

Het schatten van de populatiegrootte en een aantal andere populatieparameters met behulp van merk-terugvang gegevens

Dr R.H. van der Eijk

1^e druk

Biologische station Wijster publicatienr 226

Landbouwhogeschool Wageningen

April 1980

2^e druk

Instituut voor Dataverwerking

Januari 2018

Inhoudsopgave

A. Inleiding	<u>3</u>
B. De schattingsmethoden	<u>4</u>
B.1. De schattingsmethode Lincolnindex.....	<u>4</u>
B.2. De schattingsmethode van Bailey	<u>7</u>
B.3. De schattingsmethode van Fisher en Ford	<u>11</u>
B.4. De schattingsmethode van Jolly.....	<u>16</u>
B.5. De schattingsmethode van Craig	<u>20</u>
B.6. Overige schattingsmethoden.....	<u>22</u>
B.6.1. De regressiemethode van Schumacher en Eschmeyer	<u>22</u>
B.6.2. De regressiemethode van Marten	<u>23</u>
B.6.3. De schattingsmethode van Manly en Parr	<u>24</u>
B.6.4. Schattingsmethode van Lack met terugmeldingen dode dieren (ringgegevens)	<u>25</u>
C. Het gebruik van de schattingsmethoden	<u>26</u>
C.1. Het bemonsteren en loslaten	<u>26</u>
C.2. De variantie berekeningen	<u>28</u>
C.3. De monstergrootte en het aantal monsters	<u>29</u>
C.4. De grootte van m_i , het aantal terugvangsten per monster	<u>30</u>
C.5. Heterogeniteit in de vangkans	<u>30</u>
C.6. De afnamesnelheid (overleving)	<u>33</u>
D. Literatuurlijst	<u>35</u>

A. Inleiding

Een techniek bij het schatten van het aantal dieren in een bepaald gebied is het loslaten van gemerkte dieren en vervolgens, nadat ze zich met de overige dieren in het gebied gemengd hebben, één of meer bemonsteringen uit te voeren.

De schattingsmethoden die gebruikmaken van terugvangsten van gemerkte dieren zijn alle gebaseerd op de aanname dat de ongemerkte en gemerkte dieren eenzelfde vangkans hebben. Bij gelijke vangkans zal in een monster de verhouding gemerkt/ongemerkte worden weerspiegeld (monster n_a in Fig 1). In geval de gemerkte resp. de ongemerkte dieren een hogere vangkans hebben, zullen in het monster de gemerkte (monster n_b) resp. de ongemerkte dieren (monster n_c) oververtegenwoordigd zijn. Bij gelijke vangkans zullen zij in het monster en in de populatie in dezelfde verhouding voorkomen, zodat $m/n = M/N$ (zie Fig 1), waarbij m = aantal gemerkte dieren in het monster, n = totale aantal dieren in het monster, M = aantal gemerkte dieren in de populatie op het moment van bemonsteren, N = totale aantal dieren in de populatie op het moment van bemonsteren.

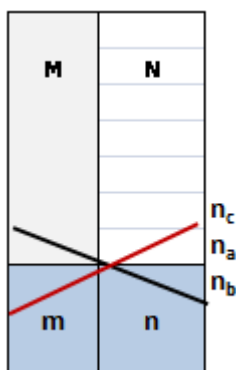


Fig. 1. Schematische weergave van een populatie N met M gemerkte exemplaren en waarvan n exemplaren zijn bemonsterd waarin m gemerkte exemplaren.

Wil men uit deze gelijke verhoudingen de populatiegrootte N kunnen schatten dan zal eerst het aantal gemerkte dieren in de populatie gevonden moeten worden. Alle hierna te behandelen methodes, met uitzondering van de Craig methode, werken dan ook volgens die methode. Voor het schatten van het aantal gemerkte dieren in de populatie wordt bij elke methode een aantal extra aannames gemaakt t.a.v. het verdwijnen van gemerkte dieren uit de populatie door emigratie en sterfte. In het eenvoudigste geval neemt men aan dat het aantal gemerkte dieren constant blijft en dus steeds bekend is (Lincoln methode). Een overzicht van de belangrijkste voorwaarden bij elke schattingsmethode wordt in Tabel 1 gegeven.

Voorwaarden	schattingmethode				
	Lincoln	Bailey	Fisher & Ford	Jolly	Craig
Het merken is niet van invloed op de vangkans	X	X	X	X	X
Het merk mag niet verloren gaan	X	X	X	X	X
Verschillende categorieën als sexe, leeftijd, (on)gemerkt, enz) hebben een gelijke vangkans	X	X	X	X	X
De populatie is gesloten en constant in aantallen	X	nvt	nvt	nvt	X
De overleving ϕ per tijdeenheid is constant	$\phi=1$	X	X	nvt	$\phi=1$
De aanwas b van nieuwe individuen is constant	nvt	X	nvt	nvt	$b=1$
Het minimale aantal noodzakelijke monsters	2	3	≥ 3	≥ 3	≥ 4

Tabel 1. Voorwaarden bij de schattingsmethoden

X = van toepassing,

Nvt = niet van toepassing

ϕ = overlevingskans

b = aanwas per tijdeenheid van nieuwe individuen

Als bijlage bij dit artikel hoort een Exelbestand `populatie_schattingen.xlsx`, waarin de hier behandelde methodes zijn uitgewerkt en kunnen worden toegepast. Per methode is er een apart blad. In het eerste blad kunnen de vangstgegevens worden ingevoerd. Dat kan per individu, bijv. als gewerkt is met individuele merken of per monster met het aantal gevangen exemplaren, hoeveel daarvan weer (gemerkt) zijn losgelaten, hoeveel gemerkte exemplaren zijn terug gevangen en indien dat bekend is, bij welke bemonstering die gemerkt zijn. Daarnaast is het mogelijk monstergegevens als het aantal gevangen exemplaren, het aantal daarvan dat gemerkt weer is losgelaten en het aantal gemerkte exemplaren in het monster, met opgave uit welke eerdere monsters die afkomstig zijn.

Er is plaats voor maximaal 50 bemonsteringen die met vaste tussenperiodes zijn genomen.

Vervolgens is er per methode een blad voor de berekeningen. Per methode wordt in het Exelbestand uitgelegd hoe de berekeningen moeten worden uitgevoerd.

B. De schattingsmethoden

1. Schattingsmethode volgens de Lincoln index (Lincoln 1930)

Bijzondere voorwaarden:

Het aantal gemerkte dieren in de populatie blijft ongewijzigd tussen het moment van loslaten en de terugvangsten. Er mag nog geen sterfte, emigratie of immigratie van gemerkte dieren plaatsvinden. Het aantal ongemerkte dieren mag wel wijzigen

Symbolen

N_i = de populatiegrootte (= het aantal dieren in het proefgebied) op tijdstip i

M = het totale aantal gemerkte dieren in de populatie in het proefgebied

n_i = het totale aantal dieren dat is gevangen op tijdstip i in monster i

m_i = het aantal gemerkte dieren in monster i

\tilde{N} = schatting van de populatiegrootte

Werkwijze

1. In een afgesloten populatie wordt het bekend aantal al dan niet uniform gemerkte exemplaren losgelaten
2. Na een, in relatie tot de levensduur van de soort korte periode wordt de populatie een maal bemonsterd. De periode moet wel zo lang zijn dat de gemerkte dieren in staat zijn geweest zich volledig te mengen met de ongemerkte dieren in de populatie
3. De gemerkte en ongemerkte dieren in een monster worden geteld, waarna het aantal dieren in de populatie geschat kan worden

Afleiding

Bij een volledige menging van gemerkte en ongemerkte dieren en een gelijke vangkans voor beide categorieën geldt:

$$\frac{M}{N} = \frac{m_i}{n_i} \quad \text{waaruit volgt} \quad \tilde{N} = \frac{m_i}{n_i} * M$$

De standaard deviatie volgens Bailey (1952):

$$SD = \frac{M}{m_i} * \sqrt{\frac{n_i(n_i - m_i)}{m_i}} = \tilde{N} * \sqrt{\frac{1}{m_i} - \frac{1}{n_i}}$$

Opmerkingen

De Lincolnindex houdt in feite dus niets meer in dan het toepassen van de relatie tussen de verhoudingen gemerkte/ongemerkte dieren in het monster en in de populatie.

Om schattingen te krijgen met een SD van minder dan 10% van N moet $m_i > 10$, $M > \sqrt{10 * N}$ en $n_i > \sqrt{10 * N}$.

Er bestaan varianten op deze eenvoudige formule waarbij een constante toename of afname kan plaatsvinden of waarbij de populatie meermalen bemonsterd wordt.

Voorbeeld

Open geïsoleerd staande muur wordt een schatting gemaakt van het aantal aanwezige individuen van een slak een soort *Helix aspersa* (Parr e.a. 1968).

In de periode van 3 tot 12 september zijn 1189 gemerkte slakken losgelaten. Op 28 september worden 357 slakken verzamelen vanuit 254 gemerkt zijn.

We hebben dan: $M = 1189$, $n_2 = 357$, $m_2 = 254$, zodat de schatting van de populatiegrootte wordt:

$$\tilde{N} = \frac{n_2}{m_2} * M = \frac{357}{254} * 1189 = 1671,15$$

$$\text{met SD} = \tilde{N} * \sqrt{\frac{1}{m_2} - \frac{1}{n_2}} = 1671,15 * \sqrt{\frac{1}{254} - \frac{1}{357i}} = 56,35$$

Zie populatie_schattingen.xlsm voor toepassing van de methode Lincoln index in blad Bailey.

Als er meer dan twee monsters zijn genomen worden er schattingen van de populatiegrootte gemaakt voor elke volgend monstertijdstip, waarbij zowel gerekend wordt met alle teruggevangen gemerkte exemplaren (er van uitgaande dat $\varphi \approx 1$ gedurende de hele periode) als met de gemerkte exemplaren uit het vorige monster (er alleen er van uitgaande dat $\varphi \approx 1$ in de periode $i-1$ en i).

B.2. De Bailey drie vangsten methode (Bailey 1951, 1952)

Bijzondere voorwaarden

1. De grootte van de aanwas van nieuwe individuen door geboorte en immigratie moet gedurende de proefperiode constant zijn.
2. De grootte van het verlies aan individuen door sterfte en emigratie moet gedurende de proefperiode constant zijn.
3. Er moeten drie monsters genomen worden met een gelijke tussentijd
4. Dieren uit verschillende monsters loslaten hebben verschillende merken

Symbolen

N_i = de populatiegrootte (het aantal dieren in het proefgebied) op tijdstip i

M_i = het totale aantal gemerkte dieren in het proefgebied losgelaten op tijdstip i

n_i = het totale aantal dieren dat is gevangen op tijdstip i in monster i

$m_{i,j}$ = het aantal gemerkte dieren uit monster j dat is teruggevangen in monster i

b = de constante aanwassnelheid waarmee nieuwe individuen in de populatie komen tussen tijdstip i en $i+1$

ϕ = de overlevingskans per tijdseenheid als gevolg van een constante afnamesnelheid waarmee individuen uit de populatie verdwijnen tussen tijdstip i en $i+1$.

\tilde{N} = schatting van de populatiegrootte

Werkwijze

1. Een populatie wordt bemonsterd (monster 1). De gevangen dieren worden gemerkt met een monstermerk of een datummerk of krijgen een individueel merk en worden weer losgelaten
2. Er wordt een tweede monster genomen na zo'n periode dat de gemerkte dieren zich volledig hebben kunnen vermengen met de ongemerkte dieren in de populatie.
3. Het aantal gemerkte dieren in het monster (m_{21} exemplaren) en het totaal aantal gevangen dieren wordt geteld (n_2 exemplaren).

Er kunnen nu 2 procedure gevolgd worden:

- 4a. De ongemerkte dieren in het tweede monster worden gemaakt met een merk specifiek voor het tweede monster of met een datummerk.
- 4b. Alle dieren uit het tweede monster worden gemerkt met het tweede monstermerk of het datummerk.

Als de dieren individueel gemerkt worden is er geen verschil in de procedure. Wel blijven er voor de berekening twee mogelijkheden open. In dat geval moeten van de gemerkte dieren uit het monster de merken genoteerd worden.

5. Voorzover in goede conditie worden de dieren uit de tweede monster weer losgelaten (M_2 exemplaren).
6. Na een periode gelijk aan die tussen het eerste en het tweede monster wordt een derde monster genomen
7. Van het 3^e monster wordt genoteerd:
Het aantal gevangen dieren (n_3)
Het aantal terugvangsten uit het eerste monster (m_{31})
het aantal terugvangsten uit het tweede monster (m_{32}) (procedure 4a),
waarbij eventueel opgeteld kan worden het aantal dieren dat zowel in het eerste als tweede monster is gevangen (procedure 4b).

Afleiding

De overleving φ wordt uitgedrukt als dat gedeelte van N_i (de dieren aanwezig op tijdstip i) dat op tijdstip $i+1$ nog aanwezig is. Als er uitsluitend sprake is van een verlies aan individuen en er geen nieuwe dieren in de populatie komen geldt $\varphi = N_{i+1} / N_i \leq 1,0$, dus $N_{i+1} = \varphi * N_i$

Het aantal dieren dat tussen i en $i+1$ aan de populatie is toegevoegd (de aanwas door geboorte en immigratie) wordt uitgedrukt als $b = (N_i + \text{aanwas})/N_i$.

In het geval er geen individuen verloren gaan tussen i en $i+1$ geeft b de relatieve groeisnelheid aan volgens $b = N_{i+1}/N_i \geq 1,0$, dus $N_{i+1} = b * N_i$.

Als er zowel sprake is van een aanwas van nieuwe dieren als van een verlies aan individuen geldt $b = N_{i+1} / \varphi * N_i$, dus $N_{i+1} = b * \varphi * N_i$. Meestal worden φ en b bij kortweg de groeisnelheid en de afnamesnelheid genoemd.

Van de M_1 gemerkte dieren zijn er ten tijde van het 2^e monster nog $\varphi * M_1$ exemplaren over, terwijl de populatiegrootte is veranderd volgens $N_2 = b * \varphi * N_1$ ----- (1)

Evenzo zijn er ten tijde van het 3^e monster nog $\varphi * m_2$ gemerkte dieren uit het 2^e monster over en is de populatiegrootte veranderd volgens $N_3 = b * \varphi * N_2$ ----- (2)

Volgens de Lincolnindex geeft een op een bepaald moment genomen monster de verhouding weer tussen het aantal gemerkte en ongemerkte dieren in de populatie.

Ten tijde van het 2^e monster geldt dan: $\frac{\varphi M_1}{b \varphi N_1} = \frac{m_{21}}{n_2}$ ----- (3)

En ten tijde van het 3^e monster: $\frac{\varphi^2 M_1}{(b \varphi)^2 N_1} = \frac{m_{31}}{n_3}$ en $\frac{\varphi M_2}{b \varphi N_2} = \frac{m_{32}}{n_3}$ ----- (4, 5)

Door substitutie van (1) t/m (5) kunnen de volgende schattingformules worden afgeleid:

$$\varphi = \frac{M_2 m_{31}}{M_1 m_{32}}, \quad b = \frac{n_3 m_{21}}{n_2 m_{31}},$$

$$\tilde{N}_1 = \frac{M_1 n_2^2 m_{31}}{n_3 m_{21}^2}, \quad \tilde{N}_2 = \frac{M_2 n_2 m_{31}}{m_{21} m_{32}}, \quad \tilde{N}_3 = \frac{n_3 M_2^2 m_{31}}{M_1 m_{32}^2}$$

De standaard deviatie van \tilde{N}_2 is volgens Bailey:

$$SD_2 = \tilde{N}_2 * \sqrt{\left(\frac{1}{m_{21}} + \frac{1}{m_{32}} + \frac{1}{m_{31}} - \frac{1}{n_2}\right)}.$$

Opmerkingen

In de procedure kunnen de gemerkte dieren in het tweede monster wel of niet worden ingedeeld bij de gemerkte exemplaren die van het tweede monster worden losgelaten. De schatting formules zijn bij beide procedures dezelfde maar leiden tot verschillende uitkomsten. Volgens Parr et al (1968) verdient procedure 4a de voorkeur. In het algemeen zal deze procedure tot hogere schattingen leiden dan procedure 4b

Voorbeeld

Hunter en Grant (1966) hebben op zes opeenvolgende dagen een populatie van de slak *Polinices duplicatus* bemonsterd. De slakken kregen een datummerk en werden vervolgens weer losgelaten. Voor ons voorbeeld beperken we ons tot de monsters van het eerste, de derde en de vijfde dag. De vangsten waren als volgt samengesteld:

monsternummer	1	2	3
totaal gevangen	142	145	161
terugvangst 1 ^e monster		19	21
terugvangst 2 ^e monster			14
terugvangst 1 ^e en 2 ^e monster			3

Tabel 2. Merk-terugvang gegevens *Polinices duplicatus* (Hunter en Grant 1966)

Uit deze tabel zijn de vangstvariabelen af te leiden:

Volgens procedure 4a	volgens procedure 4b
$n_1 = 142, M_1 = 142$	$n_1 = 142, M_1 = 142-19 = 123$
$n_2 = 145, M_2 = 145-19 = 126, m_{21} = 19$	$n_2 = 145, M_2 = 145, m_{21} = 19$
$n_3 = 161, m_{31} = 21, m_{32} = 14$	$n_3 = 161, m_{31} = 21-3=18, m_{32} = 14+3=17$

De schattingen worden dan:

Volgens procedure 4a	volgens procedure 4b.
$\varphi = \frac{M_2 m_{31}}{M_1 m_{32}} \quad \varphi = \frac{126*21}{142*14} = 1.33$	$\varphi = \frac{145*18}{123*17} = 1.25$
$b = \frac{n_3 m_{21}}{n_2 m_{31}} \quad b = \frac{161*19}{145*21} = 1.00$	$b = \frac{161*19}{145*18} = 1.17$
$\tilde{N}_1 = \frac{M_1 n_2^2 m_{31}}{n_3 m_{21}^2} \quad \tilde{N}_1 = \frac{142*145^2*21}{161*19^2} = 1078.70$	$\tilde{N}_1 = \frac{123*145^2*18}{161*19^2} = 800.90$
$\tilde{N}_2 = \frac{M_2 n_2 m_{31}}{m_{21} m_{32}} \quad \tilde{N}_2 = \frac{126*145*21}{19*14} = 1442.37$	$\tilde{N}_2 = \frac{145*145*18}{19*17} = 1171.67$
$\tilde{N}_3 = \frac{n_3 M_2^2 m_{31}}{M_1 m_{32}^2} \quad \tilde{N}_3 = \frac{161*126^2*21}{142*14^2} = 1928.60$	$\tilde{N}_3 = \frac{161*145^2*18}{123*17^2} = 1714.08$
$SD_2 = \tilde{N}_2 * \sqrt{(\frac{1}{m_{21}} + \frac{1}{m_{32}} + \frac{1}{m_{31}} + \frac{1}{n_2})}$	
$SD_2 = 1442.37 * \sqrt{(\frac{1}{19} + \frac{1}{14} + \frac{1}{21} - \frac{1}{145})} = 585.51$	$SD_2 = 1171.67 * \sqrt{(\frac{1}{19} + \frac{1}{17} + \frac{1}{18} - \frac{1}{145})} = 468.83$

De berekeningen van φ en b lijken weinig betrouwbaar. De geschatte waarde voor φ zijn hoger dan theoretisch mogelijk is (maximaal 1), terwijl als we stellen dat $\varphi = 1$ de gevonden waarden voor b niet toereikend zijn om de toenemende waarde voor N_1, N_2 en N_3 te verklaren.

Passen we bij $b=N_{i+1}/N_i$ toe met $\varphi = 1$ dan vinden we zowel met N_2/N_1 als met N_3/N_2 dat $b = 1.34$. De hoge waarde voor de standaard deviatie van N_2 duidt eveneens op een vrij grote onnauwkeurigheid van deze schattingsmethode.

De schattingmethode van Bailey in Excel

In populatie_schattingen.xlsm is variant 4a opgenomen. De monstergegevens voert u in op het gegevensblad data en deze gegevens zijn automatisch gekopieerd naar de berekeningstabel in het blad Bailey. Onder deze tabel kan voor verschillende monsters worden aangegeven aan de hand van welke monsters de schatting wordt gemaakt. Als er meer dan drie monsters zijn genomen is er plaats voor 12 berekeningen aan de hand van verschillende monsters. Je geeft daarbij het laatste monster op en de lengte van de periode tussen de drie monsters.

B.3. De Fisher en Ford schattingsmethode (Fisher en Ford 1947)

Bijzondere voorwaarden

1. Het verdwijnen van individuen uit de populatie gebeurt met een vaste afnamesnelheid: de overleving per tijdseenheid is constant.
2. Er worden tenminste drie monsters genomen.
3. De dieren gevangen in verschillende monsters hebben verschillende datum- of monster merken of de dieren worden individueel gemerkt

Symbolen

- i = teller van de tijdseenheden waarover de overleving wordt gerekend (uur, dag, week, enz) in tijdseenheden worden teruggeteld vanaf de laatste bemonstering ($i=0$)
- T = tijdstip van het eerste monster
- N_i = populatiegrootte op tijdstip i
- M_i = het totale aantal gemerkte exemplaren dat op tijdstip i in de populatie aanwezig is
- n_i = het totaal aantal dieren dat is gevangen in een monster op het tijdstip i
- s_i = het totale aantal dieren van monster i dat gemerkt weer is losgelaten.
- m_i = het totale aantal terug gevangen gemerkte exemplaren in monster i
- ϕ = de constante overleving per tijdseenheid
- D_t = het totaal aantal tijdseenheden dat de gemerkte dieren op tijdstip t (M_t) in de populatie hebben doorgebracht.
- d_t = het totaal aantal tijdseenheden dat de in monster t gevangen gemerkte dieren (m_t) op tijdstip t in de populatie hebben doorgebracht.

Werkwijze

1. De populatie wordt bemonsterd, de gevangen dieren worden van een individueel of van een datum- of monstermerk voorzien en weer los gelaten (s_1).
2. Na een periode waarin de losgelaten dieren zich volledig met de andere dieren hebben kunnen vermengen, wordt een volgend monster genomen. De periode tussen twee monsters moet gelijk zijn aan de tijdeenheid i waarover de overleving is berekend of een veelvoud daarvan.
3. Het aantal dieren (n_i) en het aantal gemerkte (m_i) dieren in een monster wordt genoteerd. Als met individuele merken wordt gemerkt worden de merken van de gemerkte dieren genoteerd.
4. Alle dieren, ook de reeds gemerkte, krijgen het bij het monster behorende merk, tenzij met individuele merken wordt gewerkt; dan worden alleen de ongemerkte dieren gemerkt. Vervolgens worden alle gezonde dieren losgelaten (s_i).
5. Nadat het laatste monster is genomen wordt een terugvangtabel opgesteld als in voorbeeld blz 12 (tabel 4). Aan de hand van de tabel wordt een schatting gemaakt van de overleving ϕ per tijdseenheid i , waarna een schatting van M_i en N_i gemaakt kan worden.

Opmerking:

In populatie_schattingen.xlsm is een berekening met de Fisher & Ford methode opgenomen waarmee de schatting eenvoudig is uit te voeren, zie aan het eind van dit hoofdstuk [\[Fisher en Ford in Excell\]](#).

Afleiding

In afwijking van de andere schattingsmethoden worden de monsters teruggenummerd vanaf het laatste monstertijdstip en niet vanaf de eerste monsterring. Bovendien worden niet de monsters geteld, maar de tijdstippen waarop een bemonstering kan plaatsvinden. De periode tussen 2 potentiële monsternames wordt bepaald door de periode waarover de overleving wordt uitgedrukt (zie voorbeeld).

Bij een overleving φ zijn er van de gemerkte exemplaren die op tijdstip i zijn losgelaten (s_i exemplaren) na één periode, dus op tijdstip $i-1$, nog $\varphi * s_i$ dieren over, na 2 perioden $\varphi^2 * s_i$, enz.

Als het laatste monster genomen wordt zijn er nog $\varphi^i * s_i$ dieren over van het aantal dieren dat in monster i is losgelaten.

Voor alle monster samen is het aantal gemerkte dieren bij het laatste monster gelijk aan:

$$M_0 = \sum_{i=1}^T (\varphi^i * s_i) \quad (T = \text{tijdstip van het eerste monster})$$

Op een willekeurig monstertijdstip t bedraagt het aantal gemerkte dieren in de populatie

$$M_t = \frac{\sum_{i=t+1}^T (\varphi^i * s_i)}{\varphi^t}$$

Op tijdstip t geldt de Lincoln index zodat de populatiegrootte geschat kan worden door:

$$\tilde{N}_t = \frac{n_t}{m_t} * M_t = \frac{n_t}{m_t} * \frac{\sum_{i=t+1}^T (\varphi^i * s_i)}{\varphi^t}$$

Een schattingsformule voor de overleving is als volgt te beredeneren:

Het aantal gemerkte dieren in de populatie bedraagt ten tijde van het laatste monster

$$M_0 = \sum_{i=1}^T (\varphi^i * s_i)$$

Het aantal tijdeenheden dat deze gemerkte dieren in totaal in de populatie hebben doorgebracht is dan:

$$\sum_{i=1}^T \sum (\varphi^i * s_i)$$

Dit is het gemakkelijkst in te zien m.b.v. het onderstaande voorbeeld, met $\varphi = 0.8$ en $s_1 = s_2 = s_3 = 100$ exemplaren.

$\varphi^i * s_i$					$\sum_{i=0}^T (\varphi^i * s_i)$	$\sum \sum_{i=1}^T (\varphi^i * s_i)$		aantal tijdeenheden d in de populatie aanwezig	
i	3	2	1	0					
	100	80	64	51	51	= 51	51	= 51	$3 * 51 = 153$
		100	80	64	$51 + 64$	= 115	$51 + 115$	= 166	$3 * 51 + 2 * 64 = 281$
			100	80	$51 + 64 + 80$	= 195	$51 + 115 + 195$	= 361	$3 * 51 + 2 * 64 + 1 * 80 = 361$
					$\sum_{i=0}^T (\varphi^i * s_i) = 195$		$\sum (\sum_{i=0}^T (\varphi^i * s_i)) = 361$		$d_3 = 361$

Tabel 3 schatting volgens Fisher en Ford (1947) van het totale aantal tijdeenheden dat de gemerkte dieren gezamenlijk in de populatie hebben doorgebracht

Op een willekeurig monstertijdstip t waarbij geldt $T > t > 0$ het aantal dieren in de populatie gelijk is aan

$M_t = \frac{\sum_{i=t+1}^T (\varphi^i * s_i)}{\varphi^t}$ is het aantal tijdeenheden dat de dieren tot dan gemerkt in de populatie hebben doorgebracht gelijk aan:

$$\frac{\sum(\sum_{i=t}^T (\varphi^i * s_i))}{\varphi^t}$$

Bij een gelijke vangkans voor alle dieren zullen de gemerkte exemplaren die in een monster t zijn gevangen (m_t exemplaren) zich ten opzichte van het totale aantal tijdeenheden dat zij in de populatie aanwezig zijn geweest (d_t tijdseenheden) verhouden als het aantal gemerkte dieren in de populatie op tijdstip t (M_t exemplaren) ten opzichte van het aantal dagen dat deze dieren in totaal in de populatie hebben doorgebracht (D_t tijdseenheden) dus $m_t/d_t = M_t/D_t$ ofwel:

$$\frac{\sum_{i=t+1}^T (\varphi^i * s_i)}{\varphi^t} / \frac{\sum(\sum_{i=t+1}^T (\varphi^i * s_i))}{\varphi^t} = \frac{\sum_{i=t+1}^T (\varphi^i * s_i)}{\sum(\sum_{i=t+1}^T (\varphi^i * s_i))}$$

Dit is uit te schrijven tot:

$$\frac{m_t}{d_t} = \frac{\varphi^{t-(i+1)} * s_t + \varphi^{(t-1)-(i+1)} * s_{t-1} + \varphi^{(t-2)-(i+1)} * s_{t-2} + \dots + s_{i+1}}{(t-i)\varphi^{t-(i+1)} * s_t + ((t-1)-i)\varphi^{(t-1)-(i+1)} * s_{t-1} + ((t-2)-i)\varphi^{(t-2)-(i+1)} * s_{t-2} + \dots + s_{i+1}}$$

Door verschillende waarden voor φ te proberen kan de vergelijking worden opgelost en de juiste waarde voor φ worden gevonden.

Opmerkingen

In hun artikel geven Fisher en Ford aan dat alle gevangen dieren in een monster het nieuwe datum- of monstermerk krijgen, ook de al gemerkte teruggevangen dieren. De consequentie is dat in de berekeningen na het laatste monster een exemplaar dat meer dan eens is gemerkt ook even zo vele malen bijdraagt aan $\varphi^i * s_i$, alsof het om verschillende exemplaren gaat. In feite worden niet zozeer de dieren geteld als wel de merken die de dieren met zich meedragen. Overigens zijn er weinig bezwaren te bedenken waarom niet ook de procedure zoals die bij de schattingsmethode van Bailey wordt aanbevolen kan worden gevolgd waarbij alleen de ongemerkte dieren in een monster een merk krijgen. Een bezwaar kan zijn dat s_i kleiner zal worden.

Er kan bij elke monsternamen een schatting worden gemaakt van de populatiegrootte met uitzondering van het eerste monster.

Een berekening van de standaard deviatie is er niet.

Voorbeeld

Fisher en Ford hebben hun methode ontwikkeld voor een onderzoek aan de mot *Panaxia dominula* L. tussen 1941 en 1945 in de buurt van Oxford. In 1943 kregen ze daarbij de volgende merk-terugvang gegevens als in tabel 4.

datum	i	n _i	S _i	aantal terugvangsten van dagnr											
				datum:	9	10	11	12	14	15	18	19	22	Σm ¹⁾	d _i ²⁾
juli				dagnr:	14	13	12	11	9	8	5	4	1		
23	0	24	24		0	0	1	2	2	2	2	0	2	11	80
22	1	41	37			0	1	0	0	0	3	3		7	32
21	2													-	-
20	3													-	-
19	4	29	28		0	0	2	1	2	0	6			11	39
18	5	50	48		1	1	1	1	5	2				11	56
17	6													-	-
16	7													-	-
15	8	49	47		0	1	2	4	4					11	29
14	9	46	46		1	1	4	1						7	23
13	10													-	-
12	11	27	27		1	1	3							5	8
11	12	26	26		4	1								5	9
10	13	16	16		3									3	3
9	14	18	16											0	0

Tabel 4. De merk-terugvanggegevens van *Panaxia dominula* L in 1943 (Fisher en Ford 1947)

1) Σ = totaal van de gemerkte exemplaren in monster i.

2) $d_i = m_{i,14}*(14-i) + m_{i,13}*(13-i) + m_{i,12}*(12-i) + m_{i,11}*(11-i) + m_{i,9}*(9-i) + m_{i,8}*(8-i) + m_{i,5}*(5-i) + m_{i,4}*(4-i) + m_{i,1}*(1-i)$

Voor het schatten van φ proberen we met verschillende waarden voor φ de vergelijking kloppend te maken, bijv. voor φ₄.

$$\frac{m_4}{d_4} = \frac{\varphi^{(14-5)} * s_{14} + \varphi^{(13-5)} * s_{13} + \varphi^{(12-5)} * s_{12} + \varphi^{(11-5)} * s_{11} + \varphi^{(9-5)} * s_9 + \varphi^{(8-5)} * s_8 + s_5}{(14-4) * \varphi^{(14-5)} * s_{14} + (13-4) * \varphi^{(13-5)} * s_{13} + (12-4) * \varphi^{(12-5)} * s_{12} + (11-4) * \varphi^{(11-5)} * s_{11} + (9-4) * \varphi^{(9-5)} * s_9 + \dots + s_5}$$

$$\frac{11}{39} = \frac{\varphi^9 * 16 + \varphi^8 * 16 + \varphi^7 * 26 + \varphi^6 * 27 + \varphi^4 * 46 + \varphi^3 * 47 + 48}{10 * \varphi^9 * 16 + 9 * \varphi^8 * 13 + 8 * \varphi^7 * 26 + 7 * \varphi^6 * 27 + 5 * \varphi^4 * 46 + 4 * \varphi^3 * 47 + 48}$$

Fisher en Ford kwamen op grond van bepaalde proeven en gegevens tot een overleving van φ = 0,84. We proberen daarom eerst φ₄ = 0,8 en vinden:

$$\frac{0,8^9 * 16 + 0,8^8 * 16 + 0,8^7 * 26 + 0,8^6 * 27 + 0,8^4 * 46 + 0,8^3 * 47 + 48}{10 * 0,8^9 * 16 + 9 * 0,8^8 * 13 + 8 * 0,8^7 * 26 + 7 * 0,8^6 * 27 + 5 * 0,8^4 * 46 + 4 * 0,8^3 * 47 + 48} = 0,287 \text{ terwijl } \frac{m_4}{d_4} = \frac{11}{39} = 0,282$$

Invulling van φ₄ = 0.8 geeft een iets te hoge waarde voor $\frac{m_4}{d_4}$. We moeten daarom een iets hogere waarde

voor φ kiezen, bijv. φ₄ = 0.82 en vinden dan $\frac{115,35}{421,18} = 0,274$. De geschatte waarde van φ ligt dus tussen 0,80 en 0,82 en dus houden we het op φ = 0,81.

Op dezelfde manier kan φ voor andere monstertijdstippen i berekend worden, waaruit vervolgens een gemiddelde overleving is te schatten.

Voor het schatten van de populatiegrootte op tijdstip i stellen we uit de vanggegevens de volgende tabel samen met $\varphi = 0,81$.

dag	i	n_i	s_i	$\varphi = 0,81$		M_i	m_i	\tilde{N}_i
				$\varphi^i \cdot s_i$	$\sum \varphi^i \cdot s_i$			
juli								
23	0	24	24			80,98	11	176,68
22	1	41	37	29,97	80,98	62,97	7	368,83
21	2				51,01	77,74		
20	3				51,01	95,98		
19	4	29	28	12,05	51,01	90,49	11	238,57
18	5	50	48	16,74	38,95	63,72	11	289,63
17	6				22,22	78,67		
16	7				22,22	97,12		
15	8	49	47	8,71	22,22	72,90	11	324,73
14	9	46	46	6,90	13,51	44,00	7	289,13
13	10				6,60	54,32		
12	11	27	27	2,66	6,60	40,06	5	216,33
11	12	26	26	2,07	3,95	23,46	5	121,98
10	13	16	16	1,03	1,87	12,96	3	69,12
9	14	18	16	0,84	0,84			

Tabel 5. Berekening van de populatiegrootte van Panaxia dominula bij Oxford (Fisher & Ford 1947)

Uitleg berekening van bijv. $i=5$ (19 juli). Gevangen 29 exemplaren, losgelaten 28 exemplaren. Van de 28 exemplaren zijn er op $i=0$ nog $28 * 0,81^4 = 12$ exemplaren over + de 39 exemplaren van eerder losgelaten exemplaren = 51 exemplaren op $i=0$ (23 juli). Het geschatte aantal gemerkte exemplaren in de populatie M_{19} is het aantal losgelaten exemplaren op $i=5$ (18 juli) verminderd met de afname ervan: $48 * 0,81 (=38,44)$ + het geschatte aantal gemerkte exemplaren in de populatie op $i=5$: $78,76 * 0,81 (=51,61)$, samen 90,49 exemplaren. De populatiegrootte kan vervolgens geschat worden met $\tilde{N}_4 = (29/11) * 90,49 = 238,57$.

Fisher en Ford in Excel

De originele methode van Fisher en Ford is tamelijk bewerkelijk maar is in het Excelbestand populatie_schattingen.xlsm terug te brengen tot het invullen van de monstergegevens n_i , s_i en m_i en vervolgens met het systematisch laten oplopen van verschillende waarden voor de overlevingscoëfficiënt φ de beste waarde bepalen, waarbij het gemiddelde voor $\frac{m_i/d_i}{M_i/D_i}$ zo dicht mogelijk tot 0 nadert. Daarbij maken we gebruik van de iteratiemogelijkheid in Excel. In het bestand staat welke stappen er genomen moeten worden om tot een schatting van de populatiegrootte te komen.

Er is ruimte voor de gegevens van 50 bemonsteringen. Meestal zullen er minder bemonsteringen zijn. De niet uitgevoerde bemonsterkolommen laat men leeg. Anders dan in de klassiek uitvoering van Fisher en Ford wordt hier de gebruikelijk volgorde van de eerste tot de laatste bemonstering gevolgd in plaats van terug te werken vanaf de laatste bemonstering.

B.4. De Jolly methode (Jolly 1965)

(Seber publiceerde in 1965 een vrijwel identieke schattingsmethode)

Bijzondere voorwaarden

Aan de methode zijn geen andere voorwaarden verbonden dan welke in de inleiding (blz 2) zijn genoemd. Terwijl de eerder behandelde methoden uitgaan van een deterministisch aantalsverloop is de Jolly methode gebaseerd op een stochastisch aantalsverloop in de populatie, dat wil zeggen dat verlies door sterfte (overleving) en emigratie en aanwas door geboorte en immigratie niet constant hoeven te zijn.

Symbolen

- N_i = populatiegrootte op tijdstip i
 M_i = het totale aantal gemerkte exemplaren dat op tijdstip i in de populatie aanwezig is
 n_i = het totaal aantal dieren dat is gevangen in een monster op het tijdstip i
 s_i = het totale aantal dieren van monster i dat gemerkt weer is losgelaten.
 m_i = het totale aantal terug gevangen gemerkte exemplaren in monster i
 ϕ_i = de overlevingskans van individuen in de populatie tussen tijdstip i en $i+1$.
 R_i = het aantal gemerkte exemplaren uit monster i dat in latere monsters is teruggevangen
 $M_i - m_i$ = het aantal gemerkte exemplaren in de populatie op tijdstip i dat niet in monster i is teruggevangen.
 Z_i = het aantal exemplaren van $M_i - m_i$ dat in latere monsters wordt terug gevangen, dus exemplaren niet gevangen in monster i maar wel tenminste één keer ervoor en één keer er na.
 B_i = de aanwas van nieuwe exemplaren in de populatie tussen tijdstip i en $i+1$.
 $N_{i(j)}$ = aantal exemplaren in de populatie op tijdstip i dat nog over is van de individuen die er tussen tijdstip j en $j+1$ in de populatie bij zijn gekomen (B_j).

Werkwijze

1. De populatie wordt tenminste drie keer bemonsterd, de gevangen dieren worden van een individueel of van een datum- of monstermerk voorzien en weer los gelaten. Bij voorkeur worden er meer dan 10 monsters genomen.
2. Na een periode waarin de losgelaten dieren zich volledig met de andere dieren hebben kunnen vermengen, wordt een volgende monster genomen. De periodes tussen twee monsters hoeven niet gelijk te zijn.
3. Het aantal dieren (n_i) en het aantal gemerkte (m_i) dieren in een monster wordt genoteerd. De merken van de gemerkte dieren genoteerd zodat bekend is wanneer ze eerder zijn gevangen.
4. Alle ongemerkte exemplaren worden individueel gemerkt. Indien met datum- of monstermerken wordt gewerkt, worden alle individuen gemerkt. Vervolgens worden alle gezonde dieren losgelaten (s_i).
5. Nadat het laatste monster is genomen wordt een terugvangtabel opgesteld als in voorbeeld blz 16. Aan de hand van de tabel wordt een schatting gemaakt van n_i , m_i , s_i , Z_i en R_i waarna een schatting van ϕ_i , B_i , M_i en N_i gemaakt kan worden.

Afleiding

Na het loslaten van de individuen uit monster i zijn de gemerkte exemplaren in de populatie te verdelen in exemplaren die behoren tot s_i (gevangen in monster i) en exemplaren behorende tot $M_i - m_i$ (niet gevangen in monster i). Stel van de $M_i - m_i$ exemplaren worden er in latere monsters

alsnog Z_i teruggevangen en van de s_i exemplaren worden er in latere monsters weer R_i teruggevangen. Bij gelijke vangkansen van beide categorieën gemerkte dieren moet gelden dat:

$$\frac{Z_i}{R_i} = \frac{M_i - m_i}{s_i}, \text{ waaruit volgt: } \hat{M}_i = \frac{Z_i * s_i}{R_i} + m_i$$

Aangezien op het moment van bemonsteren de Lincoln index geldt, kun je zeggen dat:

$$\tilde{N}_i = \frac{n_i}{m_i} * M_i, \text{ zodat } \tilde{N}_i = \frac{Z_i * s_i * n_i}{R_i * m_i} + n_i$$

De overlevingskans ϕ is als volgt te berekenen:

Na het loslaten van de exemplaren uit monster i kunnen de gemerkte exemplaren in de populatie M_i verdeeld worden in een $M_i - m_i$ groep en een s_i groep, in totaal dus $(M_i - m_i) + s_i$ exemplaren.

Op tijdstip $i+1$ zijn daar nog M_{i+1} exemplaren van over, zodat

$$\phi_i = \frac{M_{i+1}}{M_i - m_i + s_i}$$

Om de aanwas te schatten moeten we de overlevingskans ϕ_i anders benaderen. Na het loslaten van de exemplaren uit monster i is de totale populatie te verdelen in een $N_i - n_i$ en in een s_i groep, samen $N_i - n_i + s_i$ individuen. Op tijdstip $i+1$ is het aantal N_{i+1} , na een aanwas met B_i exemplaren. Van de $N_i - n_i + s_i$ individuen zijn er op tijdstip $i+1$ dus nog $N_{i+1} - B_i$ individuen over, zodat:

$$\phi_i = \frac{N_{i+1} - B_i}{N_i - n_i + s_i}, \text{ waaruit volgt: } B_i = N_{i+1} - \phi_i * (N_i - n_i + s_i).$$

De standaard deviatie is te berekenen uit:

$$S.D. = \sqrt{\{N_i * (N_i - n_i) * \left\{ \frac{M_i - m_i + s_i}{M_i} * \left(\frac{1}{R_i} - \frac{1}{s_i} \right) + \left(\frac{1 - m_i/n_i}{m_i} \right) \right\} + N_i - \sum_{j=0}^{i-1} \frac{N_{i(j)}^2}{B_j} \}}$$

$\sum_{j=0}^{i-1} \frac{N_{i(j)}^2}{B_j}$ kan vervangen worden door $\sum_{j=0}^{i-1} \frac{(s-m)_{i(j)}^2}{(s-m)_j}$, waarbij $(s-m)_{i(j)}$ het aantal terugvangsten in monster i is van de exemplaren die in monster j ($j < i$) voor het eerst zijn gevangen gemerkt. De noemer $(s-m)_j$ is het aantal ongemarkeerde exemplaren in monster j dat vervolgens gemerkt is losgelaten.

Opmerkingen

Er kunnen geen schattingen van de populatiegrootte gemaakt worden voor de eerste en de laatste bemonstering. Wil de schatting van de populatiegrootte zin hebben dan moet het aantal monsters bij voorkeur groter zijn dan 10 en moet elk monster een voldoende groot deel (>20%) van de populatie bevatten en meer dan 100 exemplaren bevatten. Jolly (1965) en Seber (1965) geven beiden berekeningen van de variantie van M_i , B_i en ϕ_i .

Voorbeeld

Van de dagvlinder *Polyommatus icarus* zijn op een Brits schiereiland gedurende een week in september 1966 dagelijkse vangsten gedaan. De vlinders werden individueel gemerkt en weer losgelaten (Parr 1968). De vang- terugvanggevens zijn verzameld in tabel 6.

vangsten/terugvangsten						
Vangdagnr / Monsternr:	1	2	3	4	5	6
Datum (sept.)	4	5	6	7	8	9
gevangen-niet losgelaten	0	0	0	0	0	0
Vlindernr 1	1	2				
2	1	2	2			
3	1	2				
4	1	2	2			
5	1					
6	1					
7	1	2	2		2	
8		1			2	
9		1	2			
10		1				
11		1	2		2	
12		1				
13		1	2			2
14		1	2	2		
15		1				
16			1			
17			1			
18			1			
19				1	2	2
20				1		
21					1	
22					1	
23					1	
24					1	
25					1	
26						1
27						1
28						1
n_i	7	13	10	3	9	5
s_i	7	12	10	3	9	5
m_i	-	5	7	1	4	2
R_i	5	8	4	1	1	-
Z_i	-	0	1	4	1	-
gemerkte exx M_i	-	5,00	9,50	13,00	13,00	-
populatiegrootte N_i	-	13,00	13,57	39,00	29,25	-
overleving ϕ_i	-	0,79	1,04	0,87	-	-
aanwas B_i	-	3,28	24,89	-4,55	-	-
Standaard deviatie N_i		3,09	4,04	32,92	27,15	

Tabel 6. Vanggegevens en populatieschattingen bemonstering *Polyommatus icarus*

In het voorbeeld zien we de onzekerheid van de schattingen bij zo'n klein aantal monsters en zulke kleine aantallen: ϕ_3 is groter dan 1, wat niet kan en B4 is negatief wat ook niet kan en de standaard deviatie voor N_i is voor het 4^e en 5^e monster erg hoog.

Jollymethode in Excel

Ook voor de Jolly schattingsmethode is een blad in populatie_schattingen.xlsm ontworpen. De individuele vanggegevens worden in blad data gezet, waarna in blad Jolly de schattingen kunnen plaatsvinden.

Om het modelbestand niet bij voorbaat onnodig zwaar te maken met overbodige berekeningen moet nog wel de regel met de berekeningen per individu worden doorgekopieerd naar alle individuen. Zie het excelblad voor de aanwijzingen. Vervolgens zijn de berekeningen van de verschillende populatieparameters uitgerekend.

B.5. De Craig methode (Craig 1953)

Bijzondere voorwaarden

1. De populatie is afgesloten; er kunnen geen dieren in of uit.
2. De samenstelling van de populatie verandert niet: er is geen geboorte of sterfte tijdens de bemonsteringsperiode.
3. De exemplaren hebben een vrij grote vangkans
4. Er moeten tenminste vier bemonsteringen zijn.

Symbolen

N = populatiegrootte

x = aantal malen dat een individu in een serie monsters is gevangen.

δ_x = het aantal exemplaren dat x maal is gevangen in een serie monsters

Werkwijze

1. De populatie wordt tenminste vier keer bemonsterd, de gevangen dieren worden van een individueel of van een datum- of monstermerk voorzien en weer los gelaten. Als wordt gewerkt met datummerken krijgen alle exemplaren het nieuwe datummerk, ook de exemplaren met een eerdere datummerk, met behoud van de eerdere merken.
2. Na een periode waarin de losgelaten dieren zich volledig met de andere dieren hebben kunnen vermengen, wordt een volgende monster genomen. De periodes tussen twee monsters hoeven niet gelijk te zijn.
3. Er worden zoveel mogelijk monsters genomen.
4. Na het laatste monster wordt geteld hoeveel individuen er 1, 2, .. x maal zijn gevangen.

Afleiding

De aantallen exemplaren die 1 x , 2 x ,... x x zijn gevangen vormen een frequentieverdeling waarvan ook het aantal individuen dat 0 x is gevangen deel uitmaakt. Craig veronderstelt dat de frequentieverdeling beschreven kan worden door een Poissonverdeling. Op grond daarvan komt hij tot een aantal verschillende schattingmethoden, waar er hier twee worden behandeld:

$$\text{Methode 1: } \tilde{N} = \frac{(\sum(x \cdot \delta_x))^2}{\sum(x^2 \cdot \delta_x) - \sum(x \cdot \delta_x)} \text{ met standaard deviatie S.D.} = \frac{\sqrt{2\tilde{N}}}{\sum(x \cdot \delta_x)}$$

$$\text{Methode 2: } \ln(\tilde{N}) - \ln(\tilde{N} - \sum \delta_x) = \frac{\sum(x \cdot \delta_x)}{N}$$

$$\text{Met S.D.} = \sqrt{\frac{N}{e^{\sum x \cdot \delta_x} - 1 - \sum x \cdot \delta_x}}$$

De oplossing van de tweede methode wordt gevonden door verschillende waarden van \tilde{N} in te vullen. De uitkomst van methode 1 kan daarbij als richtlijn dienen.

Opmerkingen

Theoretisch kan met enkele monsters worden volstaan, maar naarmate er meer monsters worden genomen zal de frequentieverdeling zich beter manifesteren en zal de schatting betrouwbaarder worden.

De tweede methode zou betrouwbaarder zijn dan de eerste.

Voorbeeld

In een afgesloten stuk bos zijn gedurende een aantal jaren loopkevers van de soort *Pterostichus oblongopunctatus* wekelijks bemonsterd. De gevangen kevers kregen een individueel merk en werden uitgestrooid over het gebied losgelaten (Den Boer ongepubl). De soort is overwegend meerjarig en de jonge exemplaren zijn in hun eerste jaar nog weinig actief. Gedurende het seizoen zijn 25 monsters genomen, waarbij 209 ♀♀ en 196 ♂♂ zijn gemerkt. Als we ons beperken tot de ♀♀ dan krijgen we de volgende vanggegevens:

δ_x	x	$x \cdot \delta_x$	$x^2 \cdot \delta_x$
131 ♀♀ is	1 x gevangen	131	131
48 ♀♀ is	2 x gevangen	96	192
19 ♀♀ is	3 x gevangen	57	171
9 ♀♀ is	3 x gevangen	36	144
1 ♀♀ is	3 x gevangen	5	25
1 ♀♀ is	3 x gevangen	6	36
$\Sigma \delta_x: 209$		$\Sigma(x \cdot \delta_x): 331$	$\Sigma(x^2 \cdot \delta_x): 699$

De schattingen worden dan:

Volgens methode 1: $\tilde{N} = \frac{(\Sigma(x \cdot \delta_x))^2}{\Sigma(x^2 \cdot \delta_x) - \Sigma(x \cdot \delta_x)} = \frac{331^2}{699 - 331} = 297,72$

S.D. = $\frac{\sqrt{2\tilde{N}}}{\Sigma(x \cdot \delta_x)} = \frac{\sqrt{595,44}}{331} = 0,074$

Methode 2: $\ln(\tilde{N}) - \ln(\tilde{N} - \Sigma \delta_x) = \frac{\Sigma(x \cdot \delta_x)}{\tilde{N}}$

De schatting van methode 1 geeft voor \tilde{N} ca 300 exemplaren. We proberen de vergelijking eerst op te lossen met $N = 300$, wat te laag blijkt te zijn. Vervolgens wordt $N = 350$ en $N=330$ geprobeerd:

\tilde{N}	$\ln(N) - \ln(N - \Sigma \delta_x)$	$= \frac{(\Sigma(x \cdot \delta_x))/N}{\rightarrow}$	links	=	rechts
300	$\ln(300) - \ln(300-209)$	$= \frac{331/300}{\rightarrow}$	1,193	=	1,103
350	$\ln(350) - \ln(350-209)$	$= \frac{331/350}{\rightarrow}$	0,909	=	0,945
330	$\ln(330) - \ln(330-209)$	$= \frac{331/330}{\rightarrow}$	1,003	=	1,003

Zodat we besluiten tot $\tilde{N} = 330$ met

S.D. = $\sqrt{\frac{N}{e^{\Sigma x \cdot \delta_x} - 1 - \Sigma x \cdot \beta_x}} = \sqrt{\frac{330}{e^{331} - 1 - 331}} = 1,021$

In het excelblad populatie_schattingen.xlsm zijn berekeningen van de methoden 1 en 2 van Craig opgenomen. De individuele vanggegevens moeten in het blad data worden opgegeven. In het blad Craig wordt een schatting uitgevoerd met methode 1, waarna door verschillende waarden voor de populatiegrootte in te geven de beste waarde van de populatiegrootte wordt gevonden. Bedenk dat de schatting betrouwbaarder is naarmate het meer individuen betreft en het aantal monsters toeneemt. Onder een populatiegrootte van ca 100 en bij minder dan 5-10 monsters kan weinig waarde aan de schattingen gehecht worden omdat dan sprake zal zijn van een onbetrouwbare frequentieverdeling.

B.6. Overige schattingsmethoden

Het aantal ontwikkelde schattingsmethoden m.b.v. merk-terugvang gegevens is veel groter dan de vijf die in de syllabus zijn behandeld. In een eerste aanzet tot meer volledigheid zullen hieronder nog kort vier andere schattingsmethoden worden behandeld, voorafgegaan door een kort schematisch literatuuroverzicht van de meeste schattingsmethoden. De meeste daarvan, maar ook talrijke andere methoden worden meer of minder uitgebreid behandeld in Seber(1973). Een bezwaar van dit boek is dat de taal, zeker voor niet-wiskundig geschoolden, vaak nogal cryptisch is; de uitleg van de oorspronkelijke auteurs is meestal beter te volgen.

Literatuuroverzicht

De onderstaande opsomming is gebaseerd op Seber (1973). Genoemd wordt in het algemeen alleen de auteur die de methode heeft gepubliceerd.

Gesloten populaties: Lincoln (1930), zie pag. 3, Schumacher & Eschmeyer (1943): lineaire regressiemethode (zie onder), Tanaka (1951): niet-lineaire regressiemethode, Marten (1970): regressiemethode met ongelijke vangkansen van gemerkte en ongemerkte dieren (zie onder), Craig (1953), zie pag. , Eberhardt et al. (1963), Tanton (1965): methoden gebaseerd op terugvang-frequenties, Chapman (1952,1954), Goodman(1953): methoden met van te voren vastgesteld aantal terug te vangen exemplaren; Overton (1965), voor terugvangsten met slechts gedeeltelijke terugzetting.

Open populaties:

Bailey (1951), Fisher & Ford(1947), Jolly(1965), zie voor alle hiervoor, Seber (1965): analoog aan Jolly-methode, Manly & Parr (1968), m.b.v. geschatte vangkans (zie onder), Chapman (1954), Paulik (1963): regressiemethoden, Lack (1943,1951),zie onder, Haldane (1955), Hickey (1952): m.b.v. terugvangsten van dode dieren (ringgegevens); Parker (1955, 1963), Fischler (1965), Chapman (1961, 1965) methoden met gescheiden periodes van loslaten en terugvangsten (visserijgegevens).

Korte weergave van enige schattingsmethoden

De methoden worden slechts zeer beknopt weergegeven, meer bedoeld als indicatie van wat voor typen methoden er nog meer zijn, dan bij wijze van handleiding. Voor gebruik raadplege men vooral ook de bij elke methode opgegeven literatuur. De notaties zijn dezelfde als bij de andere hiervoor behandelde methoden.

6.1. De regressiemethode van Schumacher en Eschmeyer (1943)

zie ook Hayne (1949), Pearson (1955), De Lury (1958), Tanaka (1951, 1952), Pyburn (1958), Ricker (1958), Davis (1963) en Seber (1973). Indien van een reeks monsters uit een gesloten populatie (N is constant) $y_i = m_i/n_i$ wordt uitgezet tegen M_i , is de verwachting dat er een lineair verband zal zijn. In dat geval geldt: $1/N = \sum m_i.M_i / \sum n_i.M_i^2$

In een gesloten populatie staat M_i voor het aantal dieren dat t/m monster $i-1$ gemerkt is losgelaten. Bij een niet-lineair verband tussen y_i en M_i kan geprobeerd worden de y_i - en M_i -waarden te transformeren tot bijv. log-getallen (Tanaka 1951, e.a.)

Voorbeeld: Uit een serie merk-terugvang monsters van een constante populatie zijn de onderstaande gegevens verkregen.

i	n_i	m_i	M_i	y_i	$m_i \cdot M_i$	$n_i \cdot M_i^2$
1	39	-	-	-	-	-
2	61	5	39	0,08	195	92781
3	107	5	95	0,05	475	965675
4	83	11	197	0,13	2167	3221147
5	101	22	269	0,22	5918	7308461
6	86	19	348	0,22	6612	10414944
7	88	24	415	0,27	9960	15155800
8	65	23	470	0,35	11017	14913665
9	68	21	521	0,31	10941	18457988
10	138	45	568	0,33	25560	44522112
totaal:					72845	115052573

Tabel 7. Vang- en populatiegegevens voorbeeld Schumacher en Eschmeyer

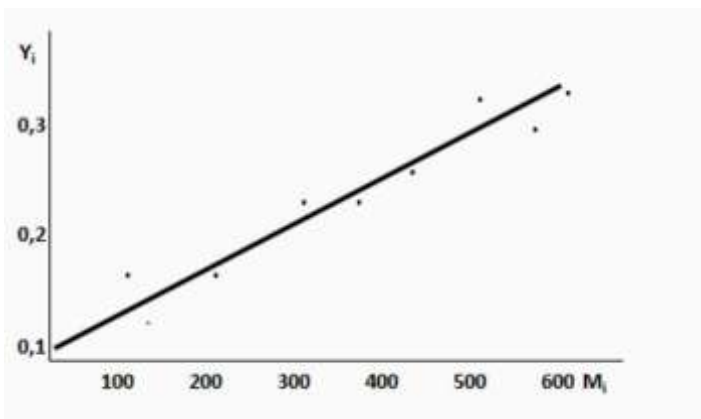


Fig. 2. Grafische weergave van y_i en M_i (tab.7).

Het verband tussen m_i/n_i en M_i is redelijk lineair en de schatting van de populatiegrootte is:

$$\hat{N} = \frac{\sum(n_i \cdot M_i^2)}{\sum(m_i \cdot M_i)} = \frac{115052573}{72845} = 1579,5$$

6.2. De regressiemethode van Marten (1970)

Zie ook Seber (1970, 1973).

De schattingsmethode is ontwikkeld voor een gesloten populatie, waarbij de vangkansen tussen de gemerkte en ongemerkte dieren niet gelijk hoeft te zijn maar zich volgens een constante 'b' tot elkaar verhouden. In dat geval kan de populatiegrootte N via extrapolatie verkregen worden door het geschatte aantal ongemerkte dieren in de populatie op de tijdstippen i (\hat{U}_i) af te zetten op de y-as en het aantal gemerkte dieren in de populatie op de tijdstippen i op de x-as. Het snijpunt van de regressielijn met de x-as geeft een schatting van N, aangezien $M_i=N$ als $U_i=0$.

M_i volgt uit het aantal gemerkt losgelaten exemplaren in de voorafgaande monsters als $M_i = \sum u_{i-1}$ waarbij $u_i = n_i - m_i$.

\hat{U}_i kan geschat worden via: $U_i/u_i = M_i/m_i$, waaruit volgt dat $\hat{U}_i = u_i \cdot M_i / m_i$. In feite geeft \hat{U}_i op deze wijze een over- of onderschatting van het aantal ongemerkte exemplaren als de vangkansen van gemerkte en ongemerkte dieren ongelijk zijn. Voor het berekenen van het snijpunt met de x-as van de regressielijn maakt dat echter niet uit.

De verhouding tussen de vangkansen van de gemerkte en ongemerkte dieren kan geschat worden via $\hat{b} = -\frac{\sum \hat{U}_i \cdot (M_i - \bar{M})}{\sum (M_i - \bar{M})^2}$ waarbij \bar{M} de gemiddelde waarde voor M_i is.

De populatiegrootte is in formule te schatten via $\hat{N} = \bar{M} + \bar{U}_i / \hat{b}$, waarbij \bar{U} de gemiddelde waarde van \hat{U}_i is.

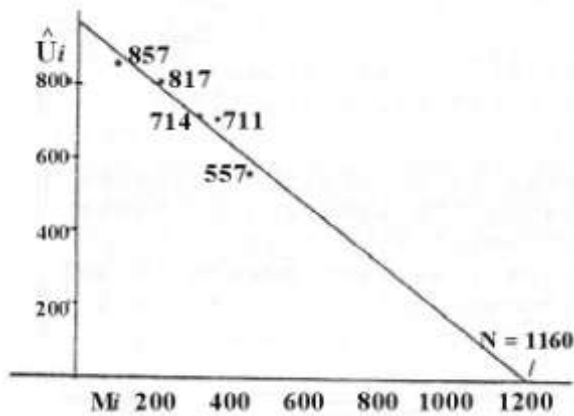
voorbeeld

gewijzigd naar Pyburn (1958) uit Seber (1973)

Pyburn had van de Amerikaanse kikkersoort Acris crepitans de volgende vanggegevens:

i	n _i	m _i	M _i	u _i	waaruit te berekenen is	\hat{U}_i	$\hat{U}_i(M_i - \bar{M})$	$(M_i - \bar{M})^2$
1	109	-	-	109		-	-	-
2	133	15	109	118		857,5	-168241,5	38494,4
3	138	30	227	108		817,2	-63905,0	6115,2
4	72	23	335	49		713,7	21268,3	888,0
5	134	47	384	87		710,8	56011,0	6209,4
6	72	33	471	39		556,6	92284,3	27489,6
R=305,2						731,2	-62417,1	72987,4

Tabel 8. Vanggegevens van Acris crepitans (Pyburn 1958)



De schatting van b wordt dan $\hat{b} = -\sum U_i \cdot (M_i - \bar{M}) / \sum (M_i - \bar{M})^2 = 62417,1 / 72987,4 = 0,855$ en van N_i via $\bar{M} + \hat{U}_i / \hat{b}$:
 $\hat{N} = 305,2 + 731,2 / 0,855 = 1160,4$

Fig 3. Extrapolatie van \hat{N} volgens Marten

6.3. De schattingsmethode van Manly en Parr (1968)

Zie ook Davis et al (1964), Meslow & Keith(1968), Manly (1969, 1970, 1972, 1973), Seber (1973).

Deze schattingsmethode voor open populaties is uitsluitend gebaseerd op de aanname dat alle aanwezige dieren eenzelfde vangkans p_i hebben bij monsternamen i, dus $p_i = n_i / N_i$ waaruit volgt $N_i = n_i / p_i$.

P_i kan geschat worden door van C_i exemplaren, waarvan bekend is dat ze op tijdstip i aanwezig zijn (door bijv. vangsten voor en na i), na te gaan hoeveel er in monster i zijn gevangen (c_i), zodat p_i geschat kan worden via $\hat{p}_i = c_i / C_i$.

De overleving kan geschat worden via $\hat{\phi}_i = m_{i,i+1} / (n_i \cdot P_{i+1})$, waarin $m_{i,i+1}$ de dieren zijn die zowel in monster i als in monster i+1 zijn gevangen.

voorbeeld:

In een afgesloten ruimte is gedurende een jaar elke week een populatie van de loopkeversoort Calathus melanocephalus bemonsterd in een merk-terugvang experiment. Als de eerste vijf monsters samen worden genomen en de monsters na het achtste ontstaat het onderstaande vangschema:(elke stip stelt een gevangen kever voor, door een lijn met elkaar verbonden stippen zijn vangsten van dezelfde kever)

C. Het gebruik van de schattingsmethoden

C.1. Het bemonsteren en loslaten

In de procedure van elke merk-terugvang methode zijn 5 fasen te onderscheiden:

1. Het vangen van de exemplaren in het proefgebied,
2. Het merken van de gevangen exemplaren
3. Het loslaten van de gemerkte exemplaren
4. Het meermalen bemonsteren van de populatie
5. Het schatten van het aantal dieren in het proefgebied en eventuele andere populatieparameters

De werkzaamheden in het veld spelen een belangrijke rol bij de uiteindelijke schattingen. Om aan de voorwaarde van gelijke vangkans voor gemerkte en ongemerkte diern te voldoen, moet men enig idee hebben van de wijze waarop de losgelaten dieren zich verspreiden over het proefgebied. Hiermee hangt het begrip *interactiegroep* samen. Een interactiegroep is de verzameling individuen in een populatie waarvan elk individu potentieel een voldoende grote kans heeft om elk ander individu in de interactiegroep te ontmoeten. De ontmoetingskans met dieren van buiten de interactiegroep ligt veel lager. Rond elk individu kun je een interactiegroep denken, zie fig.5.

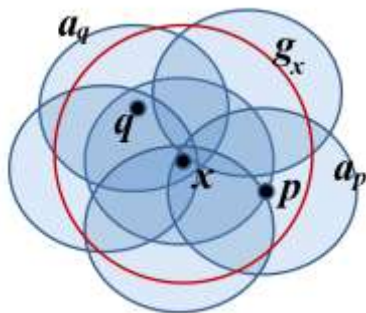


Fig. 5. De interactiegroep g_x rondom individu x met a_x .

$a_p, a_q \dots$ actieradius van individu p, q, \dots

Als de gemerkte dieren op één punt in het gebied worden losgelaten zullen de dieren zich vermengen met de andere dieren in de interactiegroep zoals die rondom het loslaatpunt gedacht kan worden. De interactiegroep zal een grotere straal hebben naar mate de dieren de langer de tijd krijgen zich van het loslaatpunt

uit te verspreiden. Daarom is het goed te bedenken dat:

Een aantalschatting aan de hand van terugvangsten van gemerkte dieren is een schatting van het aantal individuen in de interactiegroep of groepen waarin de gemerkte dieren zijn losgelaten en waaruit ze tevens weer zijn bemonsterd.

Een ander facet waar terdege rekening mee moet worden gehouden is dat een deel van de bekeken populatie zich voor enige tijd aan de bemonsteringen kan onttrekken door bijv. passief te worden, zich tijdelijk op onbereikbare of moeilijke te bereiken plekken te verstoppen of tijdens de bemonsteringsperiode uit het proefgebied weg te trekken, maar voor het einde van de bemonsteringsperiode in de populatie terug te keren.

De verhouding tussen de omvang van de interactiegroepen en de grootte van het proefgebied is sterk bepalend voor de plaatsen waar de dieren in het monstergebied bemonsterd moeten worden. Als het hele proefgebied maar één interactiegroep omvat zijn de losgelaten en de andere individuen in het proefgebied door het hele proefgebied volledig gemengd. De plaats van bemonstering is dan niet van belang.

Anders is het als het proefgebied groter is dan de interactiegroep rondom een willekeurig individu. Als de dieren op één punt zijn losgelaten kan alleen betrouwbare informatie worden verkregen met terugvangsten binnen de interactiegroep rondom het loslaatpunt. Voor informatie over het gehele proefgebied moeten de gemerkte dieren verspreid over het gehele gebied worden losgelaten en zullen de terugvangsten ook in het hele proefgebied moeten plaatsvinden.

Fig. 6 illustreert de situatie als er op te weinig plekken in het proefgebied bemonsterd wordt. In de linker figuur wordt alleen informatie verkregen van vijf interactiegroepen. Een aantalschatting op grond van alle bemonsteringen geeft alleen een betrouwbare schatting van de vijf donkere interactiegroepen, maar mogelijk onbetrouwbare schatting van het totale gebied. In de rechter figuur wordt ook slechts een deel van de populatie bemonsterd, echter een aantal bemonsterde interactiegroepen overlapt elkaar. De schatting die gemaakt kan worden, heeft alleen betrekking op de drie weergegeven interactiegroepen.

Belangrijk in deze situatie is dat de schatting wordt gemaakt op grond van de terugvangsten in de drie interactiegroepen samen. De drie schattingen van elke interactiegroep afzonderlijk geven bij elkaar geteld een overschatting van het bemonsterde gedeelte doordat de donkere overlappingstukken meer dan één keer worden meegeteld. Dit gevaar bestaat bijv. als vaste vangopstellingen op korte afstand van elkaar elk apart bekeken worden.

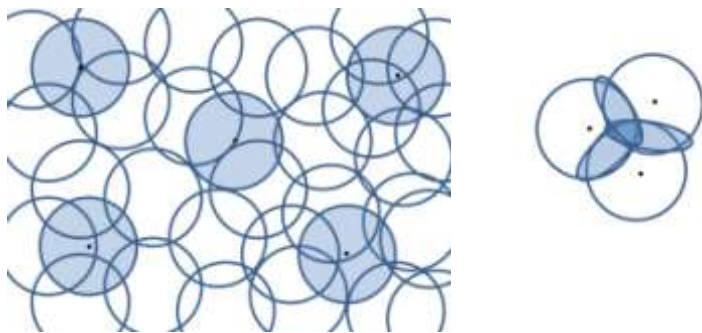


Fig.6a/b Bemonstering op vijf, resp. drie punten in een proefgebied.

In de linker figuur zijn een groot aantal mogelijke interactiegroepen aangegeven, waarvan er slechts vijf (gearceerd) zijn bemonsterd. In de rechter figuur zijn alleen de drie bemonsterde interactiegroepen getekend.

Dat de schattingen beter worden naarmate de bemonsteringen beter gespreid door het proefgebied plaatsvinden, wordt gedemonstreerd met het navolgende simulatie-experiment. In een afgesloten ruimte van 45x45 m wordt het looppatroon van 2025 loopkevers gesimuleerd. Het looppatroon is opgesteld aan de hand van veldgegevens. In de simulatie zijn tevens vangeenheden opgenomen op 5 m van elkaar (Baars in voorber.). Door alleen de "vangsten" in bepaalde vangeenheden in de berekeningen te betrekken is de invloed van het aantal vangeenheden (monstergrootte) of de invloed van de ligging van de vangeenheden op de aantalschattingen te onderzoeken. Zo bleek bij 4 vangeenheden het aantal exemplaren in het proefgebied onderschat te worden als de vangeenheden dicht bij elkaar liggen in het centrum. Naarmate de afstand tussen de vangeenheden toeneemt, neemt ook het gemiddelde geschatte aantal kevers toe, slaat zelfs om in een gemiddelde overschatting, om bij een onderlinge afstand van 30 m weer te onderschatten. De interpretatie is dat met het groter worden van de afstand de interactiegroepen rond elke vangeenheid de overlapping van de interactiegroepen minder wordt, er een groter deel van het proefgebied wordt bemonsterd, totdat bij een afstand van 30 m het centrum buiten de interactiegroepen komen te liggen (fig. 7).

Onderlinge afstand (m)	5	10	15	20	25	30
N_{max}	1650	6400	5500	8250	6100	4820
N_{min}	300	80	850	370	500	100

onderlinge afstand

Tabel 10. Invloed van de afstand tussen vier vangeenheden op de aantalschatting met Jolly in een simulatie-experiment met $N = 2025$ exemplaren.

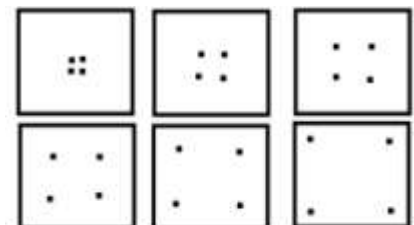


Fig.7. Ligging monsterplekken

Bij het loslaten is de kans groot dat de gemerkte dieren een verhoogde activiteit vertonen. In gevallen dat dit ongewenst is, is dit loslaateffect te beperken door de dieren los te laten in die

periode van de dag dat zij normaal de minste activiteit vertonen. Exemplaren die door de behandeling zijn aangeslagen, moeten vanzelfsprekend niet meer losgelaten worden.

In praktijk wordt er vaak in meer of mindere mate niet voldaan aan een of meer van de voorwaarden zoals die voor elke schattingsmethode zijn aangegeven in de vorige hoofdstukken, hetzij als gevolg van de wijze van bemonsteren, hetzij als gevolg van de verdeling van gemerkte en ongemerkte dieren over het proefgebied, hetzij als gevolg van verschillend "vanggedrag" van verschillende dieren in het proefgebied. Dit geldt met name voor de voorwaarden van gelijke vangkansen en voor de grootte en representativiteit van de monsters. In de loop der tijden zijn er verschillende onderzoeken gedaan naar het gedrag van de schattingsmethoden onder verschillende omstandigheden (vooral de methoden van Jolly en Fisher en Ford). Hieronder volgt een samenvatting van de relevante uitkomsten. De methoden worden daarbij verder aangeduid met de auteursnaam, Fisher en Ford is verder afgekort als F&F.

C.2. De variantie berekeningen

De berekeningen van de standaard deviatie bij de verschillende schattingsformules beogen een indruk te geven van de nauwkeurigheid van de gedane schatting. Met name bij Jolly is de betrouwbaarheid van de S.D.-schattingen met simulaties nagegaan.

De berekeningen van de variantie, en dus van de standaard deviatie bij de Jolly schattingen zijn asymptotisch en onbetrouwbaar. Als de populatiegrootte overschat wordt, wordt de S.D. eveneens overschat en als de populatie onderschat wordt, gebeurt hetzelfde met de S.D. en suggereert dat de schatting nauwkeuriger is dan in werkelijkheid het geval is. Omgekeerd mag men uit een hoge S.D.-waarde afleiden dat de populatie overschat wordt en uit een lage S.D.-waarde dat de populatie vermoedelijk onderschat wordt, met name als de monstergrootte gering is.

	ONDERSCHATTING		OVERSCHATTING	
	% parameterwaarden N hoger dan		% parameterwaarden N lager dan	
	N + S.D.	N+1,96*S.D.	N - S.D.	N-1,96*S.D.
VERWACHTE % OVERSCHRIJDINGEN	15,9	2,5	15,9	2,5
N<50 vangkans	=0,25	25,6	15,4	2,0
	=0,50	19,1	12,0	6,4
	=0,75	21,8	11,6	8,7
100<N<300 vangkans	=0,20	17,8	8,0	7,5
	=0,40	16,8	7,5	15,8
	=0,60	19,0	6,8	15,9
1000<N<6006 vangkans	=0,10	26,0	12,7	12,0
	=0,20	12,0	5,3	13,3
	=0,30	15,3	10,0	19,3

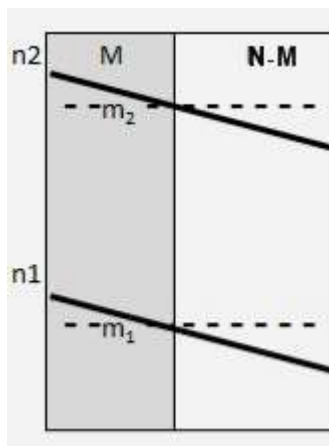
Tabel 11. Percentage Jolly-schattingen, dat in een simulatie-experiment de werkelijke waarden van N onder- en overschat onder verschillende omstandigheden.

Weergegeven zijn de gemiddelde percentages van telkens 50 schattingen. \hat{N} is de schatting van N. S.D. is de bijbehorende standaard deviatie. (naar gegevens van Manly 1970).

Uit simulaties van Roff (1973) blijken ook de variantieberekeningen bij Lincoln en Bailey onbetrouwbaar te zijn. Het voorbeeld van Manly (tabel 2) laat zien dat een vergroting van de monsters leidt tot meer realistische variantieberekeningen.

C.3. De monstergrootte en het aantal monsters

Een toename van het aantal monsters leidt bij Jolly wel en bij F&F niet tot kleinere schattingsfouten. De Jolly schattingen zijn aan het begin en einde van de monsterserie onbetrouwbaar dan halverwege doordat in het begin M_i en m_i nog laag zijn en naar het einde toe R_i en Z_i afnemen. Het effect van het aantal monsters op de schattingen is vooral merkbaar bij kleinere monsters. Het aantal monsters heeft weinig invloed op schatting met F&F omdat daar bij elk monster M_i is geschat m.b.v. φ en slechts m/n wordt gebruikt. Informatie van andere vensters is niet nodig. Wel kan de schatting van φ beter worden naarmate meer monsters beschikbaar zijn. Als de monsters klein zijn, leiden kleine afwijkingen van de variabelen in de verhoudingen m_i/n_i en Z_i/R_i bij alle methoden tot grote onnauwkeurigheden van de schattingen (fig. 8). Een springerig verloop van de geschatte waarden is het gevolg. De F&F methode is wat beter bestand tegen deze afwijkingen dan Jolly. Dat een toenemende monstergrootte of vangkans de schatting ten goede komt, wordt geïllustreerd door fig. 9 en 10.



$$M/N = 1116 \text{ mm}^2 / 2542 \text{ mm}^2 = 0,44$$

$$m_1/n_1 = (180+56) \text{ mm}^2 / 410 \text{ mm}^2 = 0,58$$

$$m_2/n_2 = (864+56) \text{ mm}^2 / 1986 \text{ mm}^2 = 0,47$$

Fig 8. Het effect van kleine monsters.

Als door toeval in het monster n_1 iets te veel gemerkte dieren zijn gevangen, heeft dit een veel grotere invloed op de verhouding m_1/n_1 , dan bij een groot monster (n_2), waar eenzelfde numerieke afwijking de verhouding m_2/n_2 maar weinig beïnvloedt. Een analoge redenering geldt bij Jolly voor $Z_i/R_i = (M_i - m_i)/s_i$

Voor het gebruiken van Jolly of F&F wordt wel als stelregel genomen dat als $n_i > 0.2N$ (dus vangkans > 0.2) en bovendien als $n_i > 100$ individuen Jolly de voorkeur verdient en als $n_i < 0.2N$ of als $n_i < 100$ individuen en mits de afnamesnelheid constant is F&F betere schattingen geeft. De indruk is dat onder gelijke omstandigheden F&F betere schattingen van de afnamesnelheid oplevert dan Jolly. De voorwaarde dat $n_i > 100$ individuen moet zijn, betekent overigens dat naarmate de populatiegrootte geringer is de vangkans moet worden vergroot (zie fig 10).

Gilbert (1973) komt tot de conclusie dat naarmate de monsters groter zijn en vaker worden genomen (althans meer in totaal) de Jolly schattingen ongevoeliger worden voor afwijkingen van de voorwaarden.

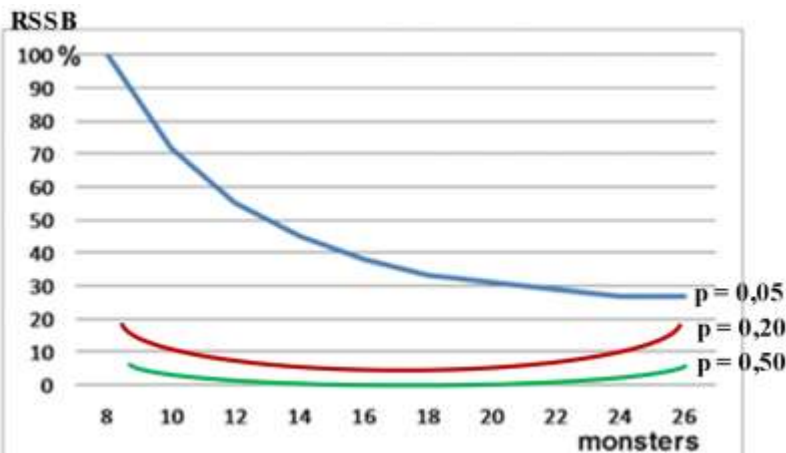


Fig 9. De invloed van de vangkans p en het aantal bemonsteringen op de afwijking in de schattingen van N_i met Jolly.

RSSB = "relative small sample bias"
 $\approx (\tilde{N}_i - N_i)/N_i$
 Simulatie experiment Gilbert 1973.

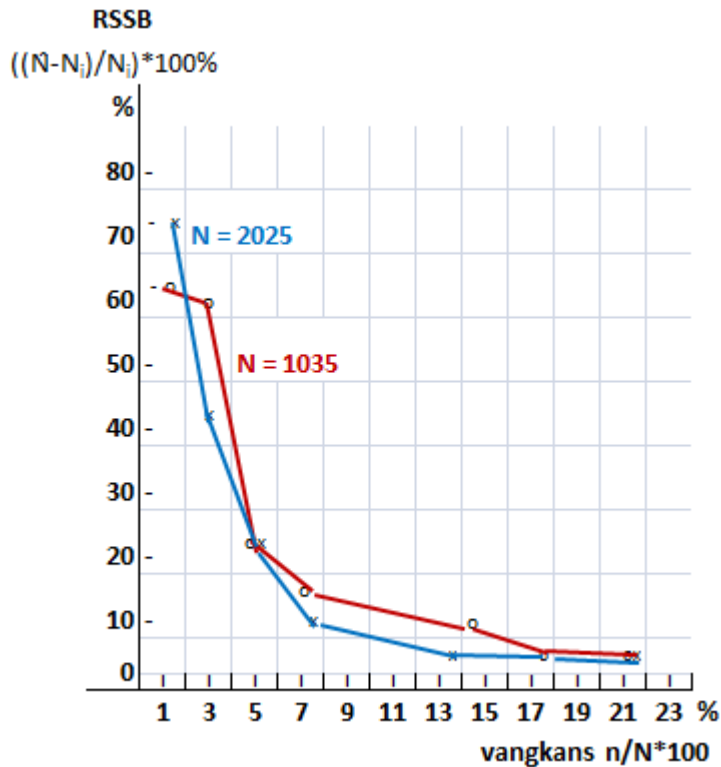


Fig 10. Het verband tussen de afwijking in de aantalschattingen met Jolly en de vangkans bij twee populaties van verschillende grootte $N = 1035$ en $N = 2025$. De vangkans is uitgedrukt als $(n/N) * 100 \%$. Simulatie experiment van der Eijk 1976, zie blz. 16 .

C.4. De grootte van m_i , het aantal terugvangsten per monster

Het aantal gemerkte dieren per monster moet voldoende groot zijn om de verhouding M_i/N_i en bij Jolly bovendien ook om de verhouding Z_i/R_i betrouwbaar weer te kunnen geven. Gilbert (1973) vindt dan ook dat met een toenemend aantal terugvangsten de schattingen met Jolly betrouwbaarder worden. Bij Jolly doet zich echter de opmerkelijke situatie voor dat m_i t.o.v. M_i niet te groot mag worden, omdat als m_i nadert tot M_i dan $M_i - m_i$ nadert tot 0, waardoor Z_i nadert tot 0. In fig. 6 is dat te zien bij de vangkansen 0,20 en 0,50 waarbij RSSB in begin en eind oploopt maar niet bij een vangkans 0,05. Volgens Sheppard et al. (1969) zijn F&F schattingen van de populatiegrootte beter dan die van Jolly als $m_i < 0,4M_i$.

C.5. Heterogeniteit in de vangkans

Er is een reële mogelijkheid dat de gemerkte dieren in de populatie een andere vangkans hebben dan de ongemerkte. Als gevolg van het merken kan, door een gewijzigde mobiliteit van de gemerkte dieren, de vangkans verhoogd, maar vaker verlaagd zijn. Daarnaast kan de vangkans in de populatie heterogeen verdeeld zijn, waardoor bijv. een deel van de populatie een hoge vangkans heeft en een ander deel een geringe. De dieren met een hoge vangkans hebben als gevolg daarvan een grotere kans gemerkt te worden dan de dieren met een lage vangkans. De consequentie is dat de gemerkte dieren als groep een hogere vangkans hebben dan de groep van ongemerkte dieren. Bij een hogere vangkans van de gemerkte t.o.v. de ongemerkte dieren zal $m_i/M_i > n_i/N_i$ dus $m_i/n_i > M_i/N_i$, wat leidt tot onderschattingen van de populatiegrootte door alle methoden. Omgekeerd leidt een hogere vangkans van de ongemerkte dieren tot overschattingen. Dit effect wordt echter minder in de loop van de tijd doordat de ongemerkte na het vangen worden gemerkt, zodat langzamerhand dieren met een hogere vangkans tot de groep van gemerkte dieren gaan behoren. Deze ontwikkeling verloopt trager als de vangkans wordt verkleind door het merken zelf of als er een grote toevloed van ongemerkte dieren in de populatie is. Gilbert (1973) vindt bij simulaties met heterogene vangkansen dat de schattingsfouten bij

Jolly kleiner worden naarmate de vangkans dichter bij elkaar liggen en naarmate ze hoger zijn.

	VANGKANSDERDELING											PROCENTUELE AFWIJING BIJ:					
												N = 50			N = 300		
	0,05	0,15	0,25	0,35	0,45	0,55	0,65	0,75	0,85	0,95	\bar{p}	AANTAL MONSTERS			AANTAL MONSTERS		
												10	25	50	10	25	50
af- name he- tero- geni- teit	50									50	0,50	45,6	39,9	29,9	45,7	39,9	29,9
	34				32						0,48	34,0	27,9	20,6	39,1	27,9	20,6
	20	12	8	6	4	4	6	8	12	20	0,50	30,2	21,8	14,8	30,3	21,8	14,8
	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	0,50	21,0	13,6	8,7	21,2	13,6	8,8
	6	10	18	10	6	6	10	18	10	6	0,50	19,5	11,4	6,8	19,6	11,4	6,9
toe- name vang- kans		6	10	14	20	20	14	10	6		0,50	8,8	4,2	2,1	9,2	4,3	2,1
	50	40	10								0,11	11,9	6,7	9,2	21,0	21,0	16,6
	16	28	24	18	10	4					0,24	18,8	15	10,3	22,9	16,7	11,2
		6	10	14	20	20	14	10	6		0,50	8,8	4,2	2,1	9,2	4,3	2,1
		6	8	10	10	12	12	12	14	16	0,61	10,1	4,7	3,2	10,2	4,7	2,3
				4	10	18	24	28	16	0,76	1,4	0,5	0,2	1,4	0,5	0,2	
					10	16	20	24	30	0,80	1,1	0,4	0,2	1,1	0,4	0,2	

Tabel 12. Procentuele afwijkingen in populatieschattingen met Jolly bij verschillende heterogene verdelingen van de vangkans \bar{p} .

De afwijkingen van de schattingen worden ongeveer berekend als $(\tilde{N}_i - N_i)/N_i$.

Door onderschatting zijn alle percentages negatief. (gewijzigd naar Gilbert 1973)

De schatting van het aantal gemerkte dieren in de populatie wordt bij F&F en Jolly niet beïnvloed door een verschil in vangkans van gemerkte en ongemerkte dieren omdat de verhouding m_i/n_i niet voorkomt in de berekeningen van M_i . Fouten in de schatting van M_i ontstaan wel als binnen de groep van gemerkte dieren, dieren uit eerdere monsters losgelaten een andere vangkans hebben dan dieren die pas zijn losgelaten, zie onder par. C.4.

Bij veldonderzoek aan o.a. loopkevers en sprinkhanen is gebleken dat een aantal individuen veel frequenter worden teruggevangen dan de andere dieren. De indruk is dat deze dieren zich slecht met de populatie vermengen. Bij Jolly en F&F heeft dat onderschattingen tot gevolg doordat $m_i/M_i > n_i/N_i$; bij Jolly wordt bovendien R_i groter ten opzicht van Z_i . Ook Craig onderschat in deze situatie doordat $\sum(x^2 \cdot f_x)$ relatief sterker toeneemt dan $\sum(x \cdot f_x)$ bij een gelijkblijvende $\sum f_x$. (zie fig13).

Er zijn twee mogelijkheden om dit effect tegen te gaan; 1. door de periodes tussen de monsters te vergroten en 2. door de dieren van monster i die in monster $i+1$ worden teruggevangen niet als terugvangsten mee te rekenen, zie de fig. 11 en 12.

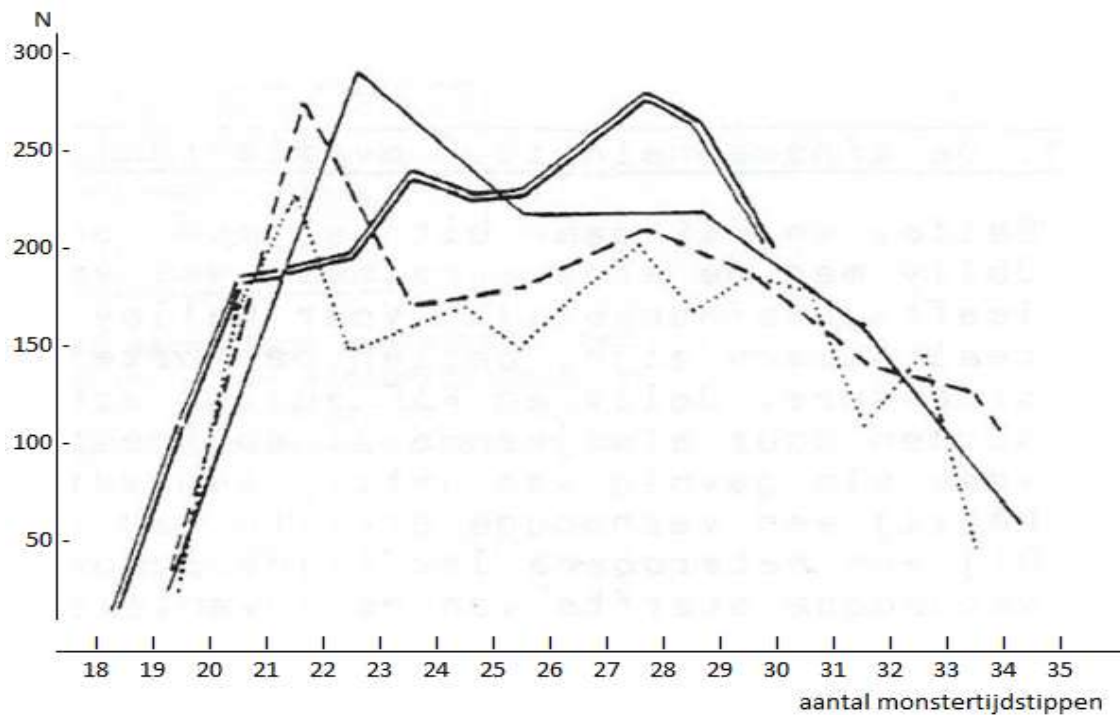


Fig. 11. Jo1ly-schattingen van het aantal *Pterostichus coerulescens* loopkevers in een afgesloten ruimte op de Kralose heide (Baars 1975)

- == aantal aanwezige dieren
- bemonstering eens per 3 weken
- - - bemonstering eens per 2 weken
- bemonstering eens per week

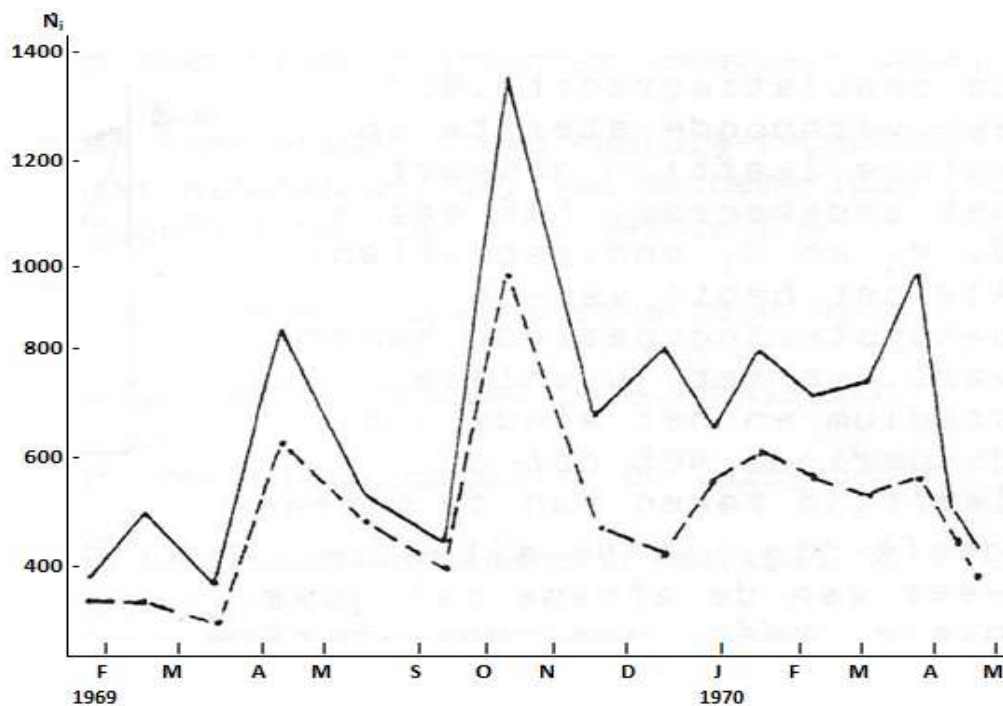


Fig. 12. aantalschattingen met „lolly van een sprinkhaanpopulatie *Paprides nitidus* in Nieuw Zeeland (White 1975)

- - - - "gewone" schatting
- schatting met negeren van terugvangsten in het eerstvolgende monster

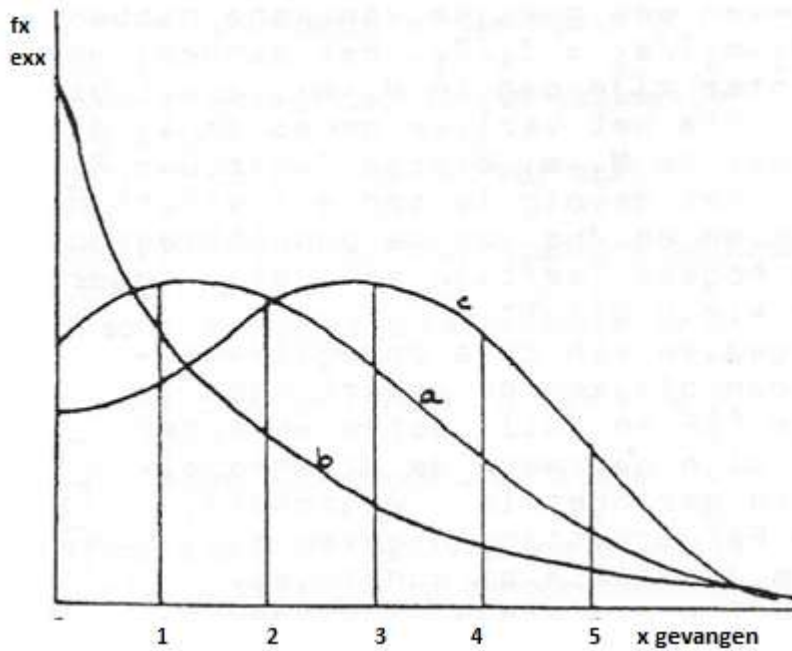


Fig. 13. Schematische weergave van de Poissonverdelingen van het aantal terugvangsten, uitgaande van

- a) een gelijke vangkans van gemerkte en ongemerkte dieren,
- b) een hogere vangkans van de ongemerkte dieren (overschatting),
- c) een hogere vangkans van de gemerkte dieren (onderschatting)

C.6. De afnamesnelheid (overleving)

Bailey en F&F gaan uit van een constante afnamesnelheid. Bij Jolly mag de afnamesnelheid wel veranderlijk zijn, maar niet leeftijdsafhankelijk. Voor Bailey kan de aanname vaak nog wel realistisch zijn, gezien de korte duur van de bemonsteringsprocedure. Jolly en F&F zullen echter vaak wel beïnvloed worden door afwijkende afnamesnelheden tijdens de procedure, vaak als gevolg van hetzij een verhoogde juveniele sterfte, hetzij een verhoogde sterfte van oudere dieren.

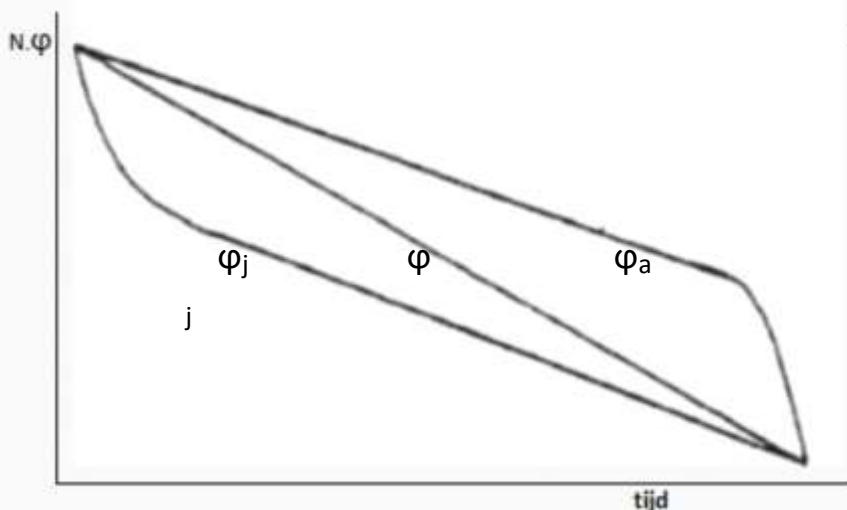


Fig 14. Schatting van de overleving ϕ bij een verhoogde juveniele sterfte (ϕ_j) en een verhoogde ouderdomssterfte (ϕ_a)

Bij een heterogene leeftijdsopbouw van de populatie zal de verhoogde sterfte van de juveniele resp. de oudere dieren een heterogene kansverdeling tot gevolg hebben met vermoedelijk een lagere vangkans voor het ongemerkte deel (met relatief veel jongere dieren), resp voor het gemerkte deel (met relatief veel oudere dieren). Bij een verhoogde juveniele sterfte zal de over-

leving φ door F&F overschat worden, waardoor ook het aantal aanwezige gemerkte dieren op een gegeven tijdstip overschat wordt en daarmee ook de populatiegrootte. Bij een verhoogde sterfte op latere leeftijd gebeurt het omgekeerde; F&F zal φ , M_i en N_i onderschatten. Als het begin van de bemonsteringsperiode samenvalt met het juveniele stadium en het einde van de periode met het op leeftijd raken van de dieren geeft fig. 14 de situatie weer van de afname met juveniele, resp. ouderdomssterfte en de foutief geschatte φ .

De overschatting door F&F van de populatiegrootte bij een verhoogde juveniele sterfte zal het sterkst zijn in het begin van de monsterserie, terwijl de onderschatting door een verhoogde sterfte op leeftijd toeneemt naar het einde van de monsterserie.

Bij Jolly wordt er expliciet van uitgegaan dat alle gemerkte dieren een gelijke vangkans hebben als wordt gesteld: $(M_i - m_i)/s_i = Z_i/B_i$. Het aandeel van jonge dieren zal in s_i groter zijn dan in $M_i - m_i$, zodat bij een verhoogde juveniele sterfte het verlies onder de s_i dieren groter zal zijn dan onder de $M_i - m_i$ dieren, waardoor R_i relatief kleiner blijft dan Z_i . Het gevolg is een overschatting van het aantal gemerkte dieren en dus van de populatiegrootte (tabel 13, 14). Bij een verhoogde sterfte op hogere leeftijd zal Jolly onderschatten omdat dan juist Z_i te klein blijft. Afgezien van deze onregelmatigheden blijken de schattingen van F&F en Jolly betrouwbaarder te zijn naarmate de afnamesnelheid geringer is (φ_i groter). De F&F schattingen geven bij een juveniele of ouderdomssterfte grotere afwijkingen dan Jolly schattingen onder dezelfde omstandigheden. Jolly is betrouwbaarder naarmate de veranderingen in de populatie gelijkmatiger en geringer zijn.

	relatieve fout $((N - \hat{N})/N) \cdot 100\%$		% overschattingen % $\hat{N} > N$	
	JOLLY	F&F	JOLLY	F&F
	Verhoogde afname als juveniel	11,22	20,97	87,50
Verhoogde afname op leeftijd	-0,96	-4,38	20,80	16,70
constante afnamesnelheid	7,16	4,91	59,40	68,80

Tabel 13. Schattingsfouten bij schattingen met Jolly en Fisher & Ford

De procentuele schattingsfouten en het percentage overschattingen bij een juveniele en een ouderdomsafhankelijke afnamesnelheid en bij een constante afnamesnelheid bij schattingen met Jolly en Fisher & Ford (naar gegevens van simulatie experimenten van Manly 1970)

φ	0.95	0.90	0.80	0.50	0.30	Tabel 14. De gemiddelde procentuele afwijking over 8 simulaties met elk 7 schattingen bij Jolly en F & F bij
JOLLY	3.75	5.25	2.63	20.50	8.50	
F & F	4.25	5.63	2.75	16.25	24.50	

verschillende constante afnamesnelheden (φ). De afwijking wordt berekend met $((\hat{N} - N)/N) \cdot 100\%$. (naar simulatiegegevens van Manly 1970).

D. Literatuurlijst

- Baars, M.A. (1975) Werkgroepbespreking veldonderzoek 1975 interne comm. Biol. Station Wijster, niet gepubl.
- Baars, M.A. (1980). Patterns of movement of radioactive carabid beetles. *Oecologia* 42.
- Bailey, N.T.J. (1951). On estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika* 38.
- Bailey, N.T.J. (1952). Improvements in the interpretation of recapture data. *J. Anim. Ecol.* 21.
- Bishop, J.A. & P.M. Sheppard (1973). An evaluation of two capture-recapture models using the technique of computer simulation. In: *The mathematical theory of the dynamics of biological populations* (Ed. M.S. Bartlett & W. Hiorns).
- Bellrose & Chase, E.B. (1950). Population losses in the mallard, black duck, and blue-winged teal. *Illinois Nat. Hist. Survey Biol. Notes* 22, 1-27.
- Boyd, H. (1956). Statistics of the British population of the pink-footed goose. *J. Anim. Ecol.* 25, 253-273.
- Carothers, A.D. (1973). Capture-recapture methods applied to a population with known parameters. *J. Anim. Ecol.* 42, 1.
- Carothers, A.D. (1973). The effects of unequal catchability on Jolly-Seber estimates. *Biometrics* 29.
- Chapman, D.G. (1952). Inverse, multiple and sequential sample censuses. *Biometrics* 8, 286-306.
- Chapman, D.G. (1954). The estimation of biological populations. *Ann. Math. Statist.* 25, 1-15.
- Chapman, D.G. (1961). Statistical problems in the dynamics of exploited populations. *Proc. 4th Berkeley Symp.* 1960, vol. 4, 153-168.
- Chapman, D.G. (1965). The estimation of mortality and recruitment from a single-tagging experiment. *Biometrics* 21, 529-542.
- Coulson (1960). A study of the mortality of the starling based on ringing recoveries. *J. Animal. Ecol.* 29, 251-71.
- Craig, C.C. (1953). On the utilisation of marked specimens in estimating populations of flying insects. *Biometrika* 40.
- Davis, D.E. (1963). Estimating the numbers of game populations. In H.S. Mosby (ed.), *Wildlife Investigational Techniques*, 2nd edn, 89-118. The Wildlife Society: Washington.
- Davis, D.E., Christian, J.J. and Bronson, F. (1964). Effect of exploitation of birth, mortality and movement rates in a woodchuck population. *J. Wildl. Manag.* 28, 1-9.
- De Lury, D.B. (1958). The estimation of population size by marking and recapture procedure. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 15, 19-25.
- Den Boer, P.J. (1978). Syllabus verspreidingsoecologie. *Cursus oecologie 197/78 oecologische analisten*.
- Eberhardt, L.L., Peterle, T.J. and Schofield, R. (1963). Problems in a rabbit population study. *Wildl. Monogr.* 10, 1-51.
- Eijk, R.H. Van der (1976). Werkbespreking simulatie-experiment Jolly-schattingsmethode. Interne comm. Biol. Stat. Wijster, niet gepubl.
- Fischler, K.J. (1965). The use of catch-effort, catch-sampling, and tagging data to estimate a population of blue crabs. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 94, 287-310.
- Fisher, R.A. & E.B. Ford (1947). The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula*. *Heredity* 1, 2.
- Gilbert, R.O. (1973). Approximations of the bias in the Jolly-Seber capture-recapture model. *Biometrics* 29.
- Goodman, L.A. (1953). Sequential sampling tagging for population size problems. *Ann. Math. Statist.* 24, 56-69.

- Haldane, J.B.S. (1953). Same animal life tables. *J. Inst.Actuaries* 79, 83-9.
- Haldane, J.B.S. (1955). The calculation of mortality rates from ringing data. *Proc. XIth Int.Orn.Congr.Basel*, 454-8.
- Hayne, D.W. (1949b). Two methods for estimating populations from trapping records. *J. Mammal.* 30, 399-411.
- Hickey, J.J. (1952). Survival studies of banded birds. U.S. Fish and Wildl. Serv., *Spec.Sci.Rept.: Wildl. No.15*, 1-177.
- Jolly, J.M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 51, 1 & 2.
- Lack, D. (1943). The age of the blackbird. *Brit.Birds* 36, 166-75.
- Lack, D. (1951). Population ecology in birds. *Proc. Xth Int.Om.Congr.Uppsala*, 409-48.
- Lincoln, F.C. (1930). Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *U.S.D.A. circu.* 118, 1.
- Manly, B.F.J. (1970). A simulation study of animal population estimating using the capture-recapture method. *J.Anim.Ecol.* 7.
- Manly, B.F.J. (1969). On a method of population estimation using capture-recapture data. *Entomologist.* 102.117-120.
- Manly, B.F.J. (1970). A simulation study of animal population estimation using the capture-recapture method. *J. Appl.Ecol.* 7. 13/39.
- Manly, B.F.J. (1971). A simulation study of Jolly's method for analyzing capture-recapture data. *Biometrics* 27.
- Manly, B.F.J. (1972/73). Estimating survivorship from the recaptures of animals first released at age zero. *Biometrie-Praximetrie* 13,1-14.
- Manly, B.F.J. and Parr, M.J. (1968). A new method of estimating population size, survivorship, and birth rate from capture-recapture data. *Trans.Soc.Brit.Ent.* 18,81-9.
- Marten, G.G. (1970a). A regression method for mark-recapture estimates with unequal catchability. *Ecology* 51,291-5.
- Meslow, E.C. and Keith, L.B. (1968). Demographic parameters of a snowshoe hare population. *J.Wildl.Manag.* 32,812-34.
- Overton, W.S. (1965). A modification of the Schnabel estimator to account for removal of animals from the population. *J.Wildl.Manag.* 29,392-5.
- Paludan, K. (1951). Contributions to the breeding biology of *Larus argentatus* and *Larus fuscus*. *Dansk naturh.Foren.Vidensk.Medd.* 114,1-128.
- Parker, R.A. (1955). A method for removing the effect of recruitment on Petersen-type population estimates, *J. Fish.Res.Bd.Canada* 12, 447-50.
- Parker, R.A. (1963). On the estimation of population size, mortality and recruitment. *Biometrics* 19, 318,23.
- Parr, M.J. & F.J. Gaskell & B.J. George (1968). Capture-recapture methods estimating animal numbers. *J.Biol.Educ.* 2.
- Paulik, G.J. (1963a). Estimates of mortality rates from tag recoveries. *Biometrics* 19, 28-57.
- Pearson, P.G. (1955). Population ecology of the spade foot toad, *Scaphiopus h. holbrooki* (Harlan). *Ecol.Monogr.* 25, 233-67.
- Pyburn, W.F. (1958). Size and movements of a local population of cricket frogs (*Acris crepitans*). *Tex.J.Sci.* 10, 325-42.
- Ricker, W.E. (1958). Handbook of computations For biological statistics of fish populations. *Bull.Fish.Res.Bd.Canada* 119, 1-300.
- Roff, D.A. (1973). On the accuracy of some mark-recapture estimators. *Oecologia* 12.
- Schumacher, F.X. and Eschmeyer, R.W. (1943). The estimation of fish populations in lakes and ponds. *J. Tennessee Acad.Sci.* 18, 228-49.

- Seber, G.A.F. (1970b). Estimating time-specific survival and reporting rates for adult birds from band returns. *Biometrika* 57, 313-18.
- Seber, G.A.F. (1972). Estimating survival rates from bird-band returns. 3. *Wildl. Manag.* 36, 405-13.
- Seber, G.A.F. (1973). *The Estimation of Animal Abundance and Related parameters*. Griffin, London.
- Seber, G.A.F. (1965). A note on multiple-recapture census. *Biometrika* 52, 1 & 2
- Sheppard, P.M., W.W. Macdonald, R.J. Tonn & B Grab. (1969). The dynamics of an adult population of *Aedes aegypti* in relation to dengue-haemorrhagic in Bangkok. *J. Anim. Ecol.* 38.
- Southwood, T.R.E. (1978). *Ecological Methods*. Methuen, London. 2nd ed.
- Tanaka, R. (1951). Estimation of vole and mouse populations on Mount Ishizuchi and on the uplands of Southern Shikoku. *J. Mammal.* 32, 450-8.
- Tanaka, R. (1952). Theoretical justification of the mark-and-release index for small mammals. *Kochi Women's College* 1, 38-47.
- Tanton, M.T. (1965). Problems of live-trapping and population estimation for the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* (L.). *J. Animal Ecol.* 34, 1-22.
- White, E.G. (1975). Identifying population units that comply with capture-recapture assumptions in an open community of alpine grasshoppers. *Res. Popul. Ecol.* 16.