja (Huntsman 1918). Toisekseen suomujen täytyy kasvaa alkuvaiheessa suhteessa nopeammin kuin myöhemmin, koska myöhemmin ne ovat osittain limittäin, mitä ne eivät alussa ole (Jones 1958). Suhteen kehitys ei siis voine olla ainakaan aivan alussa lineaarinen.

Nykyisin on vakiintunut tapa määrätä parametri a seuraavasti. Se on regressiosuoran ja P-akselin leikkauspisteen P-koordinaatti, kun P on selitettävä ja S selittävä muuttuja lineaarista regressiota laskettaessa,

$$P = a + b\,S, \tag{4}$$

ja a ja b ovat regressiosuoraa sovitettaessa saadut estimaatit. Tällöin a on sama kuin Fraserin kaavassa (2).

Se miksi regressiota käytetään juuri näin päin johtunee siitä, että taannehtivat pituudet lasketaan suomumittauksista. Tällöin on tuntunut luontevalta käyttää regressiota ikään kuin samalla tavalla. Tämä on kuitenkin hivenen harhaanjohtavaa. Ensinnäkin regression tällainen käyttö olettaa, että suomun koko jotenkin selittää kalan pituutta. Tämä tuntuu omituiselta. Toiseksi on - aivan oikein - huomautettu regressiosuoran kytkevän selittävän ja selitettävän muuttujan toisiinsa kahden parametrin avulla, joista toinen on valittu jotensakin mielivaltaisesti kelvolliseksi laskentaan ja toinen kokonaan hylätty (Duncan 1980). Molempien parametrien käyttö merkitsisi kuitenkin paluuta kaavaan (2). Tällaisia ratkaisuja on tosin tehty, silloinkin kun pituus ja suomun koko liitetään toisiinsa muuten kuin kaavassa (4). Näissä menetelmissä on se heikko puoli, että suomun kokoa ei huomioida mitenkään. Näin hukataan informaatiota (Francis 1990).

Normaalimenettelystä poiketen regression voisi laskea toisinkin päin, jolloin S selitetään P:n avulla. Tällöin valittaisiin kaavasta

$$S = c + d\,P, \tag{5}$$

parametri c parametrin a tilalle.(c ja d ovat regressiosuoraa sovitettaessa saadut estimaatit).

Reaalitilannetta ajatellen tämä tuntuu kenties järkevämmältä. Tosin kalan kasvu ei sinänsä aiheuta suomujen kasvua vaan molemmat johtuvat muista tekijöistä, joten malli ei oikeastaan ole sen paremmin perusteltu. Lisäksi edellä mainitut ongelmat koskevat tätäkin tapaa.

On myös esitetty geometrisen keskiarvon käyttöä regression laskemisessa (Ricker 1973, 1992). Tämä - samoin kuin kaavan (4) antaman parametrin käyttö - on kuitenkin teoreettisesti harhainen menettely, jos aineistosta puuttuvat pienimmät ja/tai suurimmat kalat. Käytännössä aineisto on usein tällainen. Ainoastaan kaavan (5) antama parametri on tässä mielessä harhaton (Francis 1990).

Käytettiin regressiota miten hyvänsä parametri a saattaa saada sellaisia arvoja, että lasketut taannehtivat pituudet ovat etenkin ekstrapoloitaessa ilmeisen järjettömiä. Tämän takia on joskus käytetty tai suositeltu käytettäväksi muista aineistoista laskettuja parametrejä tai jonkinlaisia vakioarvoja (Carlander 1981, 1982). Leen alkuperäinen ajatus parametrin a merkityksestä ja siis jotenkin ymmärrettävän tuntuisesta arvosta on varmasti vaikuttanut tällaiseen ajattelutapaan. Joskus koko kysymykseen on suhtauduttu huolettomasti ja pidetty parametriä a pelkkänä vakiona, joka saa yhtälön toimimaan (Duncan 1980).

Toisaalta parametrin a laskemistapa vaikuttaa hyvin vähän tuloksiin, jos aineisto on huolellisesti kerätty, tarkasti mitattu ja suomu-pituus -suhteen kehitys on todella lineaarinen (Pierce ym. 1996). Tuntuukin siltä, että jos regression käyttötapa vaikuttaa merkittävästi tuloksiin, niin kaavan (3) käyttö ja yleensäkin ajatus minkäänlaisen suoran sovittamisesta aineistoon tulisi hylätä.

2.2.3. Muut lineaariset menetelmät

Laskentakaavan antamat suorat voivat leikata muuallakin kuin P-akselilla. Tällöin tosin suomun koko vaikuttaa jonkin verran tuloksiin. Jos esimerkiksi suorat leikkaavat toisensa S-akselilla ja parametrit haetaan sovittamalla aineistoon regressiosuora P selitettävänä ja S selittävänä muuttujana, saadaan yhtälö

$$P_i = [(a + b S_i) / (a + b S_c)] P_c , \qquad (6)$$

missä a ja b ovat samat kuin kaavassa (4). Tämä yhtälö on ns. 'body proportional hypothesis'in, BPH, mukainen (Pierce ym. 1996).

Teoriassa kaikki suorat voisivat olla myös samansuuntaisia. Silloin niillä olisi sama kulmakerroin, joka voitaisiin hakea regression avulla esimerkiksi kaavasta (4) tai (5). Tällaisia ratkaisuja ei ole suosittu.

2.3. Epälineaarisia menetelmiä

2.3.1. Monastyrsky

Ehkä käytetyin epälineaarinen menetelmä on Monastyrskyn 1930 esittämä. Se on soveltuvin tapaukseen, jossa pituuden ja suomun koon suhteen kehitys on selvästi epälineaarinen, lähinnä loivasti kaareutuva. Menettely on itse asiassa tyypillinen logaritmien avulla tehty aineiston linearisoiminen. Lyhyesti selostettuna menetelmä on seuraava.

Lasketaan pituuksien ja suomun säteiden logaritmit. Näiden tulisi nyt ideaalitapauksessa sijaita jotakuinkin samalla suoralla log(S)log(P)-koordinaatistossa. Sovitetaan lineaarisen regression avulla logaritmiaineistoon suora, log(P) selitettävänä ja log(S) selittävänä muuttujana. Toisin kuin Leen menetelmässä poimitaan nyt saadun regressiosuoran kulmakerroin. Tällöin kaikki pituuden ja suomun koon logaritmien välisen suhteen kehitystä kuvaavat suorat oletetaan samansuuntaisiksi. Kun siirrytään logaritmeista takaisin reaalimaailmaan, suorat vääntyvät kimpuksi käyriä, jotka kaikki kaareutuvat origoon. Nämä käyrät edustavat nyt pituuden ja suomun koon suhteen kehitystä kullekin kalalle.

Näin aikaansaatu kaava on

$$P_i = (S_i / S_c)^w P_c , \qquad (7)$$

missä w on siis logaritmimuunnettuun aineistoon sovitetun regressiosuoran kulmakerroin. Parametrin w voi laskea myös suoraan epälineaarisen regression avulla kaavasta (8). Tulos ei eroa - tai ei ainakaan saisi erota - merkittävästi. Halutessaan muuttujien P ja S roolin voi jälleen vaihtaa regressiota laskettaessa. Taas olisi hyvä, jos parametrin w arvo ei riippuisi kovin paljon regression käyttötavasta.

Monastyrskyn menetelmän takana oleva oletus pituuden ja suomun koon suhteen kehityksestä on

$$P = v S^w . \qquad (8)$$

Kaavalle (8) on vaikea antaa biologista totuusarvoa. Se on vain funktio, jonka sopivilla parametrin arvoilla toivotaan sopivan riittävän hyvin tietyntyyppisiin aineistoihin.

2.3.2. Fry

Koska Monastyrskyn kaavan (7) antamat käyrät kaikki kohtaavat origossa, tarkoittaa se sitä, että aivan kuten Lean kaavassa (1) hyvin varhaiseen kohtaan lasketut taannehtivat pituudet ovat hyvin pieniä. Koska tämä sotii biologisia tosiasioita vastaan - suomunkasvu alkaa yleensä vasta jonkun kokoisilla kaloilla - esitti Fry 1943 korjauksena asiaan entistä parametrisoidumman käsityksen pituuden ja suomun koon suhteen kehityksestä,

$$P = u + v\,S^{w}. \tag{9}$$

Geometrisesti tämä tarkoittaa käyrien leikkauspisteen siirtämistä pois origosta. Analogisesti muutos vastaa siirtymistä Lean kaavasta (1) muihin lineaarisiin menetelmiin. Ja aivan samoin nytkin seuraa tilanne, jossa tarvitaan lisäoletuksia, jotta aikaiseksi saadaan laskentakaava. Fry ratkaisi ongelman kokeilemalla sarjaa parametrin u arvoja saavuttakseen tilanteen, jossa havaintoparit (log(S),log(P-u)) muodostaisivat mahdollisimman lineaarisen ryhmän koordinaatistoon. Luultavasti menettelyn ilmeisen monimutkaisuuden vuoksi menetelmää tai vastaavia menetelmiä ei ole kovin paljon käytetty.

2.3.3. Polynomisovitteet

Sherriff 1992 oli ensimmäinen, joka käytti polynomia kuvaaman - sillin (*Clupea harengus*) - pituuden ja suomun koon suhteen kehitystä,

$$P = a + b\,S + c\,S^{2}. \tag{10}$$

Myöhemmin on kehitelty korkeampiasteisiakin polynomeja ja niitä on jonkin verran käytettykin (Hile 1970; Francis 1990), mutta oikeastaan yllättävän vähän. Ehkä syynä on niiden ilmeinen aineistoonsovittautumiskyky. Matematiikan teorian mukaan jatkuvaa ja derivoituvaa funktiota voi aina approksimoida halutun tarkasti tarpeeksi korkea-asteisella polynomilla. Polynomia käytettäessä avoimesti myönnetään, että ei yritetäkään löytää todellista, biologista syy-yhteyttä pituuden ja suomun koon kehityksen välille, vaan tyydytään etsimään funktiota, joka mahdollisimman hyvin sopii tutkittavaan aineistoon.

Vaikka polynomin käyttö on luontevin yleistys lineaarisista epälineaarisiin malleihin - suoran yhtälö on 1. asteen polynomi - niiden käytössä on kaksi ongelmaa. Ensiksikin niiden käyttäytymisestä havaintoaineiston ulkopuolella ei ole takeita. Tämä pätee tietysti kaikkiin malleihin, mutta etenkin korkea-asteiset polynomit ovat kykeneviä jyrkkiin vaihteluihin. Ekstrapolaatiot ovat sitä riskialttiimpia mitä korkeampaa astelukua olevaa polynomia käytetään. Vähätermisiä polynomeja kannattaa siis suosia. Toiseksi aineiston olisi hyvä sijoittua SP-koordinaatistossa samalle käyrälle eikä muodostaa hajontakuviota. Tämäkin tosin pätee aina.

Polynomisovitteille voidaan kehittää laskukaavoja monella eri tavalla. Kun esimerkiksi P lausutaan S:n avulla muodossa

$$P = k_0 + k_1 S + k_2 S^2 + \ldots + k_n S^n \tag{11}$$

n. asteen polynomikehitelmänä, niin estimoitaessa kertoimet k_0 , k_1 , k_2 ,..., k_n epälineaarisen regression avulla P selitettävänä ja S selittävänä muuttujana saadaan laskentakaava:

$$P_i = [(k_0 + k_1 S_i + k_2 S_i^2 + ... + k_n S_i^n)/(k_0 + k_1 S_c + k_2 S_c^2 + ... + k_n S_c^n)]P_c \tag{12}$$

Tämä on yleistys kaavasta (6).

2.3.4. Paloittain määritellyt funktiot

Yhtä askelta pidemmälle funktion sovittamisessa aineistoon meni Carlander määrittelemällä 1950 kelta-ahvenelle (*Perca flavescens*) pituuden ja suomun koon välisen suhteen kehityksen kahden eri yhtälön avulla, toista käytettiin välillä 50-150 mm, toista välin ulkopuolella. Ajatus tuntuu oudolta. Paloittain määrittelemällä saadaan aina aikaiseksi funktio, joka sopii aineistoon, ja josta voidaan sitten poimia parametreille arvoja. Mutta ovatko saadut taannehtivat pituudet keskenään vertailukelpoisia saati sitten luotettavia, on eri asia. Menettelyä ei voi suositella (Hile 1970).

3. Menetelmistä yleensä

3.1. Yhteisiä oletuksia

Jotta taannehtivien pituuksien laskennassa olisi järkeä, täytyy välttämättä olettaa muutama asia.

Kasvun ja kasvumerkkien välinen yhteys on sama kaikille tutkituille kaloille, etenkin vertailtaville ryhmille keskimäärin. Tämä on hyvin luonnollinen ja välttämätön oletus. Kuitenkin tiedetään, että useilla lajeilla hitaammin kasvavilla kaloilla otoliitit kehittyvät suhteellisesti nopeammin kuin nopeasti kasvavilla (Campana 1990; Wright ym. 1990). Lisäksi tiedetään, että taannehtivia pituuksia määritettäessä saatetaan saada erilaisia tuloksia siitä riippuen miten mittaukset tehdään suomuista, tai mistä kalan osista kasvumerkkejä katsotaan (Casselman 1990).

Kasvun ja kasvumerkkien välinen yhteys on sellainen, että se voidaan kuvata riittävän tarkasti jollakin riittävän yksinkertaisella funktiolla. Esimerkiksi mahdollinen kausivaihtelun vaikutus taannehtiviin pituuksiin pitäisi tutkia nykyistä paremmin (Francis 1990).

Aineisto on niin kattava, että oikea laskentakaava voidaan löytää sen perusteella (tai tiedetään a priori miten taannehtivat pituudet tulee laskea). Pienen tai huonosti kerätyn aineiston perusteella määritetyt laskentakaavan parametrit voivat olla ilmeisen omituisia (Regier 1962). Joissain tapauksissa saadaan järkevämpiä tuloksia jopa toisesta mutta paremmin kerätystä aineistoista laskettuja parametrejä käytettäessä (Carlander 1982).

Aineisto on huolellisesti kerätty, mittaukset oikeita ja tarkkoja. Kun aineisto on kerätty kunnolla ja mittaukset tehty tarkasti, nähdään onko pituuden ja suomun koon suhteen kehitys lineaarinen vai ei, ja turhat erot eri menetelmien antamissa tuloksissa poistuvat (Pierce ym. 1996).

3.2. Regression roolista laskennassa

3.2.1. Mitä regressio tekee

Regressiota käytetään ilmaisemaan (yhden tai useamman) selittävän muuttujan vaikutusta toiseen, selitettävään muuttujaan. Selittävää muuttujaa sanotaan myös riippumattomaksi muuttujaksi ja selitettävää riippuvaksi. Regressio voi olla joko lineaarista tai epälineaarista. Molemmissa tapauksissa oletetaan kun riippuvuus on täydellistä, että on olemassa jotkin vakiot, joiden avulla kaikki riippuvan muuttujan saamat arvot voidaan esittää lausekkeena, jossa esiintyvät em. vakiot sekä vastaavat riippumattoman muuttujan arvot. Tällöin regressiokäyrä - lineaarisessa tapauksessa suora - kulkee kaikkien näiden havaintojen kautta, kun ne sijoitetaan koordinaatistoon. Käytännössä riippuvuus ei koskaan ole aivan täydellistä. Sen takia regressiokäyrän parametreille joudutaan laskemaan estimaatit. Tämä pyritään tekemään siten, että regressiokäyrä sopii mahdollisimman hyvin käytettyyn aineistoon. Yleisimmin tähän käytetään pienimmän neliösumman menetelmää.

3.2.2. Mitä regressio ei tee

Regression avulla voidaan estimoida parhaat mahdolliset parametrit sille funktiolle, jota aineistoon sovitetaan. Tämä ei tietenkään takaa, että sovitettava funktio on oikea. Esimerkiksi selvästi epälineaariseen aineistoon ei yksikään suora oikein sovi. Lisäksi regressiokäyrää sovitettaessa otetaan huomioon vain käytettävissä oleva aineisto. Taannehtiville pituuksille tämä merkitsee, ettei mikään takaa tulosten järkevyyttä, jos taannehtivia pituuksia lasketaan varhaisempaan ajankohtaan kuin mistä on havaintoja.

Regressiota käytettäessä oletetaan aineiston kaikkien kalojen pituuden ja suomun koon välisen suhteen kehittyneen samalla tavalla. Tämä on välttämätön oletus ylipäätään taannehtivien pituuksien laskemisessa, mutta tietokoneen käytön helppouden ja parametrien automaattisen laskennan ei saisi antaa hämätä. Regressioon perustuvan menetelmän käyttö takaa sen, että tämän oletuksen on oltava tosi, ei sitä että se on tosi.

3.2.3. Vaihtoehtoja regression käytölle

Valitun laskentakaavan parametrien määräämiseen ei tietenkään ole pakko käyttää regressiota. Ennen tietokoneiden aikakautta on aineistoon joskus sovitettu funktioita silmämääräisestikin. Nykyisin tapa on jäänyt syystäkin käytöstä.

Vakavammin pohdittava vaihtoehto regressiolle on parametrien määrääminen biologisen tietämyksen nojalla. Tämä ei sovi kaikille laskentakaavoille, koska silloin malli kokonaisuudessaan olisi väite pituuden ja suomun koon kehityksestä ja kaikilla termeillä tulisi olla yhtälailla selvä tosipohjainen merkitys. Käytännössä kyseeseen tuleekin lähinnä Leen kaava (3).

Voidaan myös käyttää - ja on käytetty - toisista aineistoista laskettuja parametrin arvoja. Tällainen jotenkin puolinainen ajattelutapa ei liene paras mahdollinen.

3.3. Biologiaa vai matematiikkaa

Tutkijoiden on ollut ilmeisen vaikea valita ovatko heidän käyttämänsä taannehtivien pituuksien laskentamenetelmät pelkkiä lukuja tuottavia kaavoja vai kätkeytyykö niihin jokin biologinen totuus. Tähän on historialliset syynsä. Sekä Lea että Lee olettivat kaavojensa kertovan - ainakin likimain - reaalisen pituuskasvun ja suomunkasvun välisen yhteyden. Vaikka tätä näkemystä on myöhemmin pontevastikin vastustettu, niin kokonaan siihen liittyvästä ajattelutatavasta ei ole päästy irti.

Tähän liittyy joukko muitakin syitä. Oman menetelmän keksiminen vaatisi sen perustelemista. On helpompaa käyttää toisten valmiiksi kehittämiä menetelmiä, siksi Leen kaava (3) on yhä ylivoimaisesti käytetyin. Lisäksi kaikki tutkijat eivät ilmeisesti ole täysin ymmärtäneet - tai edes viitsineet yrittää ymmärtää - käytettyjä matemaattisia kaavoja ja menetelmiä, vaan ovat vakuuttaneet itselleen ja muille kaiken olevan kunnossa sillä perusteella, että ennenkin on menetelty samoin, tai ainakin vastaavalla tavalla. Tätä on pidetty jopa hyvänä syynä käyttää samoja menetelmiä edelleenkin (Carlander 1981). Niinpä käytetyimmät menetelmät ovat vuosikymmeniä vanhoja. Ikä sinänsä ei ole rasite, mutta tietyt menettelyt ovat jääneet vallitseviksi lähinnnä satunnaisten ja toisarvoisten syiden perusteella.

Niinpä on päädytty tilanteeseen, jossa käytetty laskentakaava saatetaan valita miettimättä ja samalla siihen kätkeytyvä oletus pituuden ja suomun koon yhteydestä hyväksytään vastalauseitta. Kuitenkin parametrien määrääminen jätetään usein mielivaltaisesti käytetyn tilastomatematiikan osalle. Menettely vaikuttaa tieteellisen kuorrutuksen hakemiselta.

Yleensä lineaariset menetelmät mielletään biologisemmiksi (siis tosiasiallista tilannetta vastaaviksi) ja epälineaariset matemaattisemmiksi (siis puhtaiksi tilapäissovitteiksi johonkin aineistoon), tosin poikkeuksiakin on. Eivätkä kaikki totutut mielteet ole aina totuudenmukaisia. Lea (1) on selvästi biologispohjainen menetelmä, samoin Leen (3) ajattelutapa. Lähes samaan johtaa muista aineistosta lasketun vakioparametrin käyttö Leen kaavassa (3). Regression käyttö aineistoon itseensä tekee menetelmästä periaatteessa suoran sovittamisen, mutta käytännössä tutkijat ovat murheissaan, jos saatu parametri poikkeaa Leen alkuperäisestä ajatuksesta. Muut lineaariset menetelmät ovat selvemmin puhtaita tilapäissovitteita. Epälineaarista menetelmistä ovat asiallisesti ottaen kaikki pelkkiä matemaattisen sovitteen hakemisia. Kuitenkin Monastyrskyä (7) on pidetty jotenkin biologisperäisenä ja siis reaalitilannetta vastaavana (Hile 1970). Käytännössä suurin ero esimerkiksi 2.asteen polynomiin on kuitenkin vain selvästi huonompi approksimaatiokyky.

Menetelmiä voi tietysti luokitella muutenkin, mutta yleensä osa menetelmistä ei sovi mahdollisiin teoreettisperäisiin luokitteluihin. Yleisiä teoreettisia ominaisuuksia ei menetelmille ole pahemmin haettu. Tähän ei ole syytäkään, koska pituuskasvun ja suomunkasvun välistä yhteyttä ei ole tarkemmin tutkittu.

4. Esimerkki: 1-vuotiaiden lohenpoikasten kesän aikainen kasvu

4.1. Aineisto ja menetelmät

Tutkimuksessa vertaillaan viittä eri taannehtivien pituuksien laskentamenetelmää: Lea (1), Lee (3) tavanomaisella regressiolla, kaavan (6) antama suora, Monastyrsky (7) ja kaava (12), kun n = 2. Lean kaava (1) on valittu mukaan vanhimpana ja perusmenetelmänä, Leen kaava (3) tähän asti suosituimpana lineaarisena ja Monastyrskyn kaava (7) suosituimpana epälineaarisena menetelmänä. Kaavat (6) ja (12) edustavat eriasteisia polynomisovituksia; kaava (6) on erikoistapaus kaavasta (12).

Em. viidellä menetelmällä on laskettu taannehtivat pituudet 1+-vuotiaille lohenpoikasille kuutena eri ajankohtana kesänä 1991 ja verrattu niitä 1-vuotiaiden havaittuihin pituuksiin keväällä 1991 ennen kasvukauden alkua.

Lohenpoikaset pyydystettiin sähkökalastamalla Utsjoesta vuonna 1991. Sähkökalastukset tehtiin kymmenenä ajankohtana huhtikuusta lokakuuhun, joka kerta samasta paikasta Mantokosken alaosasta. Ensimmäinen kalastus oli huhtikuun lopulla, muut parin viikon välein kesäkuun puolesta välistä alkaen. Yhteensä saatiin 773 lohenpoikasta, joiden pituus mitattiin leuan kärjestä pisimpien pyrstöruotojen kärkeen 1 mm:n tarkkuudella, ja joista otettiin suomunäyte kylkiviivan ja rasvaevän väliseltä alueelta eli ns. normaalisuomuja (Eloranta 1975). Kalojen ikä määritettiin suomuista mikrofilmin lukulaitteen avulla ja taannehtivaa pituuden laskemista varten mitattiin etäisyydet suomun fokuksesta kuhunkin vuosirenkaaseen ja suomun reunaan käyttäen anterolateraalista linjaa. Lohenpoikaset olivat iältään 0-5 -vuotiaita ja niitä kaikkia käytettiin aineistona laskettaessa parametrejä eri menetelmille regression avulla (Kuva 2).

4.2. Tulokset

Kevään 1991 1-vuotiaiden havaittu keskipituus oli 5.5 cm. Lean menetelmää (1) lukuunottamatta eri menetelmillä lasketut taannehtivat pituudet osuivat välille 5.0-5.8 cm (Kuva 3). Tilastollisesti Lean kaavan (1) antamat tulokset poikkesivat aina havaituista. Leen kaava (3) ja suora (6) antoivat todellisesta eroavan tuloksen 4.9.1991 kohdalla, ja Monastyrskyn menetelmä (7) sekä 6.8.1991 että 19.8.1991. Ainoastaan 2. asteen polynomisovitteen (12) antamat tulokset eivät minään tutkittuna ajankohtana merkittävästi eronneet kevään 1991 todellista havainnoista (Dunnettin testi, $\alpha = 0.05$).

Eri menetelmien välillä oli selkeitä eroja. Eniten poikkesi Lean menetelmä (1), joka antoi sitä pienempiä arvoja mitä pidempi oli aikaero eli mitä suuremmista lohenpoikasista taannehtivat pituudet laskettiin. Monastyrskyn menetelmä (7) antoi toiseksi suurimmat erot. Leen menetelmän (3) ja suoran (6) antamien tulosten välillä ei ollut kovin suuria eroja. Kaava (12) eli 2. asteen polynomi myötäili aineiston kulkua parhaiten.

4.3. Tulosten arviointi

Etsittäessä yleisesti regression avulla menetelmää, joka sopii johonkin tiettyyn aineistoon, on polynomisovite eli kaava (12) ylivoimaisesti paras ratkaisu. Lineaarisessa tapauksessa eli kun havainnot sijaitsevat SP-koordinaatistossa samalla suoralla, kaava (12) on sama kuin kaava (6). Tällöin esimerkiksi Leen (3) antamat tulokset eivät poikkea merkittävästi käytettiin regressiota kuinka hyvänsä. Niinpä kaavaa (12) voi käyttää aina kaikkiin aineistoihin, kun taannehtivia pituuksia lähestytään matemaattiselta kannalta eli käytetään regressiota apuna jollain tavalla.

Sitä vastoin Lean (1) tai Monastyrskyn (7) menetelmiä ei voi suositella. Ne antavat virheellisiä tuloksia ja ovat siis huonoja matemaattisia sovitteita aineistoon. Lean menetelmän (1) pohjalla oleva oletus suorasta biologisesta verrannosta suomun koon ja kalanpituuden välillä oli ainakin esimerkkiaineistossa ilmeisen väärä. Monastyrskyn (7) menetelmän pohjalla ei voi katsoa olevan tosiasiallista biologisperäistä oletusta suomunkasvun ja pituuskasvun suhteesta, ja se on selvästi polynomia huonompi myötäilemään aineiston mahdollista kaareutumista, joten sen käyttöön ei ole syytä.

Eri asia on pitääkö taannehtivien pituuksien ylipäätään olla keskenään samoja laskettaessa eri pitkien aikavälien yli tai samoja verrattaessa todellisiin mittauksiin. Jos populaatio vaihtuu osittain (nimenomaan koosta riippuen) tai siinä on pituusriippuvaista kuolleisuutta, niin kalat joille lasketaan taannehtivia pituuksia ovat vinoutunut otos niistä kaloista, jotka olivat paikalla aikana johon taannehtivia pituuksia lasketaan. Tällöin kaikki aineiston huomioonottavat ja jollakin tavalla regressiota käyttävät menetelmät saattavat antaa vääriä tuloksia, koska ne väkisin sovittavat suomun koon ja pituuden suhdetta kuvaavat funktiot olemassaoevaan aineistoon. Ainoa keino varmasti luotettavan menetelmän löytämiseksi olisi tutkia isoa joukkoa merkittyjä kaloja todellisen suhteen selvittämiseksi kyseiselle kalalajille. Tämä on isotöistä, ja jos se tehdään luonnonoloissa - kuten pitäisi, jotta saadaan selville ravinnon ja elinympäristön vaikutus - niin se voi osoittautua mahdottomaksi, koska samat merkityt kalat pitäisi saada pyydystetyksi uudestaan ja uudestaan. Valitettavasti molemmat olemassa olevat todellisesta suhteesta jotain väittävät menetelmät, Lea (1) ja Leen (3) alkuperäinen ajatus, ovat monessa aineistossa osoittaneet vähintään epätarkkuutensa.

Esimerkkiaineistossa näkyvä kaikille menetelmille yhteinen piirre, jossa elokuulta lasketut taannehtivat pituudet ovat pienempiä kuin heinä- tai syyskuulta lasketut on mielenkiintoinen (Kuva 3). Valitettavasti aineiston perusteella ei voida sanoa johtuuko tämä mahdollisesta kausivaihtelusta pituuden ja suomun suhteen kehityksessä, lohenpoikasten liikehdinnästä tai paikanvaihdosta vai onko se pelkkää sattumaa. Kausivaihtelun selvittämiseksi tarvittaisiin joko merkityn aineiston seurantatutkimus tai kunkin lajin fysiologian, etenkin somaattisen kasvun ja suomunmuodostuksen mekanismien nykyistä tarkempaa selvittämistä.

5. Lopuksi

Taannehtivien pituuksien laskemisessa ongelmia voi tulla niin sopivan aineiston keräämisessä ja tarpeeksi tarkassa mittaamisessa kuin käytettävän menetelmän valinnassa. Parhaimmassa tapauksessa saaduista tuloksista näkee tehdyt virheet.

Jos haluaa tai joutuu käyttämään taannehtivia pituuksia, on syytä ottaa huomioon muutamia käytännön näkökohtia. Aineisto on syytä kerätä hyvin huolellisesti. Koska menetelmä on monivaiheinen kaikki virheet kertautuvat helposti. Summittaiset mittaukset vaikeuttavat asiallisen laskentamenetelmän valintaa, tekevät regression käytön epäluotettavaksi ja näkyvät ilmeisen vääriná tuloksina.

Kun aineisto on kerätty, on edessä ensimmäinen valinta. Käytetäänkö etukäteistietoa vai sovitetaanko jotain funktiota tietokoneavusteisesti? Ensimmäisessä tapauksessa ainoat vaihtoehdot ovat Lean kaava (1) ja Leen kaava (3), kun parametri a edustaa sitä kalan pituutta missä suomunmuodostus alkaa. Jälkimmäisessä tapauksessa on syytä katsoa miltä aineisto näyttää SP-koordinaatistossa. Jos haluaa olla rehellinen, tämä valinta on väistämättä edessä, vaikka joskus sitä ei ole haluttu tehdä.

Jos käytetään kaavaa (1) tai (3) ja tulokset ovat ilmeisen virheellisiä, tehty oletus pituuden ja suomun koon välisestä yhteydestä on yksinkertaisesti väärä. Asiaa ei voi auttaa muuten kuin tyytymällä hakemaan puhdasta sovitetta käsillä olevaan aineistoon.

Valittaessa matemaattinen lähestymistapa on ensiksi syytä katsoa aineistoa. Onko suhteen kehitys lineaarinen vai epälineaarinen? Jos aineistosta ei saa selvää, suomupituus -parit muodostavat esimerkiksi epämääräisen hajontakuvion, matemaattinen sovittaminen ei ole suositeltavaa, koska tulokset ovat tällöin epäluotettavia. Kun aineisto ei muodosta selvää suoraa tai kaartuvaa ryhmää, regression käyttötapa vaikuttaa selvästi tuloksiin, eikä valitettavasti ole mitään perusteltua syytä käyttää regressiota jollain tietyllä tavalla. On siis hankittava joko paremmin kerätty aineisto tai luovuttava ajatuksesta käyttää taannehtivia pituuksia.

Selvästi lineaariseen aineistoon on oikeastaan samantekevää mitä suoransovitusmenetelmää käyttää. Leen kaava (3) on käytetyin mutta kaava (6) on yhtä hyvä kuin mikä tahansa muukin vaihtoehto. Epälineaariseen aineistoon on matemaattiselta kannalta paras vaihtoehto polynomin käyttö eli kaava (12). Kannattaa valita mahdollisimman matala-asteista polynomi. Jos polynomin asteluku nousee kovin korkeaksi tai regression käyttötapa vaikuttaa huomattavasti tuloksiin, on syytä vakavasti harkita taannehtivista pituuksista luopumista. Monastyrskyn kaavaa (7) ei voi suositella. Jos se antaa halutun tarkkoja tuloksia, niin polynomin pitäisi pystyä samaan ja parempaankin.

Saatujen tulosten käyttökelpoisuus riippuu tietysti siitä, mitä varten niitä lasketaan. Jos taannehtivia pituuksia tai takautuvia kasvuja käytetään kuviin, vaadittava tarkkuus on tietysti pienempi kuin jos halutaan vertailla eri ryhmiä toisiinsa tilastollisesti. Tilastollisia testejä tehtäessä on muistettava, että taannehtivat pituudet eivät ole mittaustuloksia. Ne saattavat olla hyvinkin epäluotettavia. Virhelähteitä voi olla useita ja virheen suuruuden arvioiminen voi osoittautua mahdottomaksi. Huono ominaisuus on sekin, että väärällä menetelmällä lasketut taannehtivat pituudet ovat eri lailla väärin eri kokoisille kaloille. Tämä vaikeuttaa luonnollisesti luotettavien ryhmävertailujen tekemistä.

Taannehtivien pituuksien käytössä on syytä olla varovainen. Suomun muodostuksen (tai muiden kalan osien) ja kalan yleisen kasvun suhdetta ei ole tarpeeksi tarkkaan tutkittu, joten kaikki esitetyt laskentamenetelmät ovat perustelemattomia. Samasta syystä on mahdotonta arvioida taannehtivien pituuksien laskennassa tehtyjen virheiden suuruusluokkaa millään järkevällä tarkkuudella. Täten saatu tieto on epätarkkaa ja joskus epäluotettavaa.

Kiitokset

Tekijät esittävät kiitokset FT Jaakko Erkinarolle, FK Markku Julkuselle, FK Maija Länsmanille ja Teemu Mäkiselle B.Sc. arvokkaista kommenteista aineiston käsittelyssä ja kirjoitusta laadittaessa. Lisäksi kiitos kuuluu kaikille niille henkilöille, jotka tutkimusmestari Matti Kylmäahon, tutkimusmestari Jorma Ollilan ja kalastusmestari Arto Selkeen johdolla ovat osallistuneet aineiston keräämiseen ja analysointiin.

Viitteet

Campana, S. E. (1990). How realiable are growth back-calculations based on otoliths? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47, 2219-2227.

Carlander, K. D. (1981). Caution on the use of the regression method of back-calculating lengths from scale measurements. Fisheries. 6(1), 2-4. [korjauksia Fisheries 8(5), 25.]

Carlander, K. D. (1982). Standard intercepts for calculating lengths from scale measurements for some centrarchid and percid fishes. Trans. Am. Fish. Soc. 111, 332-336.

Casselman, J. M. (1990). Growth and relative size of calcified structures of fish. Trans. Am. Fish. Soc. 119, 673-688.

Duncan, K. W. (1980). On the back-calculation of fish lengths; modifications and extensions to the Fraser-Lee equation. J. Fish. Biol. 16, 725-730.

Eloranta, A. (1975). Kalojen iänmääritys. Suomen Kalastusyhdistys n:o 60.

Francis, R. I. C. C. (1990). Back-calculation of fish length: a critical review. J. Fish. Biol. 36, 883-902.

Hile, R. (1970). Body-scale relation and calculation of growth in fishes. Trans. Am. Fish. Soc. 99, 468-474.

Huntsman, A. G. (1918). The scale method calculating the rate of growth in fishes. Trans. Roy. Soc. Can. 12(3), 47-52.

Jones, R. (1958). Lee's phenomenon of 'apparent change in growth-rate' with particular reference to haddock and plaice. Spec. Publ. int. Commn NW Atlant. Fish. 1, 229-242.

Pierce, C. L., Rasmussen, J. B. ja Leggett, W. C. (1996). Back-calculation of fish length from scales: empirical comparison of proportional methods. Trans. Am. Fish. Soc. 125, 889-898.

Raitaniemi, J. (1997). Rannikon siikojen iänmäärityksen luotettavuus. Kalatutkimuksia - Fiskundersökningar 121. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos.

Regier, H. A. (1962). Validitation of the scale method for estimating age and growth of bluegills. Trans Am. Fish. Soc. 91, 262-374.

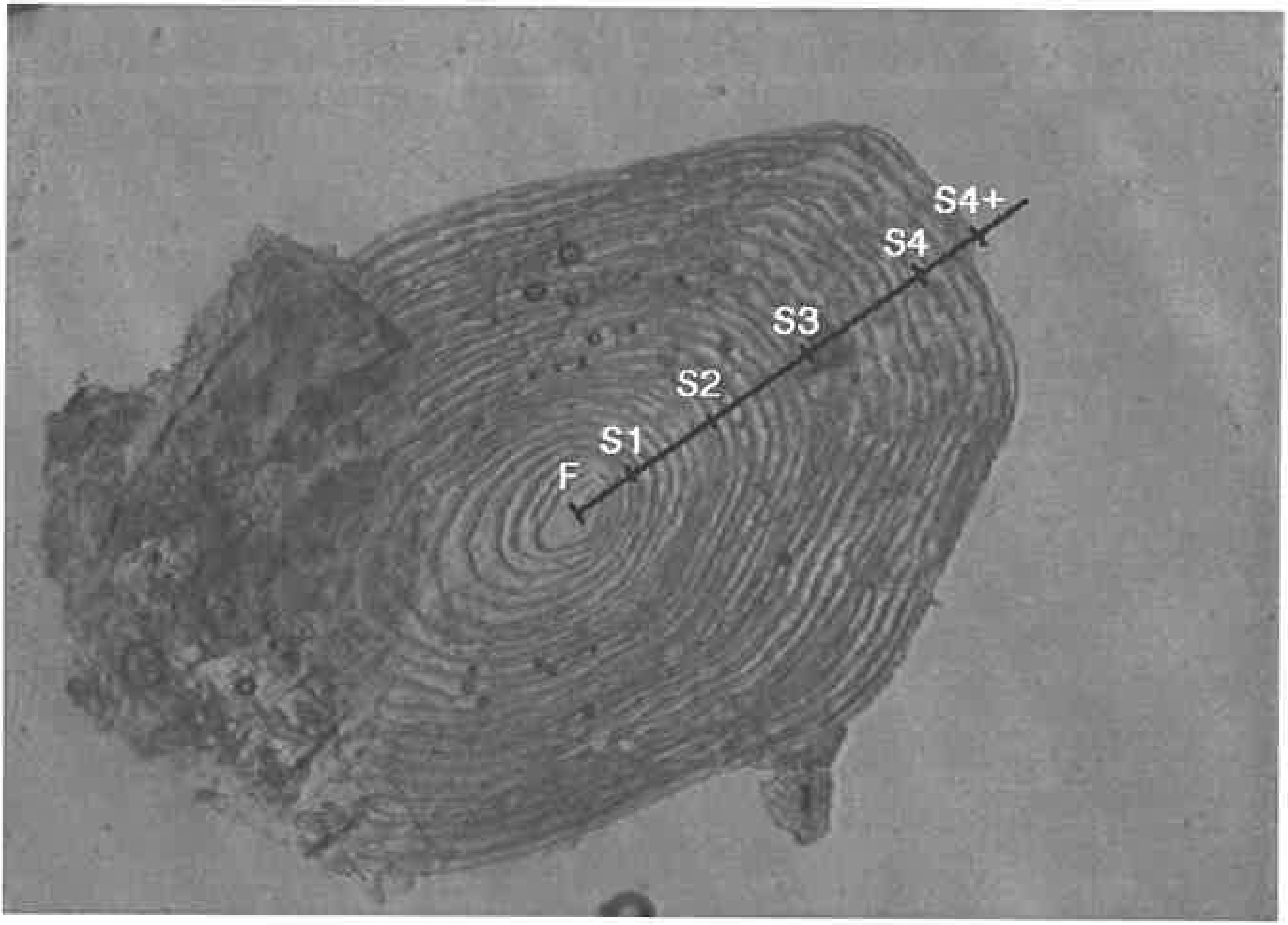
Ricker, W. E. (1969). Effects of size-selective moratality and spampling bias on estimates of growth, mortality, production, and yield. J. Fish. Res. Bd. Can. 26, 479-541.

Ricker, W. E. (1973). Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Bd. Can. 30, 409-434. [korjauksia Ricker (1984), Can. J. Zool. 62, 1897-1905.]

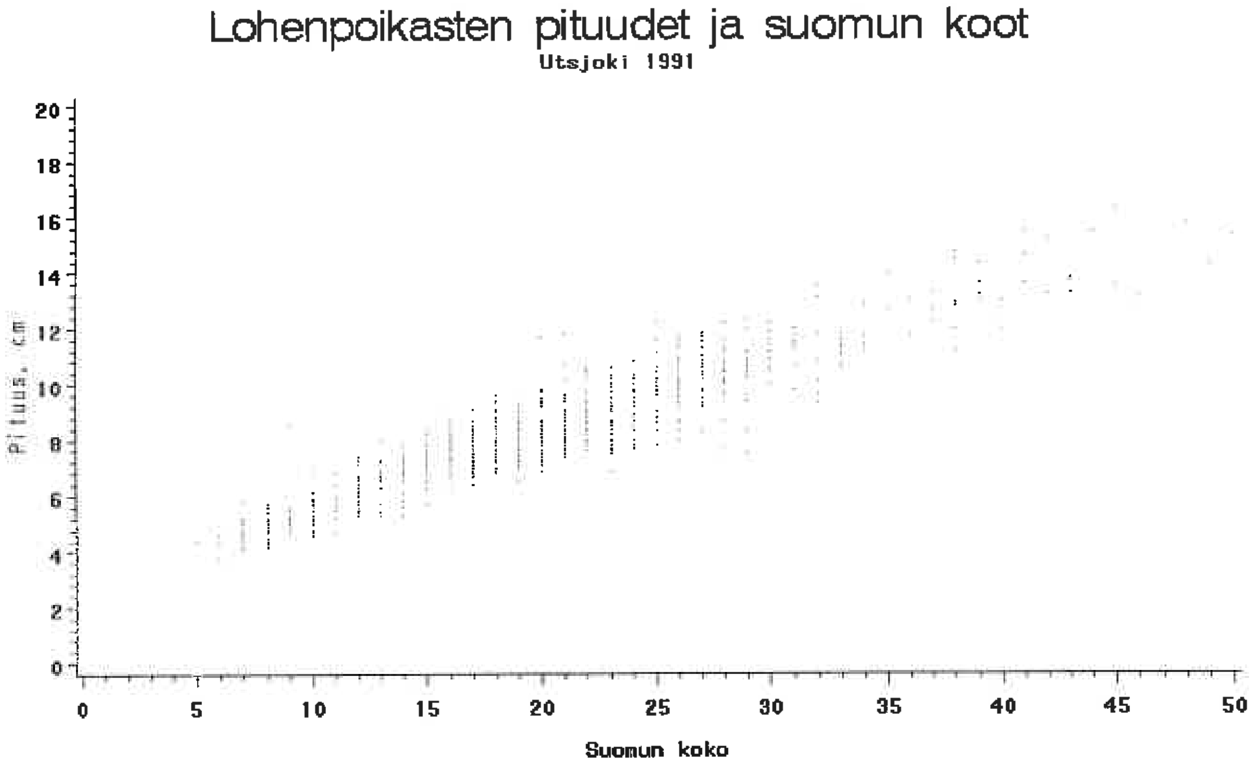
Ricker, W. E. (1992). Back-calculation of fish lengths based on proportionality between scale and length increments. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49, 1018-1026.

Ward, B. R., Slaney, P. A., Facchin, A. R. ja Land, R. W. (1989). Size-biased survival in steelhead trout (Oncorhynchus mykiss): back-calculated lengths from adult's scales compared to migrating smolts at the Keogh River, British Columbia. Can J. Fish. Aquat. Sci. 46, 1853-1858.

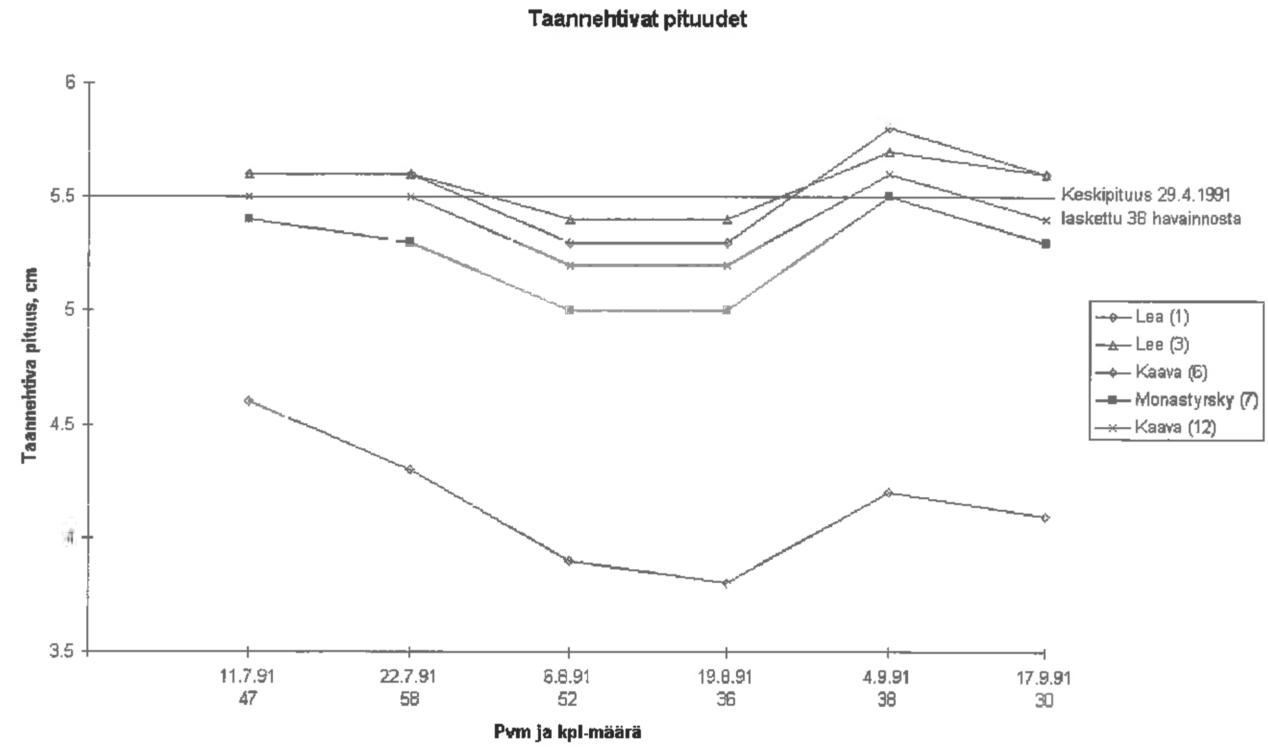
Wright, P. J., Metcalfe, N. B. ja Thorpe, J. E. (1990). Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, Salmo salar L: evidence against coupling. J. Fish. Biol. 36, 241-249.



Kuva 1. 4+-vuotiaan lohenpoikasen suomu. F on suomun fokus. FS1 - FS4 ovat mittaukset 1 - 4 vuosirenkaaseen. FS4+ on suomun säde pyyntihetkellä.



Kuva 2. Lohenpoikasten pyyntihetken suomu-pituus -suhteet, 773 havaintoa. Suomu-pituus -parit muodostavat lähes mutta eivät aivan lineaarisen ryhmän.



Kuva 3. Kesän eri aikoina lasketut taannehtivat pituudet 1+-vuotiaille lohenpoikasille. Havaittu keskipituus 29.4.1991 oli 5.5. cm, ja se on merkitty vaakasuoralla viivalla. Kukin piste edustaa jollain menetelmällä laskettua taannehtivaa pituutta. Samalla menetelmällä lasketut taannehtivat pituudet on yhdistetty toisiinsa viivalla.