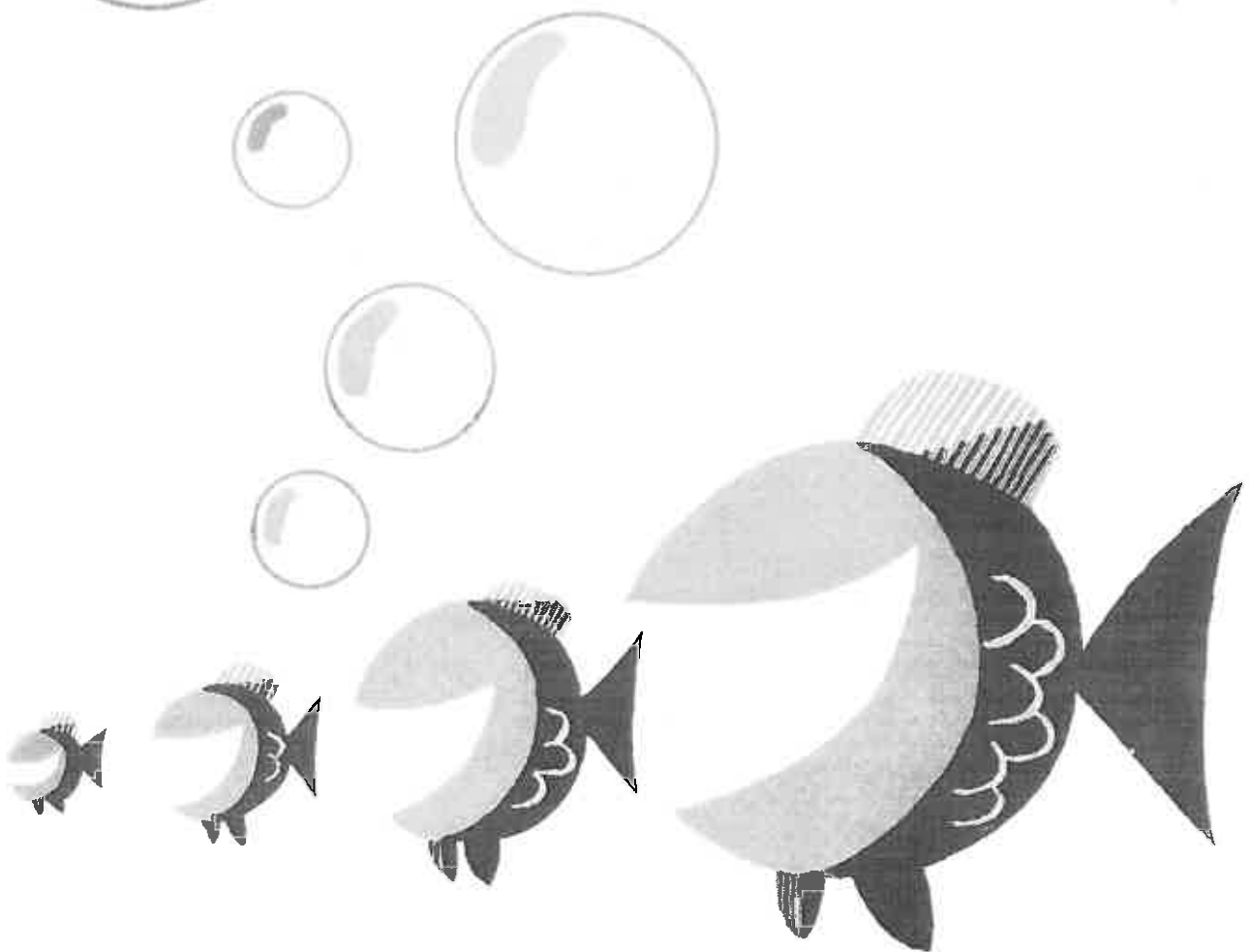


RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALANTUTKIMUSOSASTO



MONISTETTUJA JULKAISUJA

56
1986





RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS
KALANTUTKIMUSOSASTO

MONISTETTUA JULKAISUJA

Toimittaja: Viljo Nylund. Toimitussihteerit: Marja-Liisa Koljonen, Petri Suuronen.

Julkaisun jakelusta päätetään kunkin numeron osalta erikseen.

Julkaisua koskevat tiedustelut osoitetaan Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston kirjastolle, PL 193, 00131 Helsinki 13.

Monistettuja julkaisuja on jatkoa sarjalle: "Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja". Kalantutkimusosaston muut julkaisusarjat ovat "Finnish Fisheries Research", "Suomen kalatalous", "Tiedonantoja" ja "Meddelanden".

Redaktör: Viljo Nylund. Redaktionssekreterare: Marja-Liisa Koljonen, Petri Suuronen.

Publikationens distribuering fastställs skilt för varje nummer.

Förfrågningar angående tidskriften riktas till bibliotekarien, Vilt- och fiskeriforskningsinstitutet, fiskeriforskningsavdelningen, PB 193, 00131 Helsingfors 13.

Tidskriften är fortsättning på "Maataloushallituksen kalataloudellinen tutkimustoimisto. Monistettuja julkaisuja". Övriga publikationsserier från fiskeriforskningsavdelningen är "Finnish Fisheries Research", "Suomen kalatalous", "Tiedonantoja" och "Meddelanden".

RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS, KALANTUTKIMUSOSASTO
MONISTETTUJA JULKAISUJA

No 56

1986

POPULAATIOANALYYSI JA SEN HERKKYYS PARAMETRIEN MUUTOKSILLE

Juhani Kettunen ja Mikael Hildén

HELSINKI 1986

ISBN 951-9092-85-4
ISSN 0358-4623
Helsinki 1986
Yliopistopaino

Sisällysluettelo

1. Johdanto.....	2
2. VPA- malli.....	3
3. Perinteinen VPA-malli kalakantojen tilan seurantamenetelmänä	
3.1. Vuosiluokan koon ja kalastuskuolevuuden tason arviointi.	5
3.2. Arvioita VPA-mallista.....	9
3.3. Separoiva VPA - perinteisen populaatioanalyysin modifi- kaatio.....	9
3.4. Esimerkki separoivan VPA:n käytöstä.....	12
4. Parametrien herkkyysanalyysi	
4.1. Yleisiä näkökohtia.....	19
4.2. Suuret parametrivaihtelut perinteisessä VPA-mallissa....	19
4.3. Pienet parametrimuutokset - VPA-mallin herkkyys.....	24
4.31. Herkkyysmallin tilansiirtomatriisi.....	24
4.32. Herkkyyskertoimien käyttö.....	35
5. Johtopäätökset.....	37
Liitteet	
Liite 1. Differentiaaliyhtälösystemin tilansiirtomatriisin määrääminen Laplace-muunnoksella.....	40
Liite 2. Populaatioanalyysi ja Newtonin iteraatio kalastuskuo- levuuden laskemiseksi saalis- ja kalakantatiedoista....	45
Liite 3. VPA-algoritmi.....	47
Summary - Population analysis and its sensitivity to parameter changes.....	49

1. JOHDANTO

Tämä tutkimusraportti liittyy osatutkimuksena maa- ja metsätalousministeriön rahoittamaan Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksessa käynnissä olevaan tutkimushankkeeseen "Kalataloudellisten tutkimusmenetelmien kehittäminen ja soveltaminen ympäristömuutostutkimuksia varten".

Erääksi hankkeen päätavoitteeksi asetettiin kalakantamallien käyttökelpoisuuden analyysi. Se voidaan jakaa seuraaviin osaluokkiin:

- (1) Mallien perusolettamusten realistisuuden selvittäminen
- (2) Lisäoletusten tarve malleissa
- (3) Mallien herkkyyksianalyysi lähtien Suomessa yleisesti käytetyistä kalakantamallien parametriarvoista
- (4) Mallien asettamat vaatimukset näytteenotolle
- (5) Näytteenoton aiheuttamien virheiden vähentämismahdollisuudet

Tässä tutkimuksessa pyritään esittämään teoreettinen pohja mallien herkkyyksianalyysin suorittamiselle. Menetelmiä sovelletaan populaatioanalyysi-malliin (VPA), jota on tarkasteltu yksityiskohtaisemmin, hakien vastausta sen realistisuusongelmaan. Näin on menetelty siitä syystä, että kaikkien käytössä olevien mallien yksityiskohtainen läpikäyminen yhdessä työssä on vaatisi huomattavasti pidemmän ajan, kuin tälle työlle varattiin. Toisaalta saadut tulokset on helposti laajennettavissa muille yleisesti käytetyille malleille.

2. VPA-MALLI

VPA-malli (Virtual Population Analysis, suom. sijaispopulaatioanalyysi lyhyemmin populaatioanalyysi) perustuu mm. Fryn (1949) esittämään ajatukseen, jonka mukaan kalakannan koko voidaan selvittää seuraamalla yksittäisiä vuosiluokkia saaliissa (kohortteja). Nykyisin yleisesti käytetty populaatioanalyysin muoto perustuu Gullandin (1965) esittämiin yhtälöihin. Malli perustuu seuraaviin lähtöoletuksiin:

- (1) Seurataan yksittäisiä vuosiluokkia. Tämä merkitsee, että kalakannan seuranta edellyttää mallin soveltamista erikseen kullekin vuosiluokalle
- (2) Vuosiluokan kokoa $N(t)$ hetkellä t säätelee kaksi voimaa, hetkellinen luonnollinen kuolevuus m ja hetkellinen kalastuskuolevuus f , joista kalakannan koko riippuu suoraan. Hetkellisen kalastuskuolevuuden ja hetkellisen luonnollisen kuolevuuden summa on hetkellinen kokonaiskuolevuus ($f+m = Z$)
- (3) Saaliin kasvunopeus (so. saaliin aikaderivaatta) on hetkellisen kalastuskuolevuuden ja hetkellisen vuosiluokan koon tulo

Edellisten oletusten perusteella voidaan kirjoittaa seuraavat differentiaaliyhtälöt, jotka määräävät vuosiluokan koon ja vuosiluokasta saatavan saaliin dynamiikan.

$$\begin{aligned} dN(t)/dt &= (-f-m) N(t) \\ dC(t)/dt &= f N(t) \end{aligned} \quad (2.1)$$

Yhtälöt (2.1) voidaan myös esittää matriisimuodossa

$$dX(t)/dt = F(t)X(t) \quad (2.2)$$

missä $X(t)$ = systeemin tila
 $dX(t)/dt$ = tilan aikaderivaatta
 $F(t)$ = matriisi, joka kuvaa systeemin sisäisiä vuorovaikutuksia

Populaatioanalyysimallissa tilavektori $X(t)$ on $(N(t) C(t))^T$, missä T tarkoittaa vektorin transpoosia. Matriisi $F(t)$ saa puolestaan muodon

$$\begin{pmatrix} -f-m & 0 \\ f & 0 \end{pmatrix}$$

Yhtälön (2.2) ratkaisu on muotoa

$$X(t) = \Phi(t_0, t)X(t_0) \quad (2.3)$$

missä Φ on ns. tilansiirtomatriisi. Tilansiirtomatriisi saadaan differentiaaliyhtälön

$$d \Phi(t_0, t)/dt = F(t_0, t)\Phi(t_0, t) \quad (2.4)$$

ratkaisuna, alkuehdolla $\Phi(t_0, t_0) = I$ (=yksikkömatriisi).

VPA-mallin tapauksessa yhtälö (2.4) saa muodon (2.5).

$$d \begin{pmatrix} \Phi_{11} & \Phi_{12} \\ \Phi_{21} & \Phi_{22} \end{pmatrix} /dt = \begin{pmatrix} -f-m & 0 \\ f & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \Phi_{11} & \Phi_{12} \\ \Phi_{21} & \Phi_{22} \end{pmatrix} \quad (2.5)$$

Yhtälön (2.4) ratkaisemiseksi on useita tapoja. Mikäli parametrit f ja m ovat ajasta riippumattomia vakioita, voidaan yhtälö ratkaista käyttäen esim. Laplace muunnoksia (ks. tarkemmin liite 1.) Usein muotoa (2.5) olevan yhtälön ratkaiseminen analyttisesti on kuitenkin mahdotonta ja joudutaan turvautumaan numeeriseen approksimointiin. VPA-mallin tapauksessa on tilansiirtomatriisille olemassa tarkka ratkaisu (johto, ks. liite 1). Tilansiirtomatriisiksi saadaan:

$$\Phi(t_0, t) = \begin{pmatrix} e^{-Z\Delta t} & 0 \\ \frac{f}{Z} (1 - e^{-Z\Delta t}) & 1 \end{pmatrix} \quad (2.6)$$

missä $\Delta t = t - t_0$

Tästä saadaan VPA-mallin tilaesitysmuoto,

$$x(t) = \begin{pmatrix} N(t) \\ C(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} e^{-Z\Delta t} & 0 \\ \frac{f}{Z}(1-e^{-Z\Delta t}) & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N(t_0) \\ C(t_0) \end{pmatrix} \quad (2.7)$$

Tämän mallin avulla voidaan ennustaa yhdestä vuosiluokasta hetkeen t mennessä saatu kumuloitunut saalis, edellyttäen, että saalis ja kannan koko tunnetaan hetkellä $t = 0$. Tätä kohortin ja saaliin koon muodostamaa vektoria hetkellä $t = 0$ sanotaan differentiaalijärjestelmän alkuehdoksi. Lisäksi on tunnettava mallin parametrien (f ja m) arvot.

Jos halutaan ennustaa koko kalakannan kokoa ja kokonaissaaliita on kullekin vuosiluokalle laadittava muotoa 2.7 oleva yhtälö.

3. PERINTEINEN VPA-MALLI KALAKANTOJEN TILAN SEURANTAMENETELMÄNÄ

3.1. Vuosiluokan koon ja kalastuskuolevuuden tason arviointi

Keskeisempi rooli kalakantojen tilan seurannassa, kuin edellä johdetulla "ennustavalla" VPA-mallilla, on menetelmällä, josta seuraavassa käytetään nimitystä perinteinen VPA. Perinteinen VPA ei tavallisessa mielessä ole ennuste- ja estimointimalli vaan laskenta-algoritmi, jonka avulla arvioidaan kalakannan ja kalastuskuolevuuden arvoja ajassa taaksepäin käyttäen yhtälöitä 2.1. Algoritmin kulkua havainnollistetaan seuraavassa esimerkillä.

Olkoon käytettävissä kauapllinen tilasto saaliista vuosina 1968-1976. Saalis on jaettu ikäryhmiin taulukon 3.1 mukaisesti.

Taulukko 3.1. Irlanninmeren turskasaalis vuosina 1968-76.
 Table 3.1. Catch-at-age data for a fish stock for the years
 1968-76.
 (10^{-3})

age	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976
1	364	882	905	2762	777	2258	462	936	1817
2	1563	1481	1710	2200	3241	1064	4284	759	2881
3	1003	1050	344	824	832	1792	561	1632	479
4	456	269	211	179	247	437	392	276	351
5	177	186	229	76	61	172	60	152	39
6	28	76	44	49	39	63	43	33	54
7+	2	37	18	19	13	30	9	16	15

Tarkastellaan vuoden 1969 yksivuotiaiden vuosiluokkaa. Tilaston mukaan siitä on vuonna 1969 saatu saaliiksi 882 000 yksilöä, vuonna 1970 saalis samasta vuosiluokasta on ollut 1 710 000 yksilöä ja niin edelleen. Viimeisenä tarkasteluvuonna saalis on ollut enää 16 000 yksilöä. Tarkastelun kohteena on kuusi ikäryhmää ja yksi +-ryhmä. Plusryhmään sisältyvät kaikki ko. ikäryhmään ja sitä vanhemmat kalat.

Suoritetaan VPA-analyysi kyseiselle vuosiluokalle. Oletetaan, että vuosiluokan hetkellinen luonnollinen kuolevuus on ollut 0.2 (1/vuosi) kalastettavassa osakannassa. "Kokemuksen perusteella" arvataan, että kalastuskuolevuus on ollut 0.75 (1/vuosi) 7+ vuotiailla kaloilla vuonna 1975. Nyt kannan kehitys vuodesta 1969 vuoteen 1975 voidaan arvioida perinteisellä VPA-mallilla seuraavasti:

$$C_{75,7+} = 16\ 000 = \frac{,75}{,95} N_{75,7+} (1 - e^{-,95})$$

$$N_{75,7+} = 33\ 047 \text{ yksilöä}$$

Koska viimeinen ikäluokka sisältää 7 vuotiaiden lisäksi myös vanhempia (8, 9, 10 jne. vuotiaita kaloja), täytyy niiden osuus eliminoida kannan arviosta. Se voidaan tehdä olettamalla, että vanhempi populaatio muodostuu stabiilipopulaatiosta, eli

$$N_{75,j} = N_{75,7} s^{j-7} \quad (j=8, 9, 10 \dots)$$

S saadaan määrättyä kokonaiskuolevuuden avulla seuraavasti:

$$s = e^{-Z}$$

Näin saadaan arvio tasan 7 vuotiaiden populaation koolle

$$N_{75,7} / (1 - e^{-.95}) = N_{75,7} (1 + s + s^2 + \dots) = N_{75,7+}$$

Soveltamalla nyt edellä esitettyä saalisyhtälöä saadaan:

$$C_{75,7+} = (.75/.95)N_{75,7} \text{ mistä: } N_{75,7} = 20\ 268$$

Tämän jälkeen arvioidaan edellinen kalastuskuolevuus liitteessä 2. esitetyn iteraation mukaan, jolloin saadaan $f=1,06$.

Kannan $N_{74,6}$ koko saadaan määrättyä kaavasta:

$$N_{74,6} = N_{75,7} e^{(f+m)}$$

Näin menetellen edetään vuoteen 1969. Esimerkistä saatava tulos on esitetty taulukossa 3.2.

Taulukko 3.2. Kalastuskuolevuus ja kannan koko vuosina 1969-76 taulukon 3.1 saalistietojen perusteella.

Table 3.2. Fishing mortality and cohort size according to the catch data of table 3.1.

Kalastuskuolevuus/ Fishing mortality

age	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976
1	0.12	0.19	0.17	0.30	0.25	0.23	0.19	0.13	0.35
2	0.60	0.93	0.66	0.77	0.69	0.63	0.90	0.56	0.71
3	0.82	1.10	0.57	0.80	0.77	1.10	0.82	1.12	0.86
4	0.86	0.54	0.68	0.67	0.59	1.34	0.77	1.39	0.78
5	0.89	1.14	1.33	0.57	0.51	1.14	0.65	0.80	0.75
6	0.43	1.37	0.97	1.29	0.65	1.77	1.06	0.93	0.75
7+	0.75	0.75	0.75	0.75	0.75	0.75	0.75	0.75	0.75

Vuosiluokkien koko / Year class size (10^{-3})

age	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976
1	3654	5689	6442	11698	3906	12095	2869	8579	6749
2	3790	2663	3863	4459	7095	2499	7871	1933	6180
3	1953	1705	863	1635	1688	2914	1095	2631	903
4	857	705	464	398	604	640	796	396	706
5	327	296	337	192	166	273	138	302	81
6	88	110	77	73	89	82	71	59	112
7+	3	47	23	24	16	38	11	20	19

Taulukossa 3.2. on esitetty myös muiden vuosiluokkien populaatioanalyysi. Menetelmä on sama kuin vuoden 1969 yksivuotiaille esitetty.

Populaatioanalyysin avulla kalakantojen kehitystä tutkitaan siis tarkastelemalla kalakantojen kehitystä historiallisen aineiston valossa. Saatuja kalastuskuolevuuksien ja kantojen suuruuksia verrataan kalastuksen kehityksestä oleviin tietoihin. Näin voidaan päätellä se, miten kanta ja siihen kohdistuva kalastuskuolevuus (f) on kehittynyt.

3.2. Arvioita VPA-mallista

Populaatioanalyysin käyttö on Popen (1977) mukaan perustelua, koska se tekee mahdolliseksi kantojen koon arvioimisen ilman pyyntiponnistustietoja.

VPA-mallin perinteiseen käyttöön liittyy kuitenkin useita epävarmuustekijöitä. Jos menetelmän lähtöoletukset hyväksytään, ovat luonnollisen kuolevuuden vakioksi arvaaminen ja viimeisen kalastuskuolevuuden arvaaminen vakavimmat heikkoudet. Samoin vuotuisen saaliin arvioinnissa ja ikäjakauman määrittämisessä tapahtuvat virheet siirtyvät suoraan kalastuskuolevuuden ja kannan arvioihin. Pope (1972) on kuitenkin osoittanut, että arvaus viimeisen ikäryhmän kalastuskuolevuudesta vaikuttaa tuloksiin sitä vähemmän mitä suuremman kumulatiivisen kalastuskuolevuuden kohteena vuosiluokka on ollut. Jos populaatioanalyysin syöttötietoina on käytettävissä saalismatriisi, jossa on monta ikäryhmää ja monta peräkkäistä vuotta kalastuskuolevuutta ja kannan kokoa ilmoittavien matriisien vasemman yläkulman elementit ovat luotettavimmat. Tämä VPA mallissa havaittu konvergenssi ei kuitenkaan sulje pois systemaattisia virheitä, joita esimerkiksi virheellisen luonnollisen kuolevuuden arvo tai harhainen saalismatriisi aiheuttavat.

Viimeisen kalastuskuolevuuden estimaatin systemaattisemmaksi määrittämiseksi on kehitetty erilaisia regressio- ym. menetelmiä, joita ovat esitelleet Pope ja Shepherd (1985).

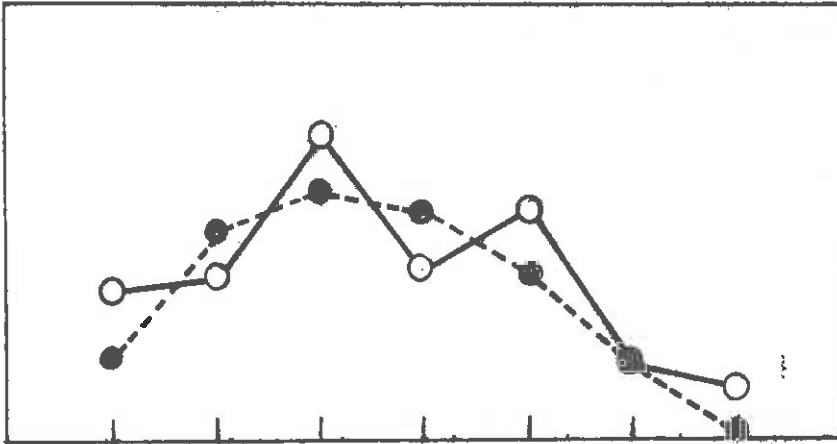
3.3. Separoiva VPA - perinteisen populaatioanalyysin modifikaatio

Pope ja Shepherd (1982) ovat esittäneet VPA:sta kehitetyn algoritmin kannan koon ja kalastuskuolevuuksien laskemiseksi. Algoritmia on kutsuttu separoivaksi VPA'ksi, koska siinä pyritään jakamaan kalastuskuolevuus kahteen komponenttiin. Toinen komponenteista kuvaa selektiivisyyttä (S). Se vaihtelee ikäryhmien välillä, mutta on vakio vuodesta toiseen jokaisessa ikäryhmässä. Käytännössä yhden ikäryhmän selektiivisyysparametrille

annetaan arvo 1. Muiden ikäryhmien selektiivisyysparametrejä verrataan tähän. Siten esimerkiksi $S = 0,1$ tarkoittaa, että ko. ikäryhmään kohdistuva kalastuskuolevuus on kymmenesosa vertailu-ikäryhmän kalastuskuolevuudesta. Toinen komponenteista kuvaa kalastuspainetta, joka muuttuu vuodesta toiseen. Selektiivisyysparametrin ja kalastuspaineparametrin tulo antaa ikäryhmäkohtaisen kalastuskuolevuuden eri vuosina. Lähestymistapa muistuttaa siten kaksisuuntaista varianssianalyysiä, jossa rivi ja sarakemuuttujia tutkitaan erikseen.

Separoivan VPA'n laskenta-algoritmi eroaa perinteellisestä populaatioanalyysistä siinä, että ikäryhmäkohtainen saalistilasto käsitellään yhtenäisenä havaintomatriisina, kun perinteellisessä populaatioanalyysissä käsitellään jokaista vuosiluokkaa erikseen. Separoiva VPA tulostaa siten sellaiset kalastuskuolevuuksien ja ikäryhmien kokojen arvot, jotka minimoivat rivi- ja sarakesummat, jotka saadaan laskemalla erot teoreettisten saaliiden ja havaittujen saaliiden välillä. Perinteinen VPA laskee sen sijaan kalastuskuolevuudelle ja ikäryhmien koolle sellaiset arvot, jotka toteuttavat havaitut saaliit täsmällisesti (iterointivirhettä lukuunottamatta). Tilanne on havainnollistettu kuvassa 3.1.

saalis



ikä

Kuva 3.1. Perinteisen VPA:n ja separoivan VPA:n ero, kun tulokset verrataan saalishavaintoihin.

Fig. 3.1. The difference between traditional population analysis and separable VPA when estimated catches are compared with actual catches.

0 = saalishavainto

— = perinteinen VPA, vuosiluokkien koot ja kalastuskuolevuudet valitaan siten, että ne toteuttavat havaitut saaliit

●--● = separoiva VPA, vuosiluokkien koot ja kalastuskuolevuudet valitaan siten, että niiden perusteella lasketut saaliit poikkeavat keskimäärin mahdollisimman vähän havaituista saaliista.

Separoivan VPA:n etuna on, että sitä käyttämällä voidaan vähentää tarvittavien arvausten lukumäärä kolmeen (1 selektiivisyysvakio, 1 kalastuskuolevuus sekä luonnollinen kuolevuus). Perinteellinen VPA:han edellyttää, että arvataan viimeisen havaintovuoden kaikki ikäryhmäkohtaiset kalastuskuolevuudet ja lisäksi jokaisen havaintovuoden vanhimman ikäryhmän kalastuskuolevuus. Tämän edun hinta on kuitenkin oletus, että selektiivisyys säilyy vakiona vuodesta toiseen. Jokaiseen ikäryhmään kohdistuva osuus kalastuspaineesta oletetaan siis pysyvän vakiona vuodesta toiseen. Joissakin tapauksissa tämä oletus on realistinen. Erityisesti näin on, jos vuosiluokkien voimakkuuksien vaihtelut ovat pieniä. Usein kuitenkin havaitaan että selektiivisyys vaihtelee esimerkiksi siten, että kalastuspaine kohdistuu voimakkaampana vahvoihin vuosiluokkiin jo rekrytointivaiheessa.

Separoivan VPA:n syöttötietoina käytetään ikäryhmäkohtaisia saaliita, joista muodostetaan matriisi, jonka elementteinä ovat luonnolliset logaritmit vuoden y i -ikäisten ja vuoden $y+1$ $i+1$ -ikäisten kalojen saaliiden suhteista. Siten alkuperäinen saalis-matriisi, jossa on n vuotta (saraketta) ja m ikäryhmää (riviä) tiivistyy saalissuhteiden logaritmeista koostuvaksi matriisiksi, jossa on $n-1$ saraketta ja $m-1$ riviä. Ratkaisualgoritmin johdon ovat esittäneet Pope ja Shepherd (1982). Seuraava esimerkki valaisee algoritmin käyttöä.

3.4. Esimerkki separoivan VPA:n käytöstä

Oletetaan, että tunnetaan kalakannan kalastuskuolevuus ja sen komponentit (taulukko 3.3) sekä kalakannan koko ikäryhmittäin (taulukko 3.4). Tehtävänä on tutkia pystytäänkö saalistilaston (taulukko 3.5), tunnetun hetkellisen luonnollisen kuolevuuden ($m = 0,2$) ja separoivan VPA:n avulla löytämään oikeat arvot kalastuskuolevuudelle ja kannan koolle (taulukot 3.3 ja 3.4).

Ensimmäinen tehtävä on muodostaa taulukko, joka koostuu saalissuhteiden luonnollisista logaritmeista, ts.

$$\ln \left(\frac{C(i+1, j+1)}{C(i, j)} \right) = D(i, j) \quad (3.2)$$

Tällöin saalistaulukko supistuu yhdellä rivillä ja yhdellä sarakkeella (taulukko 3.6).

Tämän jälkeen annetaan $F(i)$:lle ja $S(j)$:lle alkuarvot (arvataan) kaikilla i :n ja j :n arvoilla. Arvauksia käytetään, kun lasketaan ensimmäiset arviot saalissuhteen logaritmille ($\hat{D}(i, j)$). $\hat{D}(i, j)$ saadaan yhtälöstä

$$\hat{D}(i, j) = f(i+1, j+1) \left(\frac{z(i, j) (1 - e^{-z(i+1, j+1)}) e^{-z(i, j)}}{f(i, j) z(i+1, j+1) (1 - e^{-z(i, j)})} \right) \quad (3.3)$$

Tässä oletetaan $S(j) = 1$ ja $F(i) = 0,9$ kaikilla i :n ja j :n arvoilla. Tästä seuraa, että jokainen $\hat{D}(i, j)$ saa saman arvon (taulukko 3.7).

Residuaalit, $R(i, j) = \hat{D}(i, j) - D(i, j)$, kuvaavat havaitun ja arvioidun suhteen eroa (taulukko 3.8). Residuaaleja käytetään hyväksi ja korjataan niiden avulla ensimmäiset $f(i)$:n ja $S(j)$:n arvaukset.

$$\begin{aligned} F(i) &= F(i) \exp(R(i, \cdot) / a) \\ S(j) &= S(j) \exp(R(\cdot, j) / y) \end{aligned} \quad (3.4)$$

Taulukko 3.3. Kalastuskuolevuus ja sen komponentit
 Table 3.3. The fishing mortality and its two components, fishing effort (F) and selectivity (S), in a hypothetical stock analysed with separable VPA.

	Vuosi/Year					s(j)
	1968	1969	1970	1971	1972	
Ikä/Age						
1	0,12	0,19	0,24	0,15	0,18	0,2
2	0,27	0,43	0,54	0,34	0,41	0,45
3	0,51	0,81	1,0	0,64	0,77	0,85
4	0,6	0,95	1,2	0,75	0,9	1,0
F(i)	0,6	0,95	1,2	0,75	0,9	

Taulukko 3.4. Kannan koko ikäryhmittäin
 Table 3.4. The stock size according to age group and year.

	1968	1969	1970	1971	1972
1	1500	1000	2000	900	500
2	400	1089	677	1288	634
3	600	250	580	323	751
4	100	295	91	174	139

Taulukko 3.5. Saalis
 Table 3.5. Catch-at-age of the hypothetical stock.

	1968	1969	1970	1971	1972
1	154	157	388	114	75
2	86	347	258	338	195
3	219	127	338	140	370
4	41	167	59	84	76

Taulukko 3.6. Saaliiden suhteen luonnollinen logaritmi, $D(i,j)$
 Table 3.6. The log-catch ratio, $D(i,j)$.

	1968/69	1969/70	1970/71	1971/72
1/2	0,81	0,496	-0,14	0,537
2/3	0,39	-0,026	-0,61	0,090
3/4	-0,25	-0,77	-1,39	-0,61

Taulukko 3.7. Ensimmäinen arvio $\hat{D}(i,j)$:lle, kun $f(i) = 0,9$,
 $S(j) = 1$ ja $m = 0,2$

Table 3.7. The first estimate for the log-cath ratio ($\hat{D}(i,j)$),
 when $F(i) = 0.9$, $S(j) = 1$ and $m = 0.2$.

	1968/69	1969/70	1970/71	1971/72
1/2	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1
2/3	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1
3/4	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1

Taulukko 3.8. Residuaalit eli $D(i,j)$:n ja ensimmäisen $\hat{D}(i,j)$:n
 erotus

Table 3.8. The calculated residuals ($\hat{D}(i,j) - D(i,j)$) after the
 first iteration.

	1968/69	1969/70	1970/71	1971/72	$R(i,j)$
1/2	-1,91	-1,596	-0,96	-1,637	-6,103
2/3	-1,49	-1,074	-0,49	-1,19	-4,24
3/4	-0,85	-0,33	0,29	-0,49	-1,38
$R(i,)$	-4,25	-3,00	-1,16	-3,317	

Kun lasketaan tulo $f(i,j) = F(i) * S(j)$ saadaan uudet arviot kalastuskuolevuuksille (taulukko 3.9). Saadut arvot poikkeavat selvästi alkuarvoista (taulukko 3.7), mutta eivät vielä vastaa todellisia (taulukko 3.3). Iterointia on siten jatkettava. Seuraavaksi lasketaan uudet arvot $\hat{D}(i,j)$:lle käyttämällä hyväksi taulukkoa (3.9) ja yhtälöä (3.3). Tämän jälkeen lasketaan uudet residuaalit $R(i,j) = \hat{D}(i,j) - D(i,j)$, joiden avulla $F(i)$ ja $S(j)$ arvot korjataan jne. Iterointia jatketaan kunnes arviot eivät

enää olennaisesti parane. Tämä näkyy mm. siitä, että residuaali-
taulukon sarake- ja rivisummat ($R(i,.)$) ja $R(.,j)$ ovat lähellä
nollaa. Kymmenennen iterointikierroksen jälkeen tulokset (tau-
lukko 3.10) ovat verrattain lähellä todellisia arvoja (taulukot
3.3 ja 3.4), mutta suurin kanta-arvion poikkeama on lähes 60 %.
Yleensä poikkeamat ovat kuitenkin pienempiä kuin 20 % (taulukko
3.11).

Taulukko 3.9. Ensimmäiset korjatut kalastuskuolevuusarviot
Table 3.9. The first corrected estimates of the fishing
mortalities.

	1968	1969	1970	1971	1972	S(j)
1	0,09	0,13	0,21	0,12	0,27	0,30
2	0,13	0,185	0,29	0,17	0,39	0,43
3	0,24	0,33	0,51	0,30	0,68	0,76
4	0,31	0,43	0,67	0,39	0,9	1,0
<hr/>						
F(i)	0,31	0,43	0,67	0,39	0,9	

Taulukko 3.10. Lasketut kannan koot, kalastuskuolevuudet ja
residuaalit 10. iterointikierroksen jälkeen.

Table 3.10. The estimated stock sizes, fishing mortalities and
the residuals after 10 iterations.

Kannan koko/Size of stock

Ikä/Age	1968	1969	1970	1971	1972
1	1583,752	1019,542	1882,020	741,898	348,951
2	285,266	1155,614	687,182	1189,846	506,034
3	753,503	184,113	633,102	329,847	668,080
4	157,503	419,958	78,687	218,466	146,692

Taulukko 3.10, jatk./ Table 3.10. cont.

Kalastuskuolevuus ja sen komponentit / Fishing mortalities

Vuosi/Year						S(j)
Ikä/Age	1968	1969	1970	1971	1972	
1	0,12	0,19	0,25	0,18	0,27	0,299
2	0,24	0,40	0,53	0,37	0,55	0,616
3	0,39	0,65	0,86	0,61	0,90	1,000
4	0,34	0,57	0,75	0,53	0,79	0,877
F(i)	0,385	0,646	0,857	0,607	0,900	

Residuaalit / Residuals

	1968/69	1969/70	1970/71	1971/72	R(.,j)
1/2	-0,0104	-0,0352	0,0029	0,0252	-0,018
2/3	0,0165	-0,0092	-0,0224	-0,0233	-0,038
3/4	-0,0059	0,0215	-0,0134	-0,0209	-0,019
R(i,.)	0,000	-0,023	-0,033	-0,019	

Taulukko 3.11. Kanta-arvioiden prosentuaalinen poikkeama todellisesta 10. iterointikierroksen jälkeen.

Table 3.11. The percentage difference between the known stock sizes and the estimated stock sizes after 10 iterations.

Ikä/Age	Vuosi/Year				
	1968	1969	1970	1971	1972
1	+5,5	+1,9	-5,9	-17,6	-30,2
2	-28,8	+5,6	+1,5	-7,6	-20,2
3	+25,7	-26,4	+9,1	+2,2	-11,1
4	+57,5	+42,0	-13,2	+25,3	+5,0

Syy siihen, että separoiva VPA ei löydä "oikeaa" ratkaisua, on että residuaalit, joita käytetään $F(i)$ ja $S(j)$ arvojen korjaamiseen, ovat sarake- ja rivisummia, jotka voivat saada arvon 0 siitä huolimatta, että, yksittäiset residuaalit poikkeavat huomattavasti nolasta. Tätä ominaisuutta voidaan kuitenkin myös käyttää hyväksi. Suuri yksittäinen residuaali voi esimerkiksi osoittaa, että aineistossa on virhe ko. vuosiluokan saalistiedoissa.

4. PARAMETRIEN HERKKYYSANALYYSI

4.1. Yleisiä näkökohtia

Epätarkat parametriarvot aiheuttavat epävarmuutta mallilla saataviin ennusteisiin. Tämä vaikuttaa keskeisesti mallin käytännön sovellutusmahdollisuuksiin ja luotettavuuteen. Sitä, kuinka paljon parametriarvojen poikkeaminen "oikeista" vaikuttaa saatuun ennusteeseen voidaan tutkia herkkyyksianalyysin keinoilla.

Seuraavassa tutkitaan, kuinka parametrien muutokset vaikuttavat mallin tilaan ja sen antamiin tuloksiin.

Herkkyyksianalyysin suorittamiseen on kehitetty useita erilaisia lähestymistapoja. Menetelmän valinta riippuu siitä, halutaanko tutkia suuria vai pieniä parametrivaihteluita (Stehfest, 1975).

Lin ym. (1973) mukaan suurten vaihteluiden tapauksessa mallilla on ensin simuloitava (tai sen analyyttistä ratkaisua tutkittava) muutamilla edustavilla parametriarvoilla ja sitten tehtävä vertailu saatujen tulosten kesken. Monte Carlo simulointi on ajatukseltaan varsin samanlainen. Siinä satunnaisesti valituilla parametrikombinaatiolla tutkitaan mallin todennäköisintä käyttäytymistä ja vaihtelua.

Jos sen sijaan halutaan tarkastella vain parametriarvojen pieniä vaihteluita, on käytössä elegantti työkalu, josta Rinaldi ym. (1979) käyttävät nimitystä herkkyysteoria.

Seuraavassa tarkastellaan yksinkertaisen esimerkin avulla suurten parametrivaihteluiden vaikutusta perinteisen VPA-mallin kalakanta-arvioon. Pieniä parametrivaihteluita tarkastellaan prognostisen VPA-mallin avulla.

4.2. Suuret parametrivaihtelut perinteisessä VPA-mallissa

Olkoon käytettävissä vuosilta 1971-1976 kerätty kaupallinen saalistilasto tietyistä kalapopulaatiosta. Oletettu saalistilasto on esitetty taulukossa 4.1.

Taulukko 4.1. Esimerkki kalapopulaation vuosilta
1971-1976 kerätty saalistilasto.

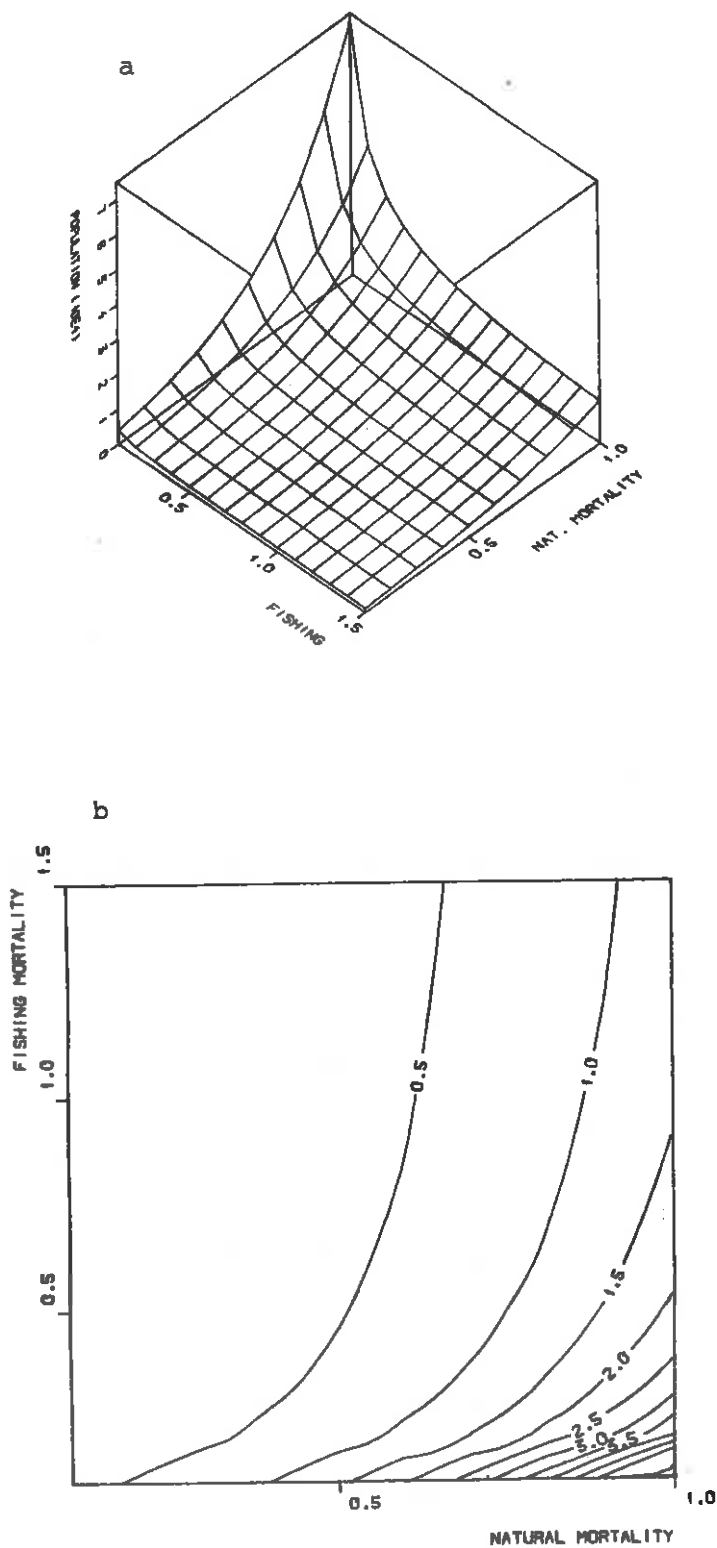
Table 4.1. Hypothetical catch-at-age data for a fish stock used for simulations of the effects of alterations of the natural mortality and the terminal fishing mortality.

	1971	1972	1973	1974	1975	1976
1	173,0	259,0	449,0	330,0	166,0	630,0
2	-	350,0	524,0	1099,0	404,0	201,0
3	-	-	271,0	485,0	721,0	265,0
4	-	-	-	203,0	276,0	412,0

Tarkastellaan lähemmin vuonna 1971 yksivuotiaiden vuosiluokkaa, jonka saalistiedot on rengastettu taulukossa.

Perinteisen VPA-mallin mukaan viimeiseen tarkasteluun otetun ikäryhmän kalastuskuolevuus on arvattava. Sen jälkeen populaation kehitys voidaan saalistilastosta arvioida, kun luonnollisen kuolevuuden arvo oletetaan tietyn suuruiseksi, yleensä vakioksi.

Tutkitaan nyt, kuinka viimeisen kalastuskuolevuuden arvaus vaikuttaa siihen, millaisia arvioita saadaan vuonna 1971 olleelle 1-vuotiaiden populaatiolle. Suoritetaan VPA-analyysi olettaen luonnollisen kuolevuuden arvo vakioksi kaikille ikäryhmille. Lasketaan VPA-malli 10 erilaisella luonnollisen kuolevuuden arvolla välillä 0,1-1 ja 15 erilaisella viimeisen kalastuskuolevuuden alkuarvauksella välillä 0,1-1,5.



Kuva 4.1. Populaation alkukoon estimaatti erilaisilla luonnollisen kuolevuuden ja viimeisen kalastuskuolevuuden arvoilla. Kuvassa b tulokset on esitetty tasa-arvokäyrinä (10^4 yksilöä).

Fig. 4.1. Estimates of recruitment as a function of different levels of natural mortality and terminal fishing mortality. (a) a three dimensional presentation and (b) a topographical presentation.

Kuvassa 4.1 havaitaan, että kalastuskuolevuus ja luonnollinen kuolevuus vaikuttavat vuosiluokan alkukokoon $N(0)$ vastakkaisesti. Mitä suuremmaksi luonnollinen kuolevuus ja mitä pienemmäksi kalastuskuolevuus arvioidaan sitä suuremmaksi arvioidaan vuosiluokan alkukokoa. Tämä johtuu siitä, että perinteisessä VPA:ssa käytetään hyväksi vain saalistilastoja. Mittaustuloksia kannan koosta ei ole. Näin ollen oletus pienestä kalastuskuolevuudesta johtaa suoraan oletukseen, että kanta on ollut verrattain suuri suhteessa saatuun saaliiseen. Toisaalta oletus pienestä luonnollisesta kuolevuudesta on yhtäpitävä oletuksen kanssa, jonka mukaan vuosiluokan koon pieneneminen johtuu lähes yksinomaan kalastuksesta ja siksi vuosiluokka on ollut vain vähän suurempi kuin siitä saatu yhteenlaskettu saalis vuodesta 0 vuoteen n (n = viimeinen havaintovuosi). Vastaavasti suuri luonnollinen kuolevuus merkitsee, että kalastuskuolevuus ja siten saaliit selittävät vain osan vuosiluokan pienenemisestä. Siksi tuloksena on, että vuosiluokan alkukoko on ollut huomattavasti suurempi kuin vuosiluokasta saatu yhteenlaskettu saalis.

Toinen merkille pantava seikka on, että yli- ja aliarviot vaikuttavat tuloksiin eri tavalla. Yliarviot luonnollisessa kuolevuudessa johtavat suurempiin poikkeamiin vuosiluokan alkukoon arviossa kuin vastaavankokoiset aliarviot. Vastaavasti kalastuskuolevuuden aliarviointi aiheuttaa suuremman poikkeaman kuin kalastuskuolevuuden yliarviointi (kuva 4.1). Ilmiö johtuu käytettävien yhtälöiden epälineaarisuudesta.

Saadun tuloksen mukaan mallilla saadun populaatioestimaatin herkkyyks kasvaa, mikäli kalastuskuolevuuden alkuarvaus on pieni ja luonnollisen kuolevuuden arvo suuri (kuva 4.1 a ja b).

Tämä merkitsee, että verrattain pieni virhe luonnollisen kuolevuuden arvauksessa voi muuttaa lasketun rekryyttimäärän ratkaisevasti, jos luonnollinen kuolevuus on suuri ja kalastuskuolevuus pieni (kuva 4.1). Suhteelliset poikkeamat vuosiluokan alkukoossa riippuvat luonnollisen kuolevuuden ja viimeisimmän vuoden kalastuskuolevuuden arvosta laadullisesti samalla tavalla kuin absoluuttiset poikkeamat, joskaan erot eivät ole yhtä suuret. Jos esimerkiksi luonnollinen kuolevuus on 0,8 ja viimeisen

vuoden kalastuskuolevuus 0,5 10 % virhearvio luonnollisessa kuolevuudessa aiheuttaa noin 20 % virheen ensimmäisen ikäryhmän koossa. Jos kalastuskuolevuus on yli 0,5 ja luonnollinen kuolevuus alle 0,4 tämän tyyppisen virheen merkitys pienenee. Esimerkiksi kalastuskuolevuuden arvolla 0,6 ja luonnollisen kuolevuuden arvolla 0,2 10 % virhearvio luonnollisessa kuolevuudessa johtaa alle 10 % virheeseen ensimmäisen ikäryhmän koossa. Virhelähde on kuitenkin pidettävä mielessä, varsinkin kun pyritään selvittämään vuosiluokkien voimakkuuden ja ympäristömuuttujien välistä suhdetta.

Vastaavasti voidaan analysoida arvausten vaikutus laskettuihin kalastuskuolevuuksiin. Pope (1972) on osoittanut, että luonnollisen kuolevuuden ollessa vakio kalastuskuolevuuksien konvergenssi on sitä nopeampaa mitä suurempi viimeisen ikäryhmän kalastuskuolevuus on. Jos viimeinen kalastuskuolevuus arvataan liian pieneksi tarvitaan pitempi sarja saalishavaintoja kuin jos viimeinen kalastuskuolevuus arvataan liian suureksi ennen kuin lasketut kalastuskuolevuuden arvot vastaavat "todellisia".

4.3. Pienet parametrimuutokset - VPA-mallin herkkyys

4.31. Herkkyysmallin tilansiirtomatriisi

Oletetaan, että systeemiä voidaan kuvata differentiaaliyhtälöllä:

$$\dot{x}(t) = f(x(t), \theta, t) \quad (4.1)$$

missä: θ = skalaariarvoinen vakioparametri

jonka nominaaliarvo on $\bar{\theta}$.

x = tilavektori

Olkoon lisäksi systeemin alkutila x_0 määritelty:

$$x_0 = x_0(\theta) \quad \bar{x}_0 = x_0(\bar{\theta}) \quad (4.2)$$

Yhtälön (4.1) ratkaisu alkuehdolla (4.2) on muotoa:

$$x = x(t, \theta)$$

oleva funktio.

Ko. funktio voidaan hyvin yleisillä ehdoilla laajentaa sarjakehitelmäksi parametrin nominaaliarvon läheisyydessä (Rinaldi et al. 1979). Tällöin saadaan:

$$x(t, \theta) = \bar{x}(t) + \left[\frac{\partial x(t, \theta)}{\partial \theta} \right]_{\bar{\theta}} (\theta - \bar{\theta}) + \dots$$

missä: $\bar{x}(t) = x(t, \bar{\theta})$ on ko. yhtälön ratkaisua vastaava nominaaliratkaisu.

Tilavektorin onttaisderivaattaa parametri θ suhteen kutsutaan herkkyysvektoriksi. Sitä merkitään seuraavassa symbolilla s , joka määritellään:

$$s(t) = \left[\frac{\partial x}{\partial \theta} \right]_{\bar{\theta}}$$

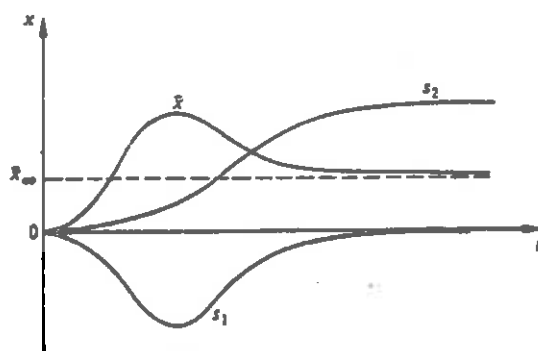
Edellä esitetyn perusteella poikkeutetun parametrin tapauksessa muuttunut ratkaisu saadaan helposti yhtälöstä:

$$x(t, \theta) = \bar{x}(t) + s(t)(\theta - \bar{\theta}) \quad (4.3)$$

Yhtälön (4.3) käyttö edellyttää luonnollisesti, että vektori s tunnetaan.

Mikäli tarkasteltavassa mallissa on useita parametreja $\theta_1, \theta_2, \dots$, saadaan herkkyysvektorien s_1, s_2, \dots tuntemisella arvokasta tietoa systeemin käyttäytymisestä. Tarkastellaan esimerkiksi kuvaa 4.2. Olkoon siinä $\bar{x}(t)$ ensimmäisen kertaluvun differentiaalisysteemin nominaaliratkaisu. Vastaavasti käyrät s_1 ja s_2 ovat herkkyyskertoimia parametrien θ_1 ja θ_2 suhteen. Kuvan perusteella voidaan sanoa parametrin θ_1 aiheuttavan ensimmäisen "patin" nominaalitulassa ja parametrin θ_2 aiheuttavan systeemin asymptotoittisen käyttäytymisen myöhemmin.

Eräänä johtopäätöksenä tästä voidaan esittää se, että herkkyysanalyysiä voidaan käyttää hyväksi mallin rakennetta asetettaessa ja arvioitaessa.



Kuva 4.2. Nominaaliratkaisu $\bar{x}(t)$ ja herkkyyskertoimet s_1 ja s_2 (Rinaldi et al. 1979).

Fig. 4.2 The nominal solution and the sensitivity parameters (Rinaldi et al. 1979).

Voidaan helposti osoittaa, että vektori $s(t)$ toteuttaa seuraavan vektoriarvoisen differentiaaliyhtälön (Rinaldi et al. 1979)

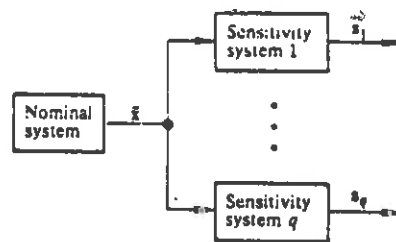
$$\dot{s} = \left[\frac{\partial f(x, \bar{\theta}, t)}{\partial x} \right]_s + \left[\frac{\partial f(\bar{x}, \theta, t)}{\partial \theta} \right]_{\bar{\theta}} \quad (4.4)$$

alkuehdolla:

$$s(0) = \begin{bmatrix} \frac{\partial x_0}{\partial \theta} \end{bmatrix}_{\bar{\theta}} \quad (4.5)$$

Näin ollen herkkyysvektori on systeemin 4.1 tilavektori, jota voidaan kutsua herkkyysysteemiksi. Se on lineaarinen huolimatta mahdollisesta systeemin (4.1) epälineaarisuudesta.

Tästä johtuen herkkyysvektorit voidaan usein määrittellä analyttisesti. Joka tapauksessa ko. vektorit voidaan laskea numeerisesti simuloiden kuvan 4.3 etenemisjärjestystä käyttäen.



Kuva 4.3. Herkkyysvektorien laskenta (Rinaldi et al. 1979).
Fig. 4.3. The calculation of sensitivity systems (Rinaldi et al. 1979).

Tarkastellaan seuraavassa, kuinka herkkä ennustava VPA-malli (kaava 2.6) on valituille parametriarvoille f ja m sekä alkuehdoille $N(0)$ ja $C(0)$.

Alkutilojen merkitys

Alkutilojen merkitys ennustavassa VPA:ssa näkyy suoraan käytettävistä yhtälöistä:

$$N_0(t) = N_0 e^{-Z\Delta t}$$

=> jos N_0 :aa poikkeutetaan N :n verran, poikkeaa $N(t)$ tasan $(N_0 - N)e^{-Z\Delta t}$:n verran

Vastaavasti:

$C(t)$:n herkkyys N_0 :lle näkyy suoraan lausekkeesta

$$C(t) = N_0 \cdot \left(\frac{f}{Z}\right)(1 - e^{-Z\Delta t})$$

$N(t)$ ei ole riippuvainen $C(0)$:sta => Näin se ei ole myöskään herkkä sille.

$C(t)$ on lineaarisesti herkkä $C(0)$:lle.

Parametrien merkitys

Muodostetaan kaavojen (4.4) ja (4.5) perusteella herkkyysyhtälöt parametrien f ja m suhteen. Suureita merkitään siten, että esimerkiksi parametrin f suhteen muodostettu herkkyysmalli muuttujalle N on $S_{N,f}(t)$, missä (t) tarkoittaa aikariippuvuutta.

Lähtökohtana on VPA-malli

$$\begin{pmatrix} \dot{N} \\ \dot{C} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} Z & 0 \\ f & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N \\ C \end{pmatrix} \quad (4.6)$$

(a) Herkkyysmalli parametrin f suhteen:

$$S'_{N,f}(t) = -zS_{N,f}(t) - N(t)$$

$$S'_{C,f}(t) = fS_{N,f}(t) + N(t) \quad (4.7)$$

alkuehto $S_{N,f}(0) = 0$ ja $S_{C,f}(0) = 0$

(b) Herkkyysmalli parametrin m suhteen

$$S'_{N,m}(t) = -zS_{N,m}(t) - N(t)$$

$$S'_{C,m}(t) = fS_{C,m} \quad (4.8)$$

$$\text{alkuehto } S_{N,m}(0) = 0 \quad \text{ja } S_{C,m} = 0$$

Johdetaan tässä esimerkiksi kannan herkkyysvektori parametrin f suhteen (4.7, edellinen yhtälö).

Oletetaan, että $t_0 = 0$

$$(i) \quad S_{N,f}(t) = -zS_{N,f}(t) - N(t)$$

Tämä on ei-homogeeninen differentiaaliyhtälö, joka voidaan ratkaista esimerkiksi vakion varioinnilla. Ratkaistaan ensin yhtälön homogeeninen osa:

$$S_{N,f}(t) = -zS_{N,f}(t)$$

Integroimalla saadaan

$$\ln S_{N,f} = -zt + A, \text{ missä } A \text{ on integroimisvakio}$$

josta seuraa

$$(ii) \quad S_{N,f} = A' e^{-Zt}$$

Oletetaan, että A' on aikariippuva ja sijoitetaan ratkaisu (ii) yhtälöön (i). Tällöin saadaan

$$A' e^{-Zt} = N(t). \text{ Koska } N(t) = N_0 e^{-Zt} \text{ saadaan integroimalla}$$

(iv) $A' = \int -N_0 dt + B$, missä B on integroimisvakio. Tästä saadaan yksi erityisratkaisu valitsemalla $B = 0$.

Differentiaaliyhtälön yleinen ratkaisu saadaan homogeenisen yhtälön yleisen ratkaisun ja yhden erityisratkaisun summana.

Tästä seuraa:

$$(v) S_{N,f}(t) = (-N_0 t e^{-Zt} + A' \exp(-Zt))$$

Ottamalla huomioon alkuehto $S_{N,f}(0) = 0$ saadaan $A' = 0$

Ratkaisuksi saadaan siten:

$$(vi) S_{N,f}(t) = -N_0 t e^{-Zt}$$

Näin jokaiselle herkkyysvektorille voidaan johtaa yhtälö. Kätevämpää on kuitenkin käyttää matriisilaskentaa.

Muodostetaan VPA-mallista ja herkkyysmalleista (4.7) ja (4.8) yhdistetty malli, ja ratkaistaan sen tilansiirtomatriisi. Tulokseksi saadaan systeemi, joka samanaikaisesti kattaa paitsi VPA-mallin ratkaisun, myös herkkyysjärjestelmän ratkaisut. Yhdistetty VPA-herkkyysmalli voidaan kirjoittaa matriisiyhtälön muotoon (vrt. yhtälö 2.2). Herkkyyskerroin $S_{N,m}$ on jätetty pois mallista, koska se on identtisesti sama kuin $S_{N,f}$.

$$\begin{pmatrix} N' \\ C' \\ S'_{N,f} \\ S'_{C,f} \\ S'_{C,m} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} Z & 0 & 0 & 0 & 0 \\ f & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -1 & 0 & -Z & 0 & 0 \\ 1 & 0 & f & 0 & 0 \\ 0 & 0 & f & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N \\ C \\ S_{N,f} \\ S_{C,f} \\ S_{C,m} \end{pmatrix} \quad (4.9)$$

Käytetään tilansiirtomatriisin muodostamisessa Laplace tekniikkaa (ks. liite 1).

$$\Phi = L^{-1} (sI - A)^{-1} = L^{-1}(B)^{-1} \quad (4.10)$$

$$(sI - A) = \begin{pmatrix} s+Z & 0 & 0 & 0 & 0 \\ -f & s & 0 & 0 & 0 \\ +1 & 0 & s+Z & 0 & 0 \\ -1 & 0 & -f & s & 0 \\ 0 & 0 & -f & 0 & s \end{pmatrix} \quad (4.11)$$

Koska (4.11) on alakolmiomatriisi on sen käänteismatriisin määrittäminen yksinkertaista ja saadaan seuraava yhtälö.

$$B^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{1}{(s+Z)} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{f}{s(s+Z)} & \frac{1}{s} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{-1}{(s+Z)^2} & 0 & \frac{1}{(s+Z)} & 0 & 0 \\ \frac{1}{(s(s+Z))} - \frac{f}{s(s+Z)^2} & 0 & \frac{f}{s(s+Z)} & \frac{1}{s} & 0 \\ \frac{-f}{s(s+Z)^2} & 0 & \frac{+f}{s(s+Z)} & 0 & \frac{1}{s} \end{pmatrix} \quad (4.12)$$

Tulos (4.12) voidaan tarkistaa, koska määritelmän mukaan $(sI - A)B^{-1} = I$ (yksikkömatriisi).

Jotta käänteinen Laplace-muunnos saataisiin helposti, kehitetään lauseke (4.12) osamurtojen avulla. Saadaan:

$$B^{-1} = \begin{bmatrix} \frac{1}{s+Z} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{f}{Z} \frac{1}{s} - \frac{1}{s+Z} & \frac{1}{s} & 0 & 0 & 0 \\ \frac{-1}{(s+Z)^2} & 0 & \frac{1}{(s+Z)} & 0 & 0 \\ \frac{1}{Z} \frac{1}{s} + \frac{1}{s+Z} - \frac{f}{Z^2} \frac{1}{s} + \frac{f}{Z} \frac{1}{s+Z} + \frac{f}{Z} \frac{1}{(s+Z)^2} & 0 & \frac{f}{Z} \frac{1}{s} - \frac{1}{s+Z} & \frac{1}{s} & 0 \\ -\frac{f}{Z^2} \frac{1}{s} + \frac{f}{Z^2} \frac{1}{s+Z} + \frac{f}{Z} \frac{1}{(s+Z)^2} & 0 & \frac{f}{Z} \frac{1}{s} - \frac{1}{s+Z} & 0 & \frac{1}{s} \end{bmatrix} \quad (4.13)$$

Matriisista (4.13) saadaan käänteinen Laplace-muunnos liitteessä 1 esitetyn taulukon mukaisten alkeismuunnosten avulla. Tästä saadaan tilansiirtomatriisille A ratkaisu (4.14).

$$A = \begin{bmatrix} e^{-Z\Delta t} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{f}{Z} (1 - e^{-Z\Delta t}) & 1 & 0 & 0 & 0 \\ -te^{-Z\Delta t} & 0 & e^{-Z\Delta t} & 0 & 0 \\ \frac{1 - e^{-Z\Delta t}}{Z} - \frac{f}{Z^2} + \frac{f}{Z^2} e^{-Z\Delta t} + \frac{f}{Z} \Delta t e^{-Z\Delta t} & 0 & \frac{f}{Z} (1 - e^{-Z\Delta t}) & 0 & 0 \\ -\frac{f}{Z^2} + \frac{f}{Z^2} e^{-Z\Delta t} + \frac{f}{Z} \Delta t e^{-Z\Delta t} & 0 & \frac{f}{Z} (1 - e^{-Z\Delta t}) & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (4.14)$$

Differentiaaliyhteisjärjestelmän (4.9) ratkaisu voidaan siten kirjoittaa muodossa (4.15).

$$\begin{pmatrix} N(t) \\ C(t) \\ S_{N,f}(t) \\ S_{C,f}(t) \\ S_{C,m}(t) \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} N(0) \\ C(0) \\ S_{N,f}(0) \\ S_{C,f}(0) \\ S_{C,m}(0) \end{pmatrix} \quad (4.15)$$

On tärkeää huomata, että herkkyyskertoimet (S) ovat ajan funktioita. Alkuehtojen mukaan kaikkien herkkyyskertoimien arvo = 0 ajanhetkellä $t=0$.

Kumuloituva saalis on myös = 0, kun $t=0$. Ottamalla nämä alkuarvot huomioon (4.15) voidaan kirjoittaa yksinkertaiseen muotoon.

$$\begin{pmatrix} N(t) \\ C(t) \\ S_{N,f}(t) \\ S_{C,f}(t) \\ S_{C,m}(t) \end{pmatrix} = A \begin{pmatrix} N(0) \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} \quad (4.16)$$

Yhtälön (4.16) avulla kyetään laskemaan systeemin tila ja herkkyys minä tahansa ajanhetkenä, mille tahansa parametrien f ja m yhdistelmälle. Olennaista on, että tarkastelujakson alkuajankodaksi määritellään $t=0$.

Esimerkkinä on kuvassa 4.4 esitetty muuttujien N ja C sekä herkkyyskertoimien aikakehitys, kun $N(0)=1000$, $m=0,2$ ja $f=0,8$. Herkkyysskertoimilla $S_{N,f}(t) = S_{N,m}(t)$ ja $S_{C,f}(t)$ on äärikohtia, ts. tietyn ajan kuluttua alkuehdestä poikkeama parametrissä aiheuttaa maksimaalisen poikkeaman parametrissä. Äärikohtien sijainti on riippuvainen parametriarvoista. Tätä voidaan tutkia herkkyysyhtälöiden derivaattoja tarkastelemalla.

Tarkastellaan esimerkiksi kalakanta-arvion suurinta herkkyyttä parametrien m ja f suhteen. Yhtälön (4.14) mukaan herkkyys molemmille parametreille voidaan laskea yhtälöstä:

$$S_{N,f}(t) = -(te^{-Z\Delta t})N(0)$$

josta derivoimalla saadaan:

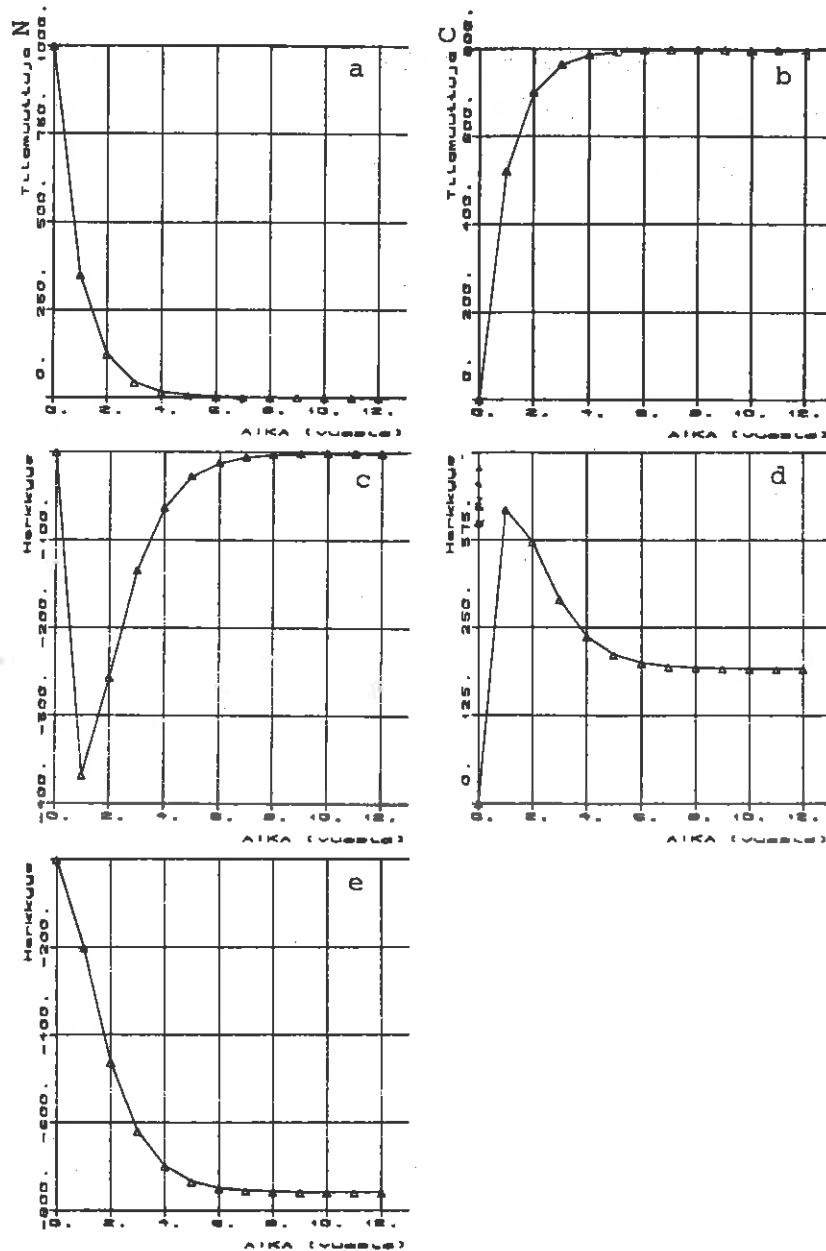
$$S'_{N,f}(t) = -N(0)e^{-Z\Delta t} + N(0)Z te^{-Z\Delta t} \quad (4.17)$$

Etsimällä derivaatan nollakohta löydetään ajanhetki, jolloin ääriarvo esiintyy.

Saadaan:

$$t = 1/Z$$

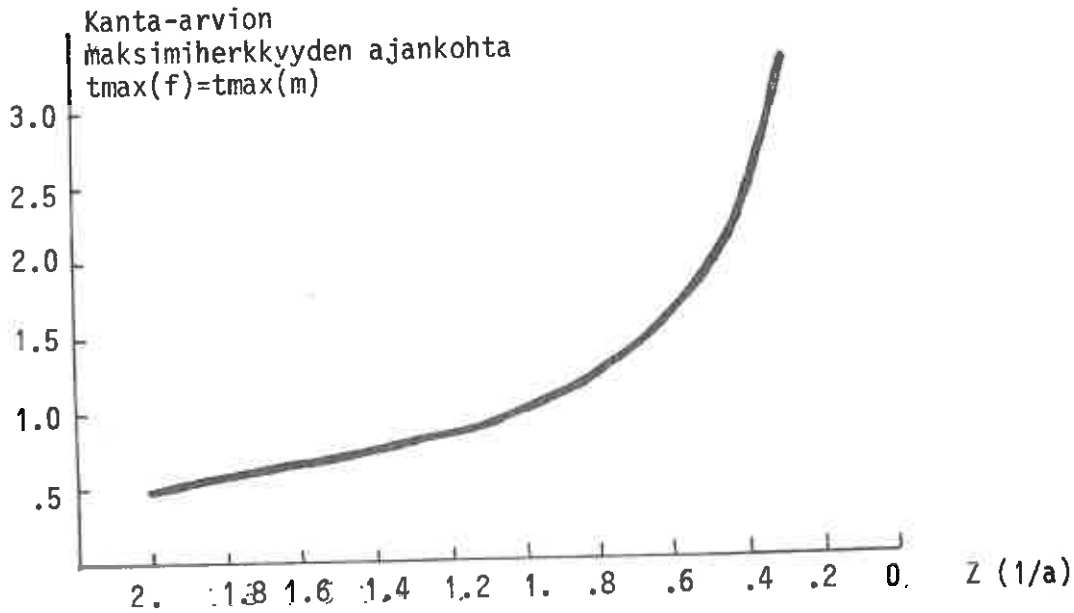
Toisin sanoen mitä pienempi kokonaiskuolevuuden arvo on, sitä kauemmaksi siirtyy mallin suurin epätarkkuus. Kanta-arvion suurimman herkkyyden esiintymisajankohta kokonaiskuolevuuden funktiona on esitetty kuvassa 4.5. Tämä selittyy sillä, että vuosiluokan koko ei määräydy yksistään kuolevuuden tason vaan myös kuolevuuden vaikutusajan perusteella. Koska Z kuvaa hetkellistä arvoa, joka vaikuttaa vuosiluokan koon muutosnopeuteen yhtälön $dN/dt = -ZN$ mukaan, kannan koko hetkellä t on riippuvainen sekä Z :n että t :n arvosta ($N(t) = N_0 \exp(-Zt)$). Jos Z on suuri, tulevat virheet nopeasti ilmi. Jos taas Z on pieni, poikkeamat kumuloituvat pitkän ajan kuluessa (kuva 4.6). Kun poikkeama on saavuttanut maksimiarvonsa poikkeamat pienenevät jälleen. Ilmiö johtuu siitä, että vuosiluokan koko on pienentynyt siinä määrin, että absoluuttiset poikkeamat eivät voi olla suuria. Suhteellinen poikkeama kasvaa kuitenkin kasvamistaan.



Kuva 4.4. Parametriherkkyysanalyysi kun $f=0,8$ ja $m=0,2$.

a) Kannan koko N , b) kumuloitunut saalis C , c) herkkyys $S_{N,f}$ ja $S_{N,m}$, d) herkkyys $S_{C,f}$ ja e) herkkyys $S_{C,m}$.

Fig.4.4. The estimated changes in cohort size and cumulative catch and the sensitivity parameters as a function of time for the catch equations, when $N(0)=1000$, $f=0.8$ and $m=0.2$. a) the size of the cohort; b) the cumulative catch; c) the sensitivity parameter of the cohort size with respect to the natural mortality and the fishing mortality; d) the sensitivity parameter of the cumulative catch with respect to fishing mortality; e) the sensitivity of the cumulative catch with respect to the natural mortality.



Kuva 4.5. Kalakanta-arvion maksimiherkkyys Z :n funktiona.

Fig. 4.5. The maximum of the sensitivity parameter of the cohort size with respect to the natural or fishing mortality as a function function of the total mortality ($Z=f+m$).

4.32 Herkkyyskertoimien käyttö

Herkkyysvektori ja sen aikariippuvuus antaa sinänsä perustietoa mallin käyttäytymisestä. Saatuja herkkyyskertoimien yhtälöitä voidaan kuitenkin myös käyttää, kun halutaan selvittää, miten annettu poikkeama parametriarvossa vaikuttaa mallin tuloksiin.

Kun halutaan arvioida parametripoikkeaman vaikutus mallin tuloksiin käytetään lähtökohtana yhtälöä (4.3). Yhtälön käyt-

tämiseksi on laskettava herkkyyškertoimen arvo luvun 4.31 yhtälöiden perusteella. Siten esimerkiksi parametriyhdistelmällä $f=0,8$, $m=0,2$ saaliin herkkyyškerroin kalastuskuolevuuden suhteen ($S_{C,f}$) on 425, kun $t=1$ ja $N(0)=1000$. Tämän jälkeen esimerkiksi 10 prosenttiyksikön poikkeaman vaikutusten arviointi on suoraviivaista. Yhtälöstä (4.3) saadaan:

$$C(1,f) = 506 + 425(0,88-0,8) \quad (4.18)$$

Nominaaliarvo on tässä tapauksessa 506. $C(1,f)$ on nyt 540 ja prosenttuaalinen poikkeama on siten $100(540-506)/506=6,7$ %. Vastaavalla tavalla saadaan kannan koon herkkyyš samalle parametrimuutokselle. $S_{N,f}(1)=-271$ ja

$$N(1,f) = 370 - 271(0,08) = 340,$$

josta saadaan prosenttuaalinen poikkeama, joka on 5,8 %.

Tutkimalla eri parametriyhdistelmiä havaitaan, että luonnollinen kuolevuus on verrattain vähämerkityksellinen epävarmuustekijä lyhyen aikavälin ennusteissa, ts. 10 % poikkeama parametriarvossa aiheuttaa poikkeaman saalisennusteessa, joka on huomattavasti pienempi kuin 10 %. Suhteellinen herkkyyš kasvaa kuitenkin, kun luonnollinen kuolevuus suurenee. Siten 50 % poikkeama $m:n$ arvossa aiheuttaa parametriyhdistelmällä $m=0,2$ ja $f=0,1$ 5 % poikkeaman saalisennusteessa. Parametriyhdistelmällä $m=0,9$ ja $f=0,1$ 10 % poikkeama $m:n$ arvossa aiheuttaa myös noin 5 % poikkeaman. Pitkän aikavälin ennusteissa luonnollisen kuolevuuden merkitys suurenee ja esimerkiksi viiden vuoden ennusteissa se on monilla parametriyhdistelmillä jo yhtä (tai tärkeämpi) tärkeä kuin kalastuskuolevuus. Tämän pystyy myös arvioimaan pelkästään tarkastelemalla herkkyyškerroimien aika-riippuvuutta. Ajanjaksolla $t = 1$ herkkyyškerroin kalastuskuolevuuden suhteen on suurempi kuin herkkyyškerroin luonnollisen kuolevuuden suhteen, mutta tilanne muuttuu kun $t > 2$ (vrt. kuva 4.4).

5. Johtopäätökset

Työssä on tutkittu VPA-mallin herkkyyttä parametrimuutosten suhteen sekä kuvattu yleistä herkkyyksianalyysimenetelmää. Tulokset osoittivat, että populaatioanalyysin avulla arvioitu rekryyttien lukumäärä on verrattain luotettava, kun kalastuksen kohteena on monta ikäryhmää, kun luonnollinen kuolevuus on pieni ($m < 0,3$) ja kun kalastuskuolevuus on merkittävä kuolevuuden aiheuttaja ($f > 0,4$). Tämä merkitsee käytännössä, että populaatioanalyysi on käyttökelpoinen tutkittaessa tehokkaan kalastuksen kohteena olevien pitkäikäisten kalojen populaatiodynamiikkaa, edellyttäen, että saalisarviot ja näytteet saaliiden ikäjakamasta ovat luotettavat ja perustuvat usean vuoden aineistoihin (5 - 10 vuotta). Näissä olosuhteissa VPA tarjoaa mahdollisuuden analysoida kannan koossa ja rekrytoinnissa tapahtuneita muutoksia. Jos sen sijaan tutkimuksen kohteena oleva laji on lyhytikäinen ja kalastettava osakanta koostuu vain muutamasta ikäryhmästä VPA ei ole käyttökelpoinen. Korkea ja vaihteleva luonnollinen kuolevuus aiheuttaa helposti virheitä populaatioarvioissa. Näissä tapauksissa perinteellinen VPA ei ole suositeltava. Esimerkiksi yksikkösaaliisiin tai kaikuluotaukseen perustuva kannan koon seuranta lienee hedelmällisempi lähestymistapa. Näitä vaihtoehtoja ei kuitenkaan ole Suomessa vielä syvällisesti tutkittu.

Pienten parametrimuutosten tutkiminen osoitti, että kuolevuusparametriarvojen poikkeamat aiheuttivat maksimaalisen absoluuttisen poikkeaman kannan koon arvioissa ajanhetkellä, joka on riippuvainen hetkellisen kokonaiskuolevuuden arvosta. Kun $Z = 1$, maksimaalinen poikkeama havaitaan vuoden päästä. Käytännössä tulokset merkitsevät, että käytettäessä VPA ennustuksiin tehdään suurin absoluuttinen ennustusvirhe ensimmäisenä ennustusvuonna, kun Z on noin 1. Tämä ei kuitenkaan merkitse sitä, että ennustukset paranisivat ensimmäisen ennustusvuoden jälkeen, koska mitä kauemmas tulevaisuuteen ennustetaan, sitä suuremmaksi kasvaa suhteellinen poikkeama.

Saalisennusteet ovat lyhyen aikavälin ennusteissa herkimmät kalastuskuolevuuden muutoksille. Kun luonnollinen kuolevuus on korkea ja ennustusaikaväli pitkä luonnollisen kuolevuuden mer-

kitys korostuu. Tämäkin havainto korostaa VPA:n soveltuvuutta ennen kaikkea pitkäikäisille ja pienen luonnollisen kuolevuuden omaaville kannoille. Rajoitus on tärkeä myös siksi, että rekrytoinnin merkitys saaliissa korostuu lyhytikäisillä lajeilla. Rekrytointia VPA ei kykene ennustamaan.

VPA:n herkkyyksanalyysi on osoittanut, että VPA on käyttökelpoinen työväline monissa kalakanta-arviointiin liittyvissä tehtävissä, mutta että sillä on tärkeitä rajoituksia, jotka eräissä tilanteissa voivat aiheuttaa huomattavaa epävarmuutta tuloksissa. Ympäristömuutosten vaikutusten arvioinnin ja kalastuksen säätelyn kannalta tämä merkitsee, että kalakannoista ja kalastuksesta tulisi olla muutakin informaatiota kuin pelkkä saalistilasto ja saalisnäytteet, kun pyritään mahdollisimman tarkkoihin ennusteisiin ja arvioihin.

Kiitokset

TkT Veijo Kaitalan parannusehdotukset ja huomautukset paransivat tekstiä huomattavasti.

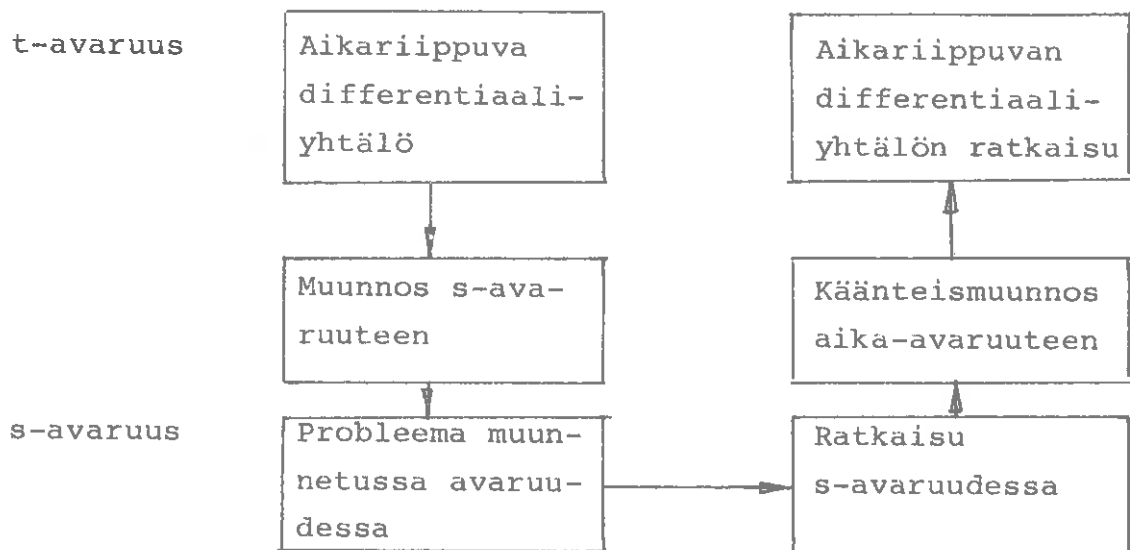
Kirjallisuus

- Fry, F. E. J. 1949. Statistics of a lake trout fishery. *Biometrics* 5, s. 27-67.
- Gulland, J. A. 1965. Estimation of mortality rates. Annex to Arctic Fisheries Group Report. Council Meeting of ICES 1965. 9 s. Mimeo.
- Lin, S.H., Fan, L., t., and Hwang, G., L., 1973. Digital Simulation of the effect of thermal discharge on Stream water quality. *Water Res. Bull.* 9, s. 689-702.
- Pope, J. G. 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Bull ICNAF* 9, s. 65-74.
- Pope, J. G. 1977. Estimation of fishing mortality, its precision and implications for the management of fisheries. Teoksessa J. H. Steele (toim.) *Fisheries Mathematics*. London. Academic Press. s. 63-74.
- Pope, J. G. & J. G. Shepherd 1982. A simple method for the consistent interpretation of catch-at-age-data. *J. Cons. int Explor. Mer* 40, s. 176-184.
- Pope, J. G. & J. G. Shepherd 1985. A comparison of the performance of various methods for tuning VPA:s using effort data. *J. Cons. int. Explor. Mer* 42, s. 129-151.
- Rinaldi, 1978. Sensitivity Analysis of Generalized Streeter - Phelps Models. *Advances in Water Resources* 1, s. 141-146
- Rinaldi, S., R. Soncini-Sessa, H. Stehfest & H. Tamura 1979. *Modelling and control of river quality*. London. McGraw-Hill. 380 s.
- Stehfest, 1977. *Mathematical Modelling of Self-Purification on Rivers*. Iiasa PP-77-11 92 s.

DIFFERENTIAALIYHTÄLÖSYSTEMIN TILANSIIRTOMATRIISIN MÄÄRÄÄMINEN
LAPLACE-MUUNNOKSELLA:

(1) Muunnostekniikoista

Laplace muunnosten perusajatus voidaan havainnollistaa kuvan 1. periaatekaaviolla:



Ongelman ratkaisu s-avaruudessa on usein helpompaa kuin aika-avaruudessa. Tästä syystä differentiaaliyhtälö muunnetaan ensin ns. s-avaruuteen. Muunnosta varten on olemassa taulukoita (liitteen lopussa tavallisimmat muunnokset). Probleema ratkaistaan sitten s-avaruudessa. Tämän jälkeen tehdään samoja taulukoita apuna käyttäen käänteismuunnos ja saadaan tuloksena ajasta riippuvan differentiaaliyhtälön ratkaisu. Tarkemmin Laplace muunnosten tekniikkaan voi perehtyä esimerkiksi Bajbaj et alin (1977) ja Braunin (1978) kirjojen avulla.

Logaritmimuunnokset ovat Laplace-muunnoksia yleisemmin tunnettu muunnostekniikka, joiden periaate on kuitenkin analoginen. Oletetaan, että on kerrottava keskenään kaksi lukua 2.867 ja 5.789. Oletetaan edelleen, ettei kertolaskusääntöjä tunneta. Tehdään nyt logaritmimuunnos:

$\ln(2.867 \cdot 5.789) = \ln(2.867) + \ln(5.789)$. Taulukoiden avulla voidaan löytää kahden logaritmin arvot. Ratkaistavaksi tulee nyt yhteenlaskutehtävä, josta saadaan:

$$\ln(2.867 \cdot 5.789) = 1.05327 + 1.75596 = 2.8092.$$

Ottamalla käänteisen logaritmimuunnoksen, saadaan tulokseksi 16.597, mikä on alkuperäisen kertolaskun vastaus.

(2) Tilansiirtomatriisin ratkaiseminen

Differentiaalisysteemien teorian mukaan, voidaan systeemin tilansiirtomatriisi ratkaista kaavasta:

$$\Phi(t_0, t) = L^{-1}(sI - F)^{-1}$$

missä: L^{-1} on käänteinen Laplace muunnos
 $^{-1}$ tarkoittaa käänteismatriisia.

Käytettävissä on siis tieto, että ratkaisemalla yhtälön mukainen s -avaruuden probleema (kääntämällä matriisi $(sI - F)$ ja etsimällä tulokselle käänteinen Laplace muunnos, saadaan tulokseksi haluttu differentiaaliyhtälön tilansiirtomatriisi.

Esimerkki:

VPA-mallin F -matriisi on:

$$F = \begin{pmatrix} -z & 0 \\ f & 0 \end{pmatrix}$$

$$\text{Tällöin } (sI - F)^{-1} = \begin{pmatrix} s+z & 0 \\ -f & s \end{pmatrix}^{-1}$$

Käännetään $sI-F$, saadaan käänteismatriisin määritelmästä:

$$\begin{pmatrix} s+z & 0 \\ -f & s \end{pmatrix} \begin{pmatrix} a & c \\ b & d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$$

Saadaan tulokseksi muutamien laskutoimitusten jälkeen:

$$(sI-F)^{-1} = \begin{pmatrix} 1/(s+z) & 0 \\ f/s(s+z) & 1/s \end{pmatrix}$$

Ottamalla edellisestä käänteinen Laplace-muunnos saadaan:

$$\Phi(t_0, t) = \Phi(t) = \begin{pmatrix} e^{-z\Delta t} & 0 \\ f(1-e^{z\Delta t})/z & 1 \end{pmatrix}$$

Tällöin VPA-mallin 1 kohortin ratkaisu saa muodon:

$$X(t) = \begin{pmatrix} N(t) \\ C(t) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} e^{-z\Delta t} & 0 \\ f(1-e^{z\Delta t})/z & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} N(t_0) \\ C(t_0) \end{pmatrix}$$

Kirjallisuus:

Bajbaj, A. C., Mustoe, L. R., Walker, D., 1977. Advanced Engineering Mathematics, John Wiley & Sons. 578 p.

Braun, M., 1978. Differential Equations and Their Applications An introduction to applied mathematics. 2nd edition. 517 p.

Sage, A. P., 1978. Linear Systems Control, Pitman Publishing Ltd, 546 p.

TAULUKKO 1. TYYPILLISIMPIEN AIKA-ALAISTEN FUNKTIOIDEN
LAPLACE-MUUNNOKSET (Sage, A. P. 1978)

$f(t)$	$F(s)$
1	$\frac{1}{s}$
$t^n (n \geq 0)$	$\frac{n!}{s^{n+1}} \left(\frac{\Gamma(n+1)}{s^{n+1}} \text{ if } n \text{ not an integer} \right)$
e^{-at}	$\frac{1}{s+a}$
$t^n e^{-at}$	$\frac{n!}{(s+a)^{n+1}}$
$\cos \omega t$	$\frac{s}{s^2 + \omega^2}$
$\sin \omega t$	$\frac{\omega}{s^2 + \omega^2}$
$\sin(\omega t + \phi)$	$\frac{s \sin \phi + \omega \cos \phi}{s^2 + \omega^2}$
$t^n \cos \omega t$	$\frac{n! (s + j\omega)^{n+1} + (s - j\omega)^{n+1}}{2 (s^2 + \omega^2)^{n+1}}$
$t^n \sin \omega t$	$\frac{n! (s + j\omega)^{n+1} - (s - j\omega)^{n+1}}{2j (s^2 + \omega^2)^{n+1}}$
$\sin \omega_1 t \sin \omega_2 t$	$\frac{2\omega_1 \omega_2 s}{[s^2 + (\omega_1 + \omega_2)^2][s^2 + (\omega_1 - \omega_2)^2]}$
$\cos \omega_1 t \cos \omega_2 t$	$\frac{s(s^2 + \omega_1^2 + \omega_2^2)}{[s^2 + (\omega_1 + \omega_2)^2][s^2 + (\omega_1 - \omega_2)^2]}$
$\sin \omega_1 t \cos \omega_2 t$	$\frac{\omega_1(s^2 + \omega_1^2 - \omega_2^2)}{[s^2 + (\omega_1 + \omega_2)^2][s^2 + (\omega_1 - \omega_2)^2]}$
$e^{-at} \sin(\omega t + \phi)$	$\frac{(s+a) \sin \phi + \omega \cos \phi}{(s+a)^2 + \omega^2}$

TAULUKKO 2. HYÖDYLLISTEN YLEISTEN OPERATIONAALISTEN
 FUNKTIOIDEN LAPLACE-MUUNNOKSET (Sage, A. 1978)

$f(t)$	$F(s)$
$f_1(t) + f_2(t)$	$F_1(s) + F_2(s)$
$\frac{df(t)}{dt}$	$sF(s) - f(0)$
$\frac{d^2f(t)}{dt^2}$	$s^2F(s) - sf(0) - \left. \frac{df(t)}{dt} \right _{t=0}$
$\frac{d^n f(t)}{dt^n}$	$s^n F(s) - \sum_{i=1}^n s^{i-1} \left. \frac{d^{n-i} f(t)}{dt^{n-i}} \right _{t=0}$
$\int_0^t f(\lambda) d\lambda = g(t)$	$\frac{F(s)}{s} + \frac{g(0)}{s}$
$\int_0^t \int_0^t f(\lambda_1) d\lambda_1 d\lambda_2 = \int_0^t g(\lambda_2) d\lambda_2 = h(t)$	$\frac{F(s)}{s^2} + \frac{g(0)}{s^2} + \frac{h(0)}{s}$
$af(t)$	$aF(s)$
$f(t/a)$	$aF(as)$
$f(t-a)$	$e^{-as}F(s)$
$e^{-at}f(t)$	$F(s+a)$
$tf(t)$	$-\frac{dF(s)}{ds}$
$\int_0^t f(\lambda)g(t-\lambda) d\lambda$	$F(s)G(s)$
$\lim_{t \rightarrow \infty} f(t)$	$\lim_{s \rightarrow 0} sF(s)$
$\lim_{t \rightarrow 0} f(t)$	$\lim_{s \rightarrow \infty} sF(s)$

POPULAATIOANALYYSI JA
 NEWTONIN ITERAATIO KALASTUSKUOLEVUUDEN f
 LASKEMISEKSI SAALIS- JA KALAKANTATIEDOISTA

(1) NEWTONIN ITERAATIOKAAVA

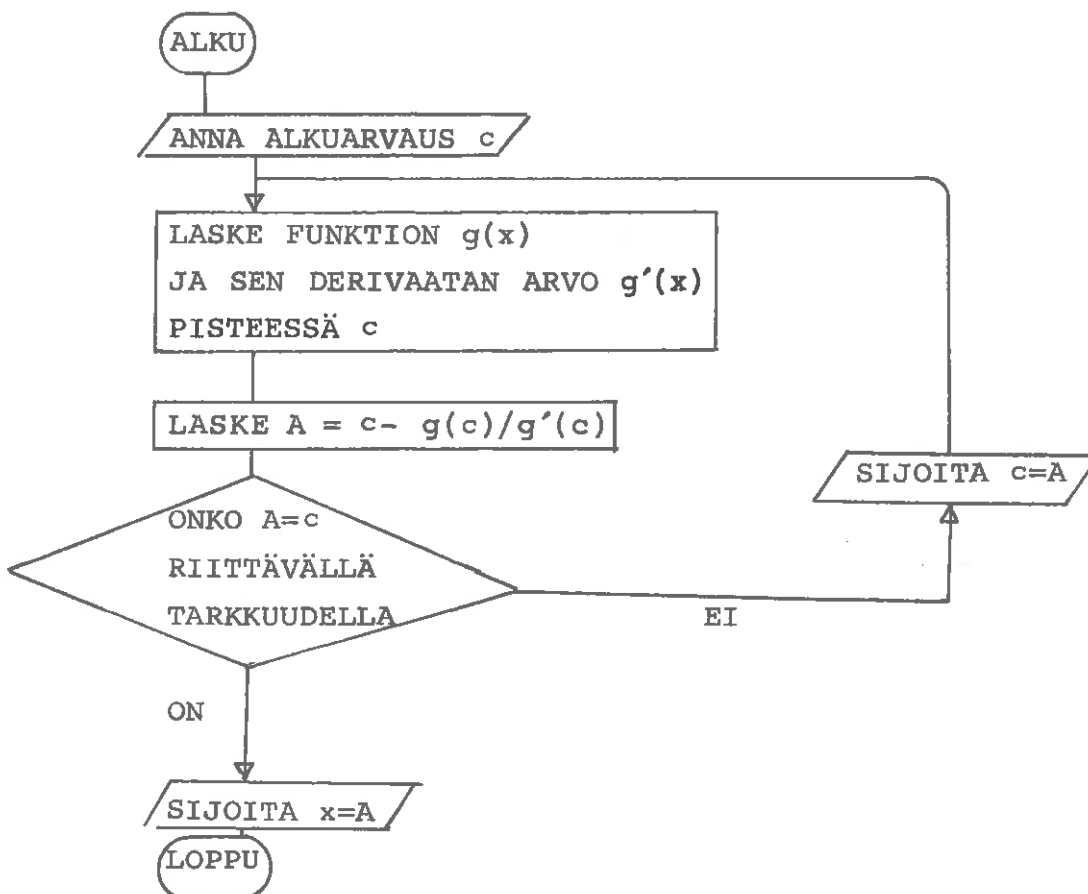
Newtonin kaava yhtälön $g(x)=0$ ratkaisemiseksi lähtien juuren likiarvosta c on seuraava:

$$x = c - \frac{g(c)}{g'(c)} - \frac{1}{2} \left(\frac{g''(c)}{g'(c)} \right) \left(\frac{g(c)}{g'(c)} \right)^2 - \dots$$

Ottamalla sarjakehitelmästä mukaan vain kaksi ensimmäistä termiä, saadaan:

$$x = c - \frac{g(c)}{g'(c)} \quad (1)$$

voidaan arvoa x etsiä kaavalla (1) toistaen sitä niin monta kertaa, että halutun tarkkuuden omaava x löytyy. Iteraatiosta voidaan esittää seuraava lohkokaavio:



(2) KALASTUSKUOLEVUUDEN APPROKSIMOINTI NEWTONIN KAAVALLA

Saalisyhtälö, josta f :n arvo voidaan ratkaista on seuraava:

$$g(f) = f(e^Z - 1)N_2/Z = fN_2e^Z/Z - fN_2/Z \quad (2)$$

missä N_2 on kanta-arvio tarkastelujakson lopussa.

Halutaan siis selvittää, millä f :n arvolla ko. saalis ja kanta ovat syntyneet.

Derivaatta $g'(f)$ voidaan johtaa, kun tunnetaan seuraavat derivoimissäännöt:

$$(1) \quad Y=UVW \quad \rightarrow \quad Y'=U'VW + UV'W + UVW'$$

$$(2) \quad Z=1/X \quad \rightarrow \quad Z'=-1/X^2$$

$$(3) \quad Q=e^x \quad \rightarrow \quad Q'=e^x$$

Derivoidaan lauseke (2) saadaan:

$$g'(f) = fN_2e^Z/Z + fN_2(-1/Z)(1/Z)e^Z + fN_2(1/Z)e^Z \\ - (1/Z)N_2 + (1/Z)(1/Z)fN_2$$

Kaunistelemalla saatua lauseketta, saadaan:

$$g'(f) = e^Z(m/Z + f)/Z - m/Z^2$$

Nyt kalastuskuolevuuden arvoa voidaan iteroida lausekkeella

$$f_{i+1} = f_i - \frac{f_i(e^{Z_i} - 1) - Z_i C/N_2}{(m/Z_i + f_i)e^{Z_i} - m/Z_i}$$

missä $Z_i = f_i + m$ ja C tarkasteluvälillä saatu saalis.

VPA-algoritmi

VPA-algoritmi pelkistyy kaavoihin:

$$N_{ij} = N_{i+1,j+1} e^{(f_{ij} + m_j)}$$

$$\Delta C_{ij} = f_{ij} N_{i+1,j+1} (e^{(f_{ij} + m_j)} - 1) / (f_{ij} + m_j)$$

missä: N_{ij} = Vuoden i alussa elävien j ikäisten kalojen populaatio

f_{ij} = j ikäisten kalojen kalastuskuolevuus vuonna i

m_j = j ikäisten kalojen luonnollinen kuolevuus
(oletetaan yleensä vakioksi vuodesta toiseen,
usein vakioksi jopa kaikenikäisille kaloille)

ΔC_{ij} = ikäluokan j kokonaissaalis vuonna i (yksilöä)

Merkitään Y = viimeinen vuosi, jolloin ko. vuosiluokasta on havaintoja

y = ensimmäinen vuosi, jolloin ko. vuosiluokasta on havaintoja

a = ko. vuosiluokan nuorin ikä aineistossa

A = ko. vuosiluokan vanhin ikä

Kun viimeinen f on arvattu, algoritmin laskentajärjestys on seuraava (Beyer ja Sparre 1984)

$$\Delta C_{ij} = f_{ij} N_{ij} (1 - \exp(-f_{ij} - m_j)) / (f_{ij} + m_j) \quad (1)$$

$$N_{i-1,j-1} = N_{ij} \exp(f_{i-1,j-1} + m_{j-1}) \quad (2)$$

$$\Delta C_{i-1,j-1} = \frac{f_{y-1,j-1} N_{ij} (\exp(f_{i-1,j-1} + m_{j-1}) - 1)}{f_{y-1,j-1} + m_{j-1}} \quad (3)$$

$$N_{i-2,j-2} = N_{i-1,j-1} \exp(f_{i-2,j-2} + m_{j-2}) \quad (4)$$

... jne.

Kirjallisuus

- Beyer, J. and Sparre, P. 1984. Modelling Exploited Marine Fish Stocks. In: Application of Ecological Modelling in Environmental Management, Part A pp. 485-582 S.E. Jorgensen (Ed.) Elsevier Developements in Environmental Modelling 4A.

Population analysis and its sensitivity to parameter changes

Summary

The population analysis model (VPA) is examined for its usefulness as a tool in stock assessments and in studies of fish stocks in areas subject to anthropogenous environmental impacts.

The derivation of the catch equations is presented and a matrix representation of the system governed by the equations is developed. The algorithm for using the catch equations for analysis of catch-at-age data is presented together with worked numerical examples. The algorithm of the separable VPA (Pope & Shepherd 1982) is also presented together with a worked example.

The sensitivity of the population analysis to alterations of the parameters is studied by numerical simulation in order to clarify the effects of changes in the natural mortality and the terminal fishing mortality. The estimates of recruitment based on VPA are shown to be sensitive to errors when the natural mortality is high (>0.5) and the fishing mortality low (<0.2).

The sensitivity of the catch equations to small parameter changes is examined by deriving the sensitivity parameters for the cohort size and the cumulative catch with respect to the fishing mortality and the natural mortality. The sensitivity parameter equations offer a versatile tool for studying the sensitivity of the system to changes in the mortalities when catch and stock size are predicted. For short-term predictions of catches a correct estimate of the fishing mortality is crucial, whereas the system is relatively insensitive to changes in the natural mortality. The estimate of the natural mortality is important for long-term predictions and predictions covering

a period of several years; in many cases it is more important than the fishing mortality. Estimates of stock size are equally sensitive to changes in the natural mortality and the fishing mortality.

The analysis of the catch equations showed that population analysis is mainly useful for exploited stocks consisting of long lived species, whose mortality is largely caused by fishing. When it is applied to short lived species with a high natural mortality, substantial errors may occur in the estimates of recruitment. This method of stock assessment is therefore a useful tool in many environmental impact studies, but should be complemented by others, such as statistics on catch per unit of effort, hydroacoustics and fish taggings.

**RIISTA- JA KALATALOUDEN TUTKIMUSLAITOS,
KALANTUTKIMUSOSASTO**

MONISTETTUJA JULKAISUJA

- No 39. Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toiminnaksi vuodelle 1985. Helsinki 1985. 155 s.
- No 40. SALOJÄRVI, K., PARTANEN, H., AUVINEN, H., JURVELIUS, J., JÄNTTI-HUHTANEN, N. ja RAJAKALLIO, R.: Oulujärven kalatalouden kehittämissuunnitelma. Osa I: Nykytila. Helsinki 1985. 278 s.
- No 41. SALOJÄRVI, K. ja PARTANEN, H.: Oulujärven kalatalouden kehittämissuunnitelma. Osa II: Suunnitelma. Helsinki 1985. 116 s.
- No 42. PURSIAINEN, M., ASLA, I., KANNEL, R. ja WESTMAN, K.: Lohenpoikasten vapautusallas-kokeet Selkämeren rannikolla vuosina 1983—1984. 1—28.
NAARMINEN, M.: Lohi- ja taimenmerkintöjen yhteydessä tapahtuvasta kalojen käsittelystä, kuljetuksesta ja istutuksesta. 29—62. Helsinki 1985.
- No 43. SALMI, P.: Ammattikalastuksen investointien, vuosiansioiden ja saaliiden aikasarja-analyysi vuosilta 1978—1982. Helsinki 1986. 46 s.
- No 44. KALLIO, I.: Vaelluskalakantojen nykyinen tila ja hoito. 1—51.
KALLIO, I.: Istutettujen ja luonnonkudusta peräisin olevien emolohien (*Salmo salar* L.) fekunditeetti ja mätimunien koko. 53—74. Helsinki 1986.
- No 45. LOUHIMO, J. ja HONKASALO, L.: Taimenkanta ja taimenen ympäristövaatimukset Evon Luutajoessa. 1—74.
JUTILA, E.: Vaikkojoen kunnostussuunnitelmaa koskeva tarkastus- ja selvitystyö. 75—96.
JUTILA, E.: Selvitys Vieksinjoen vesistön uittolaitteiden ja -rakenteiden kalataloudelle aiheuttamista haitoista sekä niiden poistamiseksi tarvittavista toimenpiteistä. 97—112.
JUTILA, E.: Hossanjoen uittoperkauksien aiheuttamat kalataloudelliset vahingot sekä niiden poistamiseksi tarvittavat toimenpiteet. Hossanjoen uittosäännön kumoamiseen liittyvä kalataloudellinen selvitys. 113—126. Helsinki 1986.
- No 46. Nahkiainen-nejonögon -symposiumin, 17.—18.10.1979 Kalajoki. Toim. T. Järvenpää ja K. Westman. Helsinki 1986. 107 s.
- No 47. LEHTONEN, H., BÖHLING, P. och HUDD, R.: Siken och sikkfisket i Kvarkenområdet. Helsinki 1986. 76 s.
- No 48. Suunnitelma Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen kalantutkimusosaston toiminnaksi vuodelle 1986. Helsinki 1986. 178 s.
- No 49. ERONEN, T., HANSKI, A., HYYTINEN, L. ja KALJOMAA, V.-M.: Vuoksen vesistöalueen lohi- ja taimenkantojen hoidon puiteohjelma. Helsinki 1986. 117 s.
- No 50. TUUNAINEN, P., VUORINEN, P., RASK, M., JÄRVENPÄÄ, T. ja VUORINEN, M.: Happaman laskeuman vaikutukset kaloihin. Raportti vuodelta 1985. English summary: Effects of acidic deposition on fish, Report 1985. 1—39.
TIKKA, J. ja PAASIVIRTA, L.: Ahvenen populaatiorakenne, kasvu ja tuotanto kahdessa eteläsuomalaisessa metsäjärvässä. 40—63. Helsinki 1986.
- No 51. Valtion kalanviljelyn VII neuvottelupäivät 12.—14.4. 1983 Punkaharjulla. Toim. A. Vihervuori. Helsinki 1986. 119 s.
- No 52. NIKINMAA, B.: Inverkan av ljus och insekttillskott till födan på tillväxten hos laxyngel *Salmo salar*. Helsinki 1986. 79 s.
- No 53. Papers presented at ICES Statutory Meetings in 1984—86 by Finnish participants. Helsinki 1986. 260 pp.
- No 54. JÄRVENPÄÄ, T.: Veden vähähappisuuden ja happamuuden vaikutukset ravun hemolymfaan. Helsinki 1986. 64 s.
- No 55. NYLUND, V.: Ravun loisen, *Psorospermium haeckeli* Hilgendorf rakenne, haittavaikutukset ja taksonominen asema. Helsinki 1986. 60 s.

SISÄLTÖ

KETTUNEN, J. ja HILDÉN, M.: Populaatioanalyysi ja sen herkkyys parametrien muutoksille. 50 s.

ISBN 951-9092-85-4
ISSN 0358-4623