

# Onlinebeispiel 11.6. Vergleich verschiedener JS-Modelle zur Schätzung der Überlebensraten von Geckos

Kapitel 11 aus Henle, K., A. Grimm-Seyfarth & B. Gruber: Erfassung und Analyse von  
Tierpopulationen. Ulmer Verlag

Annegret Grimm-Seyfarth

17.03.2025

In diesem Beispiel werden wir uns mit Jolly-Seber-Methoden (JS) beschäftigen. Zunächst werden wir die Schätzungen anhand der im Buch vorgestellten Formeln (Kap. 11.1.2) durchführen. Dann werden wir eine Einführung in die verschiedenen R-Pakete geben und die Schätzungen vergleichen. Dabei wollen wir auch individuelle Parameter mit in die Schätzungen einbeziehen und das am besten passende Modell finden. Dazu nutzen wir AIC-Vergleiche. Zum Abschluss zeigen wir Goodness-of-Fit-Tests.

Wir nutzen dabei ein Beispiel aus einer Langzeiterfassung des australischen, baumbewohnenden Geckos *Gehyra variegata*, der seit 1985 regelmäßig im Kinchega Nationalpark gefangen wird (Henle 1990, Grimm-Seyfarth et al. 2018). Zur besseren Demonstration nutzen wir einen Teildatensatz von 2012 bis 2016, da hier jährlich Ende Februar (gleiche Saison) und mit vergleichbarem Fangaufwand gefangen wurde. Das Fangen folgte einem robusten Versuchsplan. Dabei fungieren die Jahre als Primärperioden (5), innerhalb der es jeweils 6 (2012, 2013) bzw. 7 Sekundärperioden (2014-2016) gab. Im robusten Versuchsplan wurde eine Fanggeschichte (ch) erstellt, bei der, sofern ein Individuum innerhalb des Jahres gefangen wurde, dieses Tier eine 1 zugewiesen bekam - egal wann und wie oft es gefangen wurde (sog. ad hoc Design). Zusätzlich wurden für jedes Tier Eigenschaften aus dem Originaldatensatz (Grimm-Seyfarth et al. 2018) herausgelesen: das Geschlecht (**Sex**); die Sesshaftigkeit (**Residency**), bei der Tiere, die immer am selben Baum gefangen wurden, als **Resident** bezeichnet werden und solche, die den Baum wechselten, als **Floaters**; die maximale und die mittlere Anzahl Fanggelegenheiten pro Jahr, an denen das Tier beobachtet wurde (**Catchability\_max** und **Catchability\_mean**); die mittlere Masse (**average\_mass**); und die mittlere Kopf-Rumpf-Länge (**average\_SVL**). Der vorliegende Datensatz enthält ausschließlich adulte Tiere, keine juvenilen oder subadulten Tiere. Diese haben eine unterschiedliche Fängigkeit und Überlebenswahrscheinlichkeit und können daher nicht im gleichen JS-Modell berechnet werden. Hierfür wäre ein Altersklassenmodell notwendig, welches in Grimm-Seyfarth et al. (2018) genutzt und erklärt wird.

Die Daten lesen wir zunächst in R ein:

```
UlmerBuch::beispiel.pfad() #Pfad zu den Beispieldaten
```

```
## Der Pfad zu den Beispieldaten wurde gesetzt auf:  
## C:/Users/grimm/AppData/Local/Programs/R/R-4.4.3/library/UlmerBuch/extdata
```

```
gecko <- read.csv2("GV_RI_2012-2016.csv", stringsAsFactors=TRUE)  
head(gecko)
```

```
##   Number X2012 X2013 X2014 X2015 X2016   Sex Residency Catchability_max  
## 1  R000X     0     1     0     0     0  male  Resident                4  
## 2  R004Y     1     0     0     0     0  male  Resident                1
```

```
## 3 R00Y0 0 1 0 0 0 female Resident 5
## 4 R0411 1 1 1 1 1 male Floater 3
## 5 R063X 1 0 0 0 0 female Resident 1
## 6 R07Y7 1 1 1 1 1 female Floater 6
## Catchability_mean average_mass average_SVL
## 1 4.0 3.260 4.90
## 2 1.0 2.990 5.00
## 3 5.0 2.360 5.00
## 4 2.2 3.140 5.02
## 5 1.0 3.460 5.00
## 6 4.2 2.914 5.00
```

```
nrow(gecko)
```

```
## [1] 145
```

Im Datensatz sind 145 individuelle Geckos enthalten.

## Berechnung anhand der Formeln 11.1—11.10 des Buches

### Fangstatistiken:

Bei  $k = 5$  Erfassungsjahren reicht  $i$  von 1 bis 5 und  $j$  von 1 bis  $k-1 = 4$ .

$ni$ : Gesamtzahl aller Tiere, die bei der  $i$ -ten Erfassung gefangen/festgestellt wurden ( $i = 1, \dots, k$ ) ( $ni = mi + ui$ );

```
ch <- gecko[,2:6]
ni <- colSums(ch)
ni
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## 41 59 62 60 55
```

$Ri$ : Anzahl Exemplare aus  $ni$ , die nach der  $i$ -ten Erfassung ( $i = 1, \dots, k-1$ ) wieder freigelassen wurden. Wenn ein Teil der zum Zeitpunkt  $i$  gefangenen Exemplare einbehalten wird (Belegentnahme, Verletzung bei Markierung etc.), können zum Zeitpunkt  $i$  nur noch  $Ri < ni$  Exemplare freigelassen werden; in diesem Datensatz haben wir alle gefangenen Geckos wieder freigelassen, daher ist  $Ri = ni$ .

```
Ri <- ni
Ri
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## 41 59 62 60 55
```

$mi$ : Anzahl markierter Individuen, die bei der  $i$ -ten Erfassung gefangen/festgestellt wurden ( $i = 1, \dots, k$ ;  $m1 = 0$ );

Hinweis: bei der Auswahl bedeutet & das statistische UND und | das statistische ODER

```
# Wiederfangvektor
mi <- c(0, sum(ch$X2013[ch$X2012==1]),
        sum(ch$X2014[ch$X2012==1 | ch$X2013==1]),
        sum(ch$X2015[ch$X2012==1 | ch$X2013==1 | ch$X2014==1]),
        sum(ch$X2016[ch$X2012==1 | ch$X2013==1 | ch$X2014==1 | ch$X2015==1]))
mi
```

```
## [1] 0 22 39 32 39
```

```
# Matrix Mij für den Wiederfang
# i sind die Primärperioden 1 bis 5, organisiert in Spalten
# j sind die Sekundärperioden
mij <- as.data.frame(matrix(nrow=4, ncol=5))
colnames(mij) <- 1:5
rownames(mij) <- 1:4
#mij
mij$"1" <- 0
mij[1,2] <- mi[2]
mij[1,3] <- sum(ch$X2014[ch$X2012 == 1 & ch$X2013 == 0])
mij[2,3] <- sum(ch$X2014[ch$X2013 == 1])
mij[1,4] <- sum(ch$X2015[ch$X2012 == 1 & ch$X2013 == 0 & ch$X2014 == 0])
mij[2,4] <- sum(ch$X2015[ch$X2013 == 1 & ch$X2014 == 0])
mij[3,4] <- sum(ch$X2015[ch$X2014 == 1])
mij[1,5] <- sum(ch$X2015[ch$X2012 == 1 & ch$X2013 == 0 & ch$X2014 == 0 & ch$X2015 == 0])
mij[2,5] <- sum(ch$X2016[ch$X2013 == 1 & ch$X2014 == 0 & ch$X2015 == 0])
mij[3,5] <- sum(ch$X2016[ch$X2014 == 1 & ch$X2015 == 0])
mij[4,5] <- sum(ch$X2016[ch$X2015 == 1])
mij
```

```
##   1  2  3  4  5
## 1 0 22  4  0  0
## 2 0 NA 35  1  0
## 3 0 NA NA 31  3
## 4 0 NA NA NA 36
```

```
# Überprüfung: Wenn die Matrix richtig erstellt wurde,
# entsprechen die Spaltensummen mi
colSums(mij, na.rm=TRUE) == mi
```

```
##   1  2  3  4  5
## TRUE TRUE TRUE TRUE TRUE
```

Damit haben wir sowohl den Gesamtvektor  $mi$ , als auch die Teilwerte für jede Fanggelegenheit  $j$ . Es ergibt sich

$ri$ : Anzahl Individuen von  $Ri$ , die zum Zeitpunkt  $i$  freigelassen und bei einem späteren Fangtermin wiedergefangen wurden ( $i = 1, \dots, k-1$ );

```
ri <- rowSums(mij, na.rm=TRUE)
ri
```

```
## 1 2 3 4
## 26 36 34 36
```

$z_i$ : Anzahl Tiere, die vor der Fanggelegenheit  $i$  markiert und bei Fanggelegenheit  $i$  nicht, jedoch bei einer späteren Fanggelegenheit wiedergefangen wurden ( $i = 2, \dots, k-1$ ).

```
zi <- c(NA,
  nrow(ch[ch$X2012 == 1 & ch$X2013 == 0 &
    (ch$X2014 == 1 | ch$X2015 == 1 | ch$X2016 == 1),]),
  nrow(ch[(ch$X2012 == 1 | ch$X2013 == 1) & ch$X2014 == 0 &
    (ch$X2015 == 1 | ch$X2016 == 1),]),
  nrow(ch[(ch$X2012 == 1 | ch$X2013 == 1 | ch$X2014 == 1) &
    ch$X2015 == 0 & ch$X2016 == 1,]),
  NA)
zi
```

```
## [1] NA 4 1 3 NA
```

$u_i$ : Anzahl unmarkierter Exemplare, die bei der  $i$ -ten Erfassung gefangen wurden ( $i = 1, \dots, k$ );

```
ui <- ni-mi
ui
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## 41 37 23 28 16
```

## Berechnung der Parameter

$M_i$ : Anzahl markierter Tiere, die sich zum Zeitpunkt der  $i$ -ten Erfassung in der Population befinden ( $i = 1, \dots, k$ ;  $M_1 = 0$ );

```
Mi <- mi + (Ri*zi)/ri
# wir setzen Wert M1 auf 0
Mi[1] <- 0
Mi
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## 0.00000 28.55556 40.82353 37.00000 NA
```

$N_i$ : Gesamtzahl Individuen, die sich zum Zeitpunkt der  $i$ -ten Erfassung in der Population befinden ( $i = 1, \dots, k$ );

```
Ni <- (ni*Mi)/mi
Ni
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## NaN 76.58081 64.89894 69.37500 NA
```

```
VarNi <- Ni*(Ni-ni)*((Mi-mi+Ri)/Mi * (1/ri)-(1/Ri) + (Ni-Mi)/(Ni*mi))
VarNi
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## NaN 101.415665 7.406131 30.383301 NA
```

```
seNi <- sqrt(VarNi)
seNi
```

```
##      X2012      X2013      X2014      X2015      X2016
##      NaN 10.070535  2.721421  5.512105      NA
```

Die Populationsgrößen für 2013 bis 2015 betragen (gerundet) 77, 65 und 69 Individuen mit einem entsprechenden Standardfehler von (gerundet) 10, 3 und 6 Individuen.

$\phi_{ii}$ : Überlebenswahrscheinlichkeit aller Tiere zwischen der  $i$ -ten und  $(i+1)$ -ten Erfassung ( $i = 1, \dots, k-1$ );

```
j <- 5-1
phii <- rep(NA,j)
#phi_i
VarPhii <- rep(NA,j)

for (i in 1:j) {
  phi <- Mi[i+1]/(Mi[i]-mi[i]+Ri[i])
  phii[i] <- phi
  VarPhii[i] <- phi^2 * (((Mi[i+1]-mi[i+1])*(Mi[i+1]-mi[i+1]+Ri[i+1]))/Mi[i+1]^2 *
                        (1/ri[i+1]-1/Ri[i+1]))+((Mi[i]-mi[i])/ (Mi[i]-mi[i]+Ri[i]))*
                        (1/ri[i]-1/Ri[i]))
}
phii
```

```
## [1] 0.6964770 0.6227318 0.5797235      NA
```

```
VarPhii
```

```
## [1] 0.0027683731 0.0007796464 0.0010140453      NA
```

```
sePhii <- sqrt(VarPhii)
sePhii
```

```
## [1] 0.05261533 0.02792215 0.03184408      NA
```

Die Überlebensraten betragen von 2012 nach 2013 69,6 %, von 2013 nach 2014 62,2 % und von 2014 nach 2015 58 %; die Standardfehler sind sehr gering.

```
# Gesamtvarianz der Überlebensrate
# d. h., die Varianz des Überlebensprozesses + die durch die Erfassung verursachte Varianz
GesVarPhi <- VarPhii + (phii*(1-phii))/(Mi-mi+Ri)
GesVarPhi
```

```
##      X2012      X2013      X2014      X2015      X2016
## 0.007924393 0.004363430 0.004831511      NA      NA
```

$B_i$ : Gesamtzahl der Exemplare, die zwischen der  $i$ -ten und  $(i+1)$ -ten Erfassung zur Population neu hinzugekommen sind und zum Zeitpunkt der  $(i+1)$ -ten Erfassung sich noch in der Population befinden ( $i = 1, \dots, k-1$ );

```
Bi <- rep(NA,4)

for (i in 1:4) {
  Bi[i] <- Ni[i+1]-phii[i]*(Ni[i]-ni[i]+Ri)
}

Bi
```

```
## [1]      NaN 28.41881 43.92575      NA
```

Von 2013 nach 2014 kommen 28 Individuen hinzu, von 2014 nach 2015 sind es 44 Individuen. Auf die Berechnung der Varianz verzichten wir hier an dieser Stelle.

$qi$ : Sterberate zwischen der  $i$ -ten und  $(i+1)$ -ten Erfassung ( $i = 1, \dots, k-1$ ) ( $qi = 1 - phii$ );

```
qi <- 1-phii
qi
```

```
## [1] 0.3035230 0.3772682 0.4202765      NA
```

Die Sterberate beträgt von 2012 nach 2013 30,4 %, von 2013 nach 2014 37,7 % und von 2014 nach 2015 42,0 %.

$pi$ : Fangwahrscheinlichkeit für alle Tiere, die sich bei der  $i$ -ten Erfassung in der Population befinden ( $i = 1, \dots, k$ ).

```
pi = mi/Mi
pi
```

```
##      X2012      X2013      X2014      X2015      X2016
##      NaN 0.7704280 0.9553314 0.8648649      NA
```

Die Fangwahrscheinlichkeiten betragen zwischen 77 % in 2013 und 95,5 % in 2014.

## Berechnung mittels verschiedener R-Pakete

Die folgende Übersicht wurde von Laake et al. (2023) zusammengestellt und von uns ergänzt. Die derzeit umfassendste Software für die Analyse von Fang-Wiederfang-Daten ist MARK (White und Burnham 1999). MARK ist ein FORTRAN-Programm zur Anpassung von Fang-Wiederfang-Modellen, die manuell über eine grafische Benutzeroberfläche erstellt werden. RMark (Laake und Rexstad 2008) ist ein R-Paket, das Modelle für MARK mit benutzerdefinierten Formeln konstruiert, um die manuelle Modellerstellung zu ersetzen. Mit RMark und MARK können die meisten derzeit verfügbaren Fang-Wiederfang-Modelle in R angepasst und bearbeitet werden.

Weitere R-Pakete für die Analyse von Fang-Wiederfang-Daten sind FSA (Ogle et al. 2023), Rcapture (Baillargeon und Rivest 2007), mra (McDonald et al. 2005), secr (Borchers und Efford 2008, Efford 2025), SPACECAP (Royle et al. 2009), BaSTA (Colchero, Jones und Rebke 2012) und marked (Laake et al. 2013). FSA beinhaltet das JS-Grundmodell analog zum Programm JOLLY. Rcapture passt geschlossene und offene Modelle in einem log-linearen Rahmen an. Das mra-Paket passt das Cormack-Jolly-Seber-Modell (CJS) und das geschlossene Huggins-Modell mit einem Regressionsansatz zur Modellspezifikation an. Die Pakete secr und SPACECAP ermöglichen eine räumlich explizite Modellierung geschlossener Fang-Wiederfang-Daten,

können aber auf offene Populationen erweitert werden (Bsp. auch Paket `openCR`, Efford 2024). BaSTA schätzt das Überleben mit Kovariaten aus Wiederfang-/Wiederfindungsdaten in einem Bayes'schen Rahmen, wenn viele Individuen ein unbekanntes Alter haben. Spezifikationen für das `marked` finden sich unten im entsprechenden Kapitel.

In diesem Beispiel konzentrieren wir uns auf die Pakete `FSA`, `marked` und `RMark`. Diese laden wir hier zunächst ein. Außerdem laden wir ein Paket für Goodness-of-fit-Tests ein: `R2ucare`. Und schließlich laden wir `ggplot2` (Wickham 2016) und `scales` (Wickham et al. 2023) zur grafischen Darstellung der Ergebnisse.

```
# check.packages function: install and load multiple R packages.
# Function from: https://gist.github.com/smithdanielle/9913897
check.packages <- function(pkg){
  new.pkg <- pkg[!(pkg %in% installed.packages()[, "Package"])]
  if (length(new.pkg))
    install.packages(new.pkg, dependencies = TRUE, type = "source")
  sapply(pkg, require, character.only = TRUE)
}

# benötigte R pakete
pakete <- c("FSA", "marked", "RMark", "R2ucare", "ggplot2", "scales")

# Prüfe und installiere
check.packages(pakete)
```

```
##      FSA  marked   RMark R2ucare ggplot2  scales
##      TRUE    TRUE    TRUE   TRUE   TRUE   TRUE
```

Weitere Informationen zu den verschiedenen Paketen sowie zur Nutzung des Paketes finden sich hier:

<https://cran.r-project.org/web/packages/RMark/RMark.pdf>

<https://search.r-project.org/CRAN/refmans/FSA/html/mrOpen.html>

<https://cran.r-project.org/web/packages/FSA/FSA.pdf>

<https://cran.r-project.org/web/packages/marked/vignettes/markedVignette.html>

[https://cran.r-project.org/web/packages/R2ucare/vignettes/vignette\\_R2ucare.html](https://cran.r-project.org/web/packages/R2ucare/vignettes/vignette_R2ucare.html)

## JS-Model mit der Funktion `jolly` aus dem R-Paket `FSA`

Das R-Paket `FSA` (Ogle et al. 2023) kennen wir bereits aus dem Beispiel 6.7 (Kap. 6.4.3 des Buches), bei dem die Removal-Methode vorgestellt wurde. Dieses Paket ermöglicht auch, ein offenes Populationsmodell nach Jolly-Seber zu berechnen.

Es gibt hierfür zwei Varianten: Basierend auf der Fanggeschichte oder basierend auf den Fangstatistiken.

### Mittels Fanggeschichte

Dazu, sowie auch für alle folgenden R-Pakete, ist es nötig, die Fanggeschichte als `character` in eine Spalte zu bringen. Im `FSA` Paket gibt es dafür die hilfreiche Funktion `capHistSum`, die wir in Verbindung mit unserer Fanggeschichte `ch` anwenden. Anmerkung: Sollte sich in der ersten Spalte noch die ID befinden, gibt es die hilfreiche Ergänzung `cols2use=-1`, womit diese erste Spalte aus der Fanggeschichte ausgeschlossen wird.

```
ch1 <- capHistSum(ch)
head(ch1)
```

```
## $caphist
##
## 00001 00010 00011 00100 00101 00110 00111 01000 01010 01100 01110 01111 10000 10100 10101
##      16      10      18      14      1      6      2      13      1      10      6      7      15      2      1
## 10111 11000 11100 11101 11110 11111
##      1      10      2      1      1      8
##
## $sum
##      n  m  R    M  u  v  f
## 1 41  0 41    0 41 15 68
## 2 59 22 59   41 59 23 48
## 3 62 39 62   78 23 28 11
## 4 60 32 60  101 28 60 10
## 5 55 39  0 129 16 55  8
##
## $methodB.top
##      i=1 i=2 i=3 i=4 i=5
## j=1  NA  22   4   0   0
## j=2  NA  NA  35   1   0
## j=3  NA  NA  NA  31   3
## j=4  NA  NA  NA  NA  36
## j=5  NA  NA  NA  NA  NA
##
## $methodB.bot
##      i=1 i=2 i=3 i=4 i=5
## m    0  22  39  32  39
## u   41  37  23  28  16
## n   41  59  62  60  55
## R   41  59  62  60   0
##
## $m.array
##      ni c2 c3 c4 c5 not recapt
## i=1 41 22  4  0  0           15
## i=2 59 NA 35  1  0           23
## i=3 62 NA NA 31  3           28
## i=4 60 NA NA NA 36           24
## i=5 55 NA NA NA NA           55
```

Hier bekommen wir eine Zusammenfassung der Fanggeschichte. Wir sehen nacheinander die wichtigsten Fangstatistiken:

`caphist` - die zusammengefasste Fanggeschichte

`methodB.top` - die *mij*-Matrix

`methodB.bot` - die Fangstatistiken  $mi$ ,  $ui$ ,  $ni$  und  $Ri$

`m.array` - die erste Spalte enthält  $ni$ , die folgenden ( $ci$ ) die Wiederfänge bei  $i = 2, 3, \dots$ , sowie  $1-ri$ . Die Spaltensummen ergeben  $mi$ .

Hier können wir auch die von uns erstellen Fangstatistiken einmal vergleichen:



```
mij
```

```
##   1  2  3  4  5
## 1 0 22  4  0  0
## 2 0 NA 35  1  0
## 3 0 NA NA 31  3
## 4 0 NA NA NA 36
```

```
ch1$methodB.top
```

```
##      i=1 i=2 i=3 i=4 i=5
## j=1  NA  22  4  0  0
## j=2  NA  NA  35  1  0
## j=3  NA  NA  NA  31  3
## j=4  NA  NA  NA  NA  36
## j=5  NA  NA  NA  NA  NA
```

```
# stimmen überein
```

```
mi == ch1$methodB.bot[1,]
```

```
##   i=1  i=2  i=3  i=4  i=5
## TRUE TRUE TRUE TRUE TRUE
```

```
ui == ch1$methodB.bot[2,]
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## TRUE  TRUE  TRUE  TRUE  TRUE
```

```
ni == ch1$methodB.bot[3,]
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## TRUE  TRUE  TRUE  TRUE  TRUE
```

```
Ri == ch1$methodB.bot[4,]
```

```
## X2012 X2013 X2014 X2015 X2016
## TRUE  TRUE  TRUE  TRUE FALSE
```

Bis hierhin stimmen unsere anhand selbst eingegebener Formeln gerechneten Fangstatistiken mit den hier berechneten überein. Berechnen wir nun die Parameter.

```
ex1 <- mrOpen(ch1, type = c("Jolly"), phi.full = TRUE)
# der komplette Ergebnis-Array:
ex1
```

```
## $df
##      m  n  R  r  z      M M.se      N N.se N.lci N.uci  phi phi.se phi.lci phi.uci      B B.se
## i=1  0 41 41 26 NA      NA  NA      NA  NA      NA      NA 0.695 0.089  0.520  0.869      NA  NA
## i=2 22 59 59 36  4 28.5  2.1 74.3  7.8  59.1  89.5 0.623 0.066  0.494  0.752 18.0  4.5
```

```
## i=3 39 62 62 34 1 40.8 1.2 64.3 2.1 60.2 68.4 0.579 0.069 0.443 0.715 31.1 3.4
## i=4 32 60 60 36 3 36.9 1.9 68.3 4.4 59.7 76.9 NA NA NA NA NA
## i=5 39 55 0 NA NA NA NA NA NA NA NA NA NA NA NA
## B.lci B.uci
## i=1 NA NA
## i=2 9.1 26.8
## i=3 24.4 37.7
## i=4 NA NA
## i=5 NA NA
##
## $type
## [1] "Jolly"
##
## $phi.full
## [1] TRUE
##
## $conf.level
## [1] 0.95
##
## attr("class")
## [1] "mrOpen"
```

```
# eine Zusammenfassung der wichtigsten Parameter
summary(ex1,verbose=TRUE)
```

```
## Observables:
##      m  n  R  r  z
## i=1  0 41 41 26 NA
## i=2 22 59 59 36  4
## i=3 39 62 62 34  1
## i=4 32 60 60 36  3
## i=5 39 55  0 NA NA
##
## Estimates (phi.se includes sampling and individual variability):
```

```
##      M M.se  N N.se  phi phi.se  B B.se
## i=1  NA  NA  NA  NA 0.695 0.089  NA  NA
## i=2 28.5 2.1 74.3 7.8 0.623 0.066 18.0 4.5
## i=3 40.8 1.2 64.3 2.1 0.579 0.069 31.1 3.4
## i=4 36.9 1.9 68.3 4.4  NA  NA  NA  NA
## i=5  NA  NA  NA  NA  NA  NA  NA  NA
```

```
# Beispiele Parameter einzeln aufrufen
summary(ex1,parm="N")
```

```
##      N N.se
## i=1  NA  NA
## i=2 74.3 7.8
## i=3 64.3 2.1
## i=4 68.3 4.4
## i=5  NA  NA
```

```
summary(ex1,parm=c("N","phi"))
```

```
##           N N.se   phi phi.se
## i=1      NA   NA 0.695 0.089
## i=2  74.3   7.8 0.623 0.066
## i=3  64.3   2.1 0.579 0.069
## i=4  68.3   4.4   NA    NA
## i=5    NA   NA   NA    NA
```

```
# Berechnung der Konfidenzintervalle
confint(ex1,verbose=TRUE)
```

```
##      N.lci N.uci phi.lci phi.uci B.lci B.uci
## i=1     NA   NA   0.520   0.869    NA   NA
## i=2  59.1  89.5   0.494   0.752    9.1  26.8
## i=3  60.2  68.4   0.443   0.715   24.4  37.7
## i=4  59.7  76.9     NA     NA     NA   NA
## i=5     NA   NA     NA     NA     NA   NA
```

```
# Beispiele für einzelne Parameter
confint(ex1,parm="N")
```

```
##      N.lci N.uci
## i=1     NA   NA
## i=2  59.1  89.5
## i=3  60.2  68.4
## i=4  59.7  76.9
## i=5     NA   NA
```

```
confint(ex1,parm=c("N","phi"))
```

```
##      N.lci N.uci phi.lci phi.uci
## i=1     NA   NA   0.520   0.869
## i=2  59.1  89.5   0.494   0.752
## i=3  60.2  68.4   0.443   0.715
## i=4  59.7  76.9     NA     NA
## i=5     NA   NA     NA     NA
```

Auch hier können wir wieder mit unseren anhand selbst eingegebener Formeln gerechneten Daten vergleichen:

```
# die verbleibenden Fangstatistik-Parameter r und z
ri == ex1$df$r
```

```
## [1] TRUE TRUE TRUE TRUE  NA
```

```
zi == ex1$df$z
```

```
## [1]  NA TRUE TRUE TRUE  NA
```

```
# stimmen alle überein
```

```
# weitere Parameter können wir vergleichen, sie werden aber minimal voneinander abweichen:  
Mi
```

```
##      X2012      X2013      X2014      X2015      X2016  
## 0.00000 28.55556 40.82353 37.00000      NA
```

```
ex1$df$M
```

```
## [1] NA 28.5 40.8 36.9 NA
```

```
# nahezu identische Werte
```

```
Ni
```

```
##      X2012      X2013      X2014      X2015      X2016  
##      NaN 76.58081 64.89894 69.37500      NA
```

```
ex1$df$N
```

```
## [1] NA 74.3 64.3 68.3 NA
```

```
# geringe Abweichungen
```

```
phii
```

```
## [1] 0.6964770 0.6227318 0.5797235      NA
```

```
ex1$df$phi
```

```
## [1] 0.695 0.623 0.579      NA      NA
```

```
# sehr geringe Abweichung
```

In der Anleitung zum FSA-Paket findet man folgende Erklärung: Alle Parameterschätzungen erfolgen anhand der Gleichungen 4.6-4.9 aus Pollock et al. (1990) und aus Seite 204 in Seber (2002). Wenn `type="Jolly"`, dann werden alle Standardfehler (Quadratwurzel der Varianzen) aus den Gleichungen 4.11, 4.12 und 4.14 in Pollock et al. (1990) berechnet (diese sind anders als die in Seber (2002) - siehe die Anmerkung von Pollock et al. (1990) auf Seite 21). Wenn `type="Jolly"` und `phi.full=TRUE`, dann wird die volle Varianz für den *phi*-Parameter wie in Gleichung 4.18 in Pollock et al. (1990) angegeben, andernfalls wie in Gleichung 4.13 aus Pollock et al. (1990) verwendet. Bei `type="Jolly"` werden die Konfidenzintervalle erzeugt unter Verwendung der Normaltheorie (d. h. Schätzung  $\pm z \cdot SE$ ). Unsere vorgestellten Formeln stimmen zumeist mit denen von Pollock et al. (1990) überein, lediglich für *phi* nutzen wir die Formel nach Seber (2002) (vgl. Formel 11.7 des Buches).

## Mittels Fangstatistiken

Liegen bereits die Fangstatistiken vor, können diese auch direkt zur Berechnung genutzt werden. Dazu verbindet man diese zunächst als Matrix und berechnet dann analog wie oben.

```
jolly.bot <- rbind(mi,ui,ni,Ri)
colnames(jolly.bot) <- NULL
rownames(jolly.bot) <- c("m","u","n","R")
jolly.top <- rbind(mij,NA)
jolly.top$"1" <- NA
jolly.top <- as.matrix(jolly.top)
colnames(jolly.top) <- c("s1","s2","s3","s4","s5")
ex2 <- mrOpen(jolly.top,jolly.bot)
summary(ex2,verbose=TRUE)
```

```
## Observables:
##   m  n  R  r  z
## 1  0 41 41 26 NA
## 2 22 59 59 36  4
## 3 39 62 62 34  1
## 4 32 60 60 36  3
## 5 39 55 55 NA NA
##
## Estimates (phi.se includes sampling and individual variability):
```

```
##      M M.se   N N.se   phi phi.se   B B.se
## 1   NA   NA   NA   NA 0.695 0.089   NA   NA
## 2 28.5  2.1 74.3  7.8 0.623 0.066 18.0  4.5
## 3 40.8  1.2 64.3  2.1 0.579 0.069 31.1  3.4
## 4 36.9  1.9 68.3  4.4   NA   NA   NA   NA
## 5   NA   NA   NA   NA   NA   NA   NA   NA
```

```
confint(ex2,verbose=TRUE)
```

```
##   N.lci N.uci phi.lci phi.uci B.lci B.uci
## 1    NA    NA  0.520  0.869    NA    NA
## 2 59.1 89.5  0.494  0.752   9.1 26.8
## 3 60.2 68.4  0.443  0.715  24.4 37.7
## 4 59.7 76.9    NA    NA    NA    NA
## 5    NA    NA    NA    NA    NA    NA
```

Beide Ansätze produzieren das gleiche Ergebnis. Eine alternative Schreibweise statt `mrOpen(jolly.top,jolly.bot)` wäre `jolly(jolly.top,jolly.bot)`. Beides kann gleich verwendet werden.

## CJS-Modelle mit dem R-Paket `marked`

Das R-Paket `marked` (Laake et al. 2013) wurde für Analysen mit markierten Tieren entwickelt, als Gegensatz zum R-Paket `unmarked` (Fiske und Chandler 2011), welches wir für Occupancy-Modelle vorstellen (Beispiele 4.1 und 4.2). Die Entwickler des Paketes `marked` schreiben: Der ursprüngliche Anstoß für das Paket war die Implementierung des CJS-Modells unter Verwendung der von Pledger, Pollock und Norris (2003) beschriebenen hierarchischen Likelihood-Konstruktion und die Verbesserung der Ausführungszeiten mit RMark/MARK (White und Burnham 1999; Laake und Rexstad 2008) für die Analyse von großen Datensätzen mit vielen zeitlich variierenden individuellen (tierbezogenen) Kovariablen. Anschließend wurde das Jolly-Seber-Modell mit der POPAN-Struktur von Schwarz und Arnason (1996) implementiert, wobei die Idee der hierarchischen Wahrscheinlichkeitskonstruktion auf den Eintritt von Tieren in die Population

(Immigration) ausgedehnt wurde, was dem Konzept der Superpopulation entspricht. Zudem wurde eine Bayes'sche Markov-Chain-Monte-Carlo-Implementierung (MCMC) des CJS-Modells hinzugefügt, die auf dem von Albert und Chib (1993) verwendeten Ansatz zur Analyse binärer Daten mit einem Probit-Regressionsmodell basiert.

Wir erstellen als erstes die benötigte Fanggeschichte im Importformat für marked:

```
ch2 <- apply(ch[,1:5], 1, paste, collapse = " ")
ch2

##      [1] "01000" "10000" "01000" "11111" "10000" "11111" "01100" "00001" "00100" "00100"
##     [11] "10000" "00001" "00010" "00010" "00001" "00010" "00011" "11110" "11000" "11000"
##     [21] "11111" "10000" "10000" "10000" "10111" "00100" "10000" "11000" "11111" "01100"
##     [31] "10101" "10000" "11100" "10000" "00100" "11000" "00100" "01100" "00011" "01111"
##     [41] "01111" "00100" "00110" "00100" "01000" "01100" "00110" "00011" "00101" "11111"
##     [51] "00011" "11111" "10000" "11100" "00011" "00011" "11000" "00011" "01100" "01010"
##     [61] "11111" "01110" "01000" "10000" "01000" "00100" "00001" "11000" "00011" "00100"
##     [71] "00110" "00011" "00010" "00001" "00011" "00001" "00010" "00010" "00011" "00010"
##     [81] "00001" "00001" "00011" "00011" "00001" "00010" "00011" "00001" "00001" "00001"
##     [91] "00001" "00010" "01111" "01110" "00110" "00110" "11000" "10000" "10000" "01000"
##    [101] "01110" "00001" "11000" "00100" "00001" "00100" "01000" "10000" "01110" "00110"
##    [111] "00111" "01000" "00100" "00111" "01111" "00011" "01100" "01110" "01100" "01110"
##    [121] "00010" "01111" "11111" "11000" "10100" "11101" "01000" "01111" "00100" "01000"
##    [131] "10000" "01000" "00011" "10100" "00011" "00001" "01000" "11000" "00011" "01100"
##    [141] "01100" "01111" "01100" "01000" "00100"
```

```
gecko2 <- data.frame(ch = ch2,
                    sex = gecko$Sex)
head(gecko2)
```

```
##      ch      sex
## 1 01000   male
## 2 10000   male
## 3 01000 female
## 4 11111   male
## 5 10000 female
## 6 11111 female
```

Die folgenden Schritte sind zur Vorbereitung der Berechnungen nötig:

```
# zunächst muss RMark entfernt werden, da sich die Befehle ähneln
# (R "weiß" dann nicht, welche Befehle ausgeführt werden sollen)
detach("package:RMark", unload = TRUE)

# Datenprozessierung
# wir nutzen nur das Geschlecht in dieser Variante
gecko.js.proc <- process.data(gecko2, model = "JS",
                             groups = "sex",
                             begin.time=1)

# Designdaten erstellen
gecko.js.ddl <- make.design.data(gecko.js.proc)
```

Folgende Parameter werden geschätzt:

$\phi(t)$  - Überlebensrate (apparent survival)

$p(t)$  - Fängigkeit zum Zeitpunkt  $t$

$N(\text{super})$  - Superpopulationsgröße, Gesamtzahl der Individuen, die an der Studie teilnehmen können, d. h., alle Individuen, die sich während der Erfassungsdauer entweder durchgehend oder zeitweise (durch Einwanderung, Geburt bzw. Wechsel in das relevante Altersstadium - in unserem Fall Adult - in das Untersuchungsgebiet kommen oder durch Emigration oder Tod es verlassen haben) im Untersuchungsgebiet aufhalten

$\text{pent}(t)$  - Wahrscheinlichkeit, dass zum Zeitpunkt  $t$  neue Individuen aus der Superpopulation hinzukommen

## JS mit einem Parameter: Geschlecht

Im Folgenden können alle möglichen Formeln für alle Parameter zusammengestellt werden. Dazu schreibt man eine sog. `wrapper`-Funktion.

```
fit.js.gecko.models <- function(){
  # Phi Formeln
  Phi.dot <- list(formula=~1)
  Phi.time <- list(formula=~time)
  # p Formeln
  p.dot <- list(formula=~1)
  p.sex <- list(formula=~sex)
  # pent Formeln (pent Schätzungen summieren immer auf 1 (für jede Gruppe))
  pent.time <- list(formula=~time)
  pent.sex <- list(formula=~sex)
  pent.dot <- list(formula=~1)
  # Nsuper Formeln (NICHT N!)
  N.sex <- list(formula=~sex)
  N.dot <- list(formula=~1)
  cml <- create.model.list(c("Phi", "p", "pent", "N"))
  results <- crm.wrapper(cml, data = gecko.js.proc, ddl = gecko.js.ddl,
                        external = FALSE, accumulate = FALSE, hessian = TRUE)

  return(results)
}

# Alle Modellkombinationen rechnen lassen
gecko.js.models <- fit.js.gecko.models()
```

gecko.js.models

##		model	npar	AIC	DeltaAIC	weight	neg2lnl
## 5		Phi(~1)p(~1)pent(~time)N(~1)	7	411.2927	0.000000	0.3097923078	397.2927
## 11		Phi(~1)p(~sex)pent(~time)N(~1)	8	413.0074	1.714675	0.1314418323	397.0074
## 6		Phi(~1)p(~1)pent(~time)N(~sex)	8	413.0761	1.783394	0.1270022827	397.0761
## 1		Phi(~1)p(~1)pent(~1)N(~1)	4	413.6786	2.385897	0.0939679210	405.6786
## 12		Phi(~1)p(~sex)pent(~time)N(~sex)	9	414.9921	3.699403	0.0487254079	396.9921
## 3		Phi(~1)p(~1)pent(~sex)N(~1)	5	415.2887	3.995987	0.0420100402	405.2887
## 7		Phi(~1)p(~sex)pent(~1)N(~1)	5	415.3199	4.027183	0.0413598585	405.3199
## 2		Phi(~1)p(~1)pent(~1)N(~sex)	5	415.4284	4.135685	0.0391758181	405.4284
## 17		Phi(~time)p(~1)pent(~time)N(~1)	10	415.5036	4.210905	0.0377297726	395.5036
## 9		Phi(~1)p(~sex)pent(~sex)N(~1)	6	417.0488	5.756092	0.0174241303	405.0488

```

## 4      Phi(~1)p(~1)pent(~sex)N(~sex)      6 417.0651  5.772403 0.0172826102 405.0651
## 23     Phi(~time)p(~sex)pent(~time)N(~1) 11 417.1363  5.843575 0.0166783992 395.1363
## 18     Phi(~time)p(~1)pent(~time)N(~sex) 11 417.2796  5.986866 0.0155252681 395.2796
## 8      Phi(~1)p(~sex)pent(~1)N(~sex)      6 417.3107  6.018014 0.0152853546 405.3107
## 13     Phi(~time)p(~1)pent(~1)N(~1)       7 417.8711  6.578454 0.0115498817 403.8711
## 10     Phi(~1)p(~sex)pent(~sex)N(~sex)     7 419.0204  7.727674 0.0065017083 405.0204
## 24     Phi(~time)p(~sex)pent(~time)N(~sex) 12 419.1321  7.839448 0.0061483151 395.1321
## 19     Phi(~time)p(~sex)pent(~1)N(~1)      8 419.4166  8.123964 0.0053330324 403.4166
## 15     Phi(~time)p(~1)pent(~sex)N(~1)      8 419.4942  8.201486 0.0051302731 403.4942
## 14     Phi(~time)p(~1)pent(~1)N(~sex)      8 419.6113  8.318617 0.0048384450 403.6113
## 21     Phi(~time)p(~sex)pent(~sex)N(~1)     9 421.1818  9.889161 0.0022063102 403.1818
## 16     Phi(~time)p(~1)pent(~sex)N(~sex)     9 421.2688  9.976115 0.0021124424 403.2688
## 20     Phi(~time)p(~sex)pent(~1)N(~sex)     9 421.4156 10.122918 0.0019629391 403.4156
## 22     Phi(~time)p(~sex)pent(~sex)N(~sex) 10 423.1720 11.879346 0.0008156493 403.1720
##      convergence
## 5      0
## 11     0
## 6      0
## 1      0
## 12     0
## 3      0
## 7      0
## 2      0
## 17     0
## 9      0
## 4      0
## 23     0
## 18     0
## 8      0
## 13     0
## 10     0
## 24     0
## 19     0
## 15     0
## 14     0
## 21     0
## 16     0
## 20     0
## 22     0

```

Das beste Modell mit dem kleinsten AIC hat konstante Überlebens- und Fangwahrscheinlichkeit, zeitabhängigen Zuwachs (`pent(~time)`) und eine geschlechtsunabhängige Superpopulationsgröße. Das nächstfolgende Modell mit einem `deltaAIC` von 1,7 (also im Bereich von möglichen Alternativen, da `deltaAIC < 2`) hätte eine geschlechtsabhängige Fangwahrscheinlichkeit (`p(sex)`).

Schauen wir uns die Schätzwerte des zweitbesten Modells (Modell 11) an:

```
gecko.js.models[[11]]
```

```

##
## crm Model Summary
##
## Npar : 8
## -2lnL: 397.0074

```



```
## AIC : 413.0074
##
## Beta
##           Estimate      se      lcl      ucl
## Phi.(Intercept)  0.5613277 0.1475026 0.2722272 0.85043278
## p.(Intercept)    2.2458061 0.4778278 1.30926358 3.18234869
## p.sexmale        -0.2806844 0.5242580 -1.30823009 0.74686126
## pent.(Intercept) -0.1854738 0.2478647 -0.67128857 0.30034090
## pent.time3        -0.5102670 0.3072576 -1.11249189 0.09195786
## pent.time4        -0.2538672 0.2686945 -0.78050837 0.27277396
## pent.time5        -0.8962219 0.3377424 -1.55819698 -0.23424676
## N.(Intercept)     1.1801902 0.6195904 -0.03420688 2.39458736
```

Diese Schätzwerte liegen auf der Wahrscheinlichkeitsskala (*Phi*, *p* auf der logit- und *pent* auf der mlogit-Skala) und können daher nicht direkt genutzt werden. Für die tatsächlichen Werte benötigen wir die Funktion `predict`.

```
gecko.js.predicted <- predict(gecko.js.models[[11]])
gecko.js.predicted
```

```
## $Phi
##   occ estimate      se      lcl      ucl
## 1   1 0.6367597 0.03411687 0.5676385 0.7006579
##
## $p
##   sex occ estimate      se      lcl      ucl
## 1 female 1 0.9042882 0.04135651 0.7873900 0.9601646
## 2  male 1 0.8770862 0.05029990 0.7408957 0.9468294
##
## $pent
##   time occ estimate      se      lcl      ucl
## 1     2   2 0.2507505 0.03980350 0.18095910 0.3364033
## 2     3   3 0.1505344 0.03324417 0.09621815 0.2277848
## 3     4   4 0.1945310 0.03552416 0.13409798 0.2735936
## 4     5   5 0.1023335 0.02796115 0.05906948 0.1715092
##
## $N
##   estimate      se      lcl      ucl
## 1 3.254993 2.016763 0.9663716 10.96367
```

Die (konstante) Überlebenswahrscheinlichkeit liegt damit bei 63,7 %, die (annähernd) konstante Fangwahrscheinlichkeit bei 87,7 % für Männchen und 90,4 % für Weibchen, die Eintrittswahrscheinlichkeit *pent* zwischen 10,2 % und 25 % und die Anzahl nicht markierter Individuen liegt bei 3, die Superpopulationsgröße liegt damit bei  $145 + 3 = 148$ .

Die Populationsgröße ist hierbei ein abgeleiteter Parameter:

```
# N.derived besteht aus:
# 5 Fanggelegenhkeiten
# 4 Schätzungen der Überlebensrate
# Nsuper Schätzung + Anzahl markierter Tiere
# Achtung: Summe aller pent muss 1 sein
```

```

N.derived <- data.frame(occ = c(1:5),
                        Phi = c(rep(gecko.js.predicted$Phi$estimate, 4), NA),
                        Nsuper = rep(gecko.js.predicted$N$estimate + nrow(gecko2), 5),
                        pent = c(1-sum(gecko.js.predicted$pent$estimate),
                                gecko.js.predicted$pent$estimate))

# Spalte für N
N.derived$N <- NA

# Die initiale Populationsgröße (N[1]) = Nsuper * (1 - sum(aller anderen pent Schätzungen))
# Dies begründet sich in der link Funktion für die Schätzung von pent.
# Die Summe aller pent Parameter MUSS 1 sein (daher wird eine weniger geschätzt)

N.derived$N[1] <- (N.derived$Nsuper[1] * N.derived$pent[1])

# Alle folgenden Populationsgrößen werden geschätzt durch die
# Anzahl überlebender Tiere als (N[t-1] * Phi[t]),
# dann werden alle Zugänge addiert (Nsuper * pent[t])
for(i in 2:nrow(N.derived)){
  N.derived$N[i] <- (N.derived$N[i-1]*N.derived$Phi[i-1]) +
    (N.derived$Nsuper[i] * N.derived$pent[i])
}

N.derived

```

```

##   occ      Phi  Nsuper    pent      N
## 1   1 0.6367597 148.255 0.3018507 44.75087
## 2   2 0.6367597 148.255 0.2507505 65.67057
## 3   3 0.6367597 148.255 0.1505344 64.13385
## 4   4 0.6367597 148.255 0.1945310 69.67804
## 5   5          NA 148.255 0.1023335 59.53961

```

In marked können keine Standardfehler für die Populationsgröße geschätzt werden. Dies ist jedoch in RMark möglich. Dies schauen wir uns daher weiter unten an.

## JS-Modelle mit mehreren individuellen Parametern

Damit hier nicht alle Parameter für alle Berechnungen genutzt werden, macht es Sinn, dies bereits beim Design zu berücksichtigen. So ändern sich Umweltparameter mit der Zeit, die individuellen Parameter jedoch (in dieser Variante) nicht. Nach Grimm-Seyfarth et al. (2018) ist die Überlebenswahrscheinlichkeit der adulten Tiere zwar nicht von Umweltfaktoren abhängig, wohl aber die Populationsgröße, bei der die Sommertemperatur die größte Rolle spielte. Wir nutzen die in Grimm-Seyfarth et al. (2018) angegebenen Sommertemperaturen und fügen sie zu unserem Datensatz hinzu. Für 2012-2016 betragen die Werte 31,48, 34,73, 34,00, 34,20, und 35,05 °C.

```

Tsummer <- matrix(rep(c(31.48, 34.73, 34.00, 34.20, 35.05),each=nrow(gecko2)),ncol=5)
colnames(Tsummer)=paste("Tsummer",1:5,sep="")

gecko3 <- data.frame(ch = ch2,
                    sex = gecko$Sex,
                    residency = gecko$Residency,
                    catchability_mean = gecko$Catchability_mean,

```

```

      mass = gecko$average_mass,
      svl = gecko$average_SVL)
gecko3=cbind(gecko3,Tsummer)

head(gecko3)

```

```

##      ch      sex residency catchability_mean  mass  svl Tsummer1 Tsummer2 Tsummer3 Tsummer4
## 1 01000   male  Resident             4.0 3.260 4.90    31.48    34.73        34    34.2
## 2 10000   male  Resident             1.0 2.990 5.00    31.48    34.73        34    34.2
## 3 01000 female  Resident             5.0 2.360 5.00    31.48    34.73        34    34.2
## 4 11111   male  Floater              2.2 3.140 5.02    31.48    34.73        34    34.2
## 5 10000 female  Resident             1.0 3.460 5.00    31.48    34.73        34    34.2
## 6 11111 female  Floater              4.2 2.914 5.00    31.48    34.73        34    34.2
##      Tsummer5
## 1      35.05
## 2      35.05
## 3      35.05
## 4      35.05
## 5      35.05
## 6      35.05

```

```
names(gecko3)
```

```

## [1] "ch"          "sex"          "residency"    "catchability_mean"
## [5] "mass"        "svl"          "Tsummer1"     "Tsummer2"
## [9] "Tsummer3"    "Tsummer4"     "Tsummer5"

```

Jetzt müssen wieder alle Daten prozessiert werden und die Designmatrix erstellt werden. Außerdem muss definiert werden, welcher Prozess welchen Parameter (hier meist als Covariaten bezeichnet) nutzt.

```

gecko.proc=process.data(gecko3, model="probitCJS")
# Designdaten erstellen mit statischen (static) und zeitlich variablen covariaten (time.varying)
design.Phi=list(static=c("sex","residency","mass","svl"),
               time.varying=c("Tsummer"))
design.p=list(static=c("sex","catchability_mean","mass","svl"),
              time.varying=c("Tsummer"))
design.parameters=list(Phi=design.Phi,p=design.p)
ddl=make.design.data(gecko.proc,parameters=design.parameters)
names(ddl$Phi)

```

```

## [1] "id"          "occ"          "time"          "cohort"        "age"          "Tsummer"       "sex"
## [8] "residency"  "mass"         "svl"           "Time"          "Cohort"       "Age"           "order"

```

```
names(ddl$p)
```

```

## [1] "id"          "occ"          "time"          "cohort"
## [5] "age"         "Tsummer"      "sex"           "catchability_mean"
## [9] "mass"        "svl"          "Time"          "Cohort"
## [13] "Age"         "order"

```

Da dies sehr komplexe Modelle sind, nutzen wir die MCMC CJS-Modelle (`probitCJS`) - was wir bereits in den prozessierten Daten unter `model="probitCJS"` spezifiziert haben. Die Argumente `burnin` und `iter` kontrollieren hierbei die Anzahl der Burnin-Iterationen und die Anzahl der Iterationen nach dem Burnin-Prozess.

```
model.parameters=list(Phi=list(formula=~Tsummer+sex+residency+mass+svl),
                        p=list(formula=~time+sex+mass+svl+catchability_mean))

MCMCfit=crm(gecko3,model="probitCJS",
            model.parameters=model.parameters,
            design.parameters=design.parameters,
            burnin=1000,iter=5000)
```

```
## Approximate time till completion: 0 minutes
## 10 % completed
## 20 % completed
## 30 % completed
## 40 % completed
## 50 % completed
## 60 % completed
## 70 % completed
## 80 % completed
## 90 % completed
## 100 % completed
```

MCMCfit

```
##
## crm Model Summary
##
## Npar : 14
##
## Beta
```

	mode	mean	sd	CI.lower	CI.upper
## Phi.(Intercept)	-1.37651527	-0.6311434	4.55563647	-10.0159634	8.31748130
## Phi.Tsummer	-0.09796772	-0.1087941	0.09910264	-0.3092707	0.08402605
## Phi.sexmale	0.09797404	0.1053618	0.22093178	-0.3355304	0.54267573
## Phi.residencyResident	-0.82487054	-0.8541922	0.19730331	-1.2404948	-0.45243704
## Phi.mass	0.36613139	0.5061150	0.49309383	-0.4187035	1.55768143
## Phi.svl	0.89753061	0.6620911	0.83190891	-0.9459869	2.34593352
## p.(Intercept)	-7.25501478	-7.8507467	7.73493535	-23.7161057	6.85469046
## p.time3	1.05341741	1.3146452	0.71998165	-0.0342779	2.75645203
## p.time4	0.53047134	0.6864169	0.65244355	-0.4571966	1.97239740
## p.time5	3.71295183	3.7393697	2.49894431	-0.3731834	8.11971224
## p.sexmale	-0.20759211	-0.2553865	0.58036108	-1.3411154	0.92343006
## p.mass	0.89261252	-0.1804609	1.76286543	-3.7575794	2.66281404
## p.svl	0.87443973	1.5012217	2.26257010	-2.6099691	6.11229859
## p.catchability_mean	0.98431858	1.0719636	0.65355908	-0.1538765	2.30363142

Wir sehen: steigende Sommertemperatur wirkt sich negativ auf das Überleben aus; es gibt kaum Geschlechts-unterschiede; Residents haben eine geringere Überlebensrate als Floater; und steigende Masse und Kopf-Rumpf-Länge erhöhen das Überleben. Hinsichtlich der Nachweiswahrscheinlichkeit sehen wir: sie unterscheidet sich massiv zwischen den Jahren; Männchen haben eine geringere Fängigkeit; schwerere Tiere

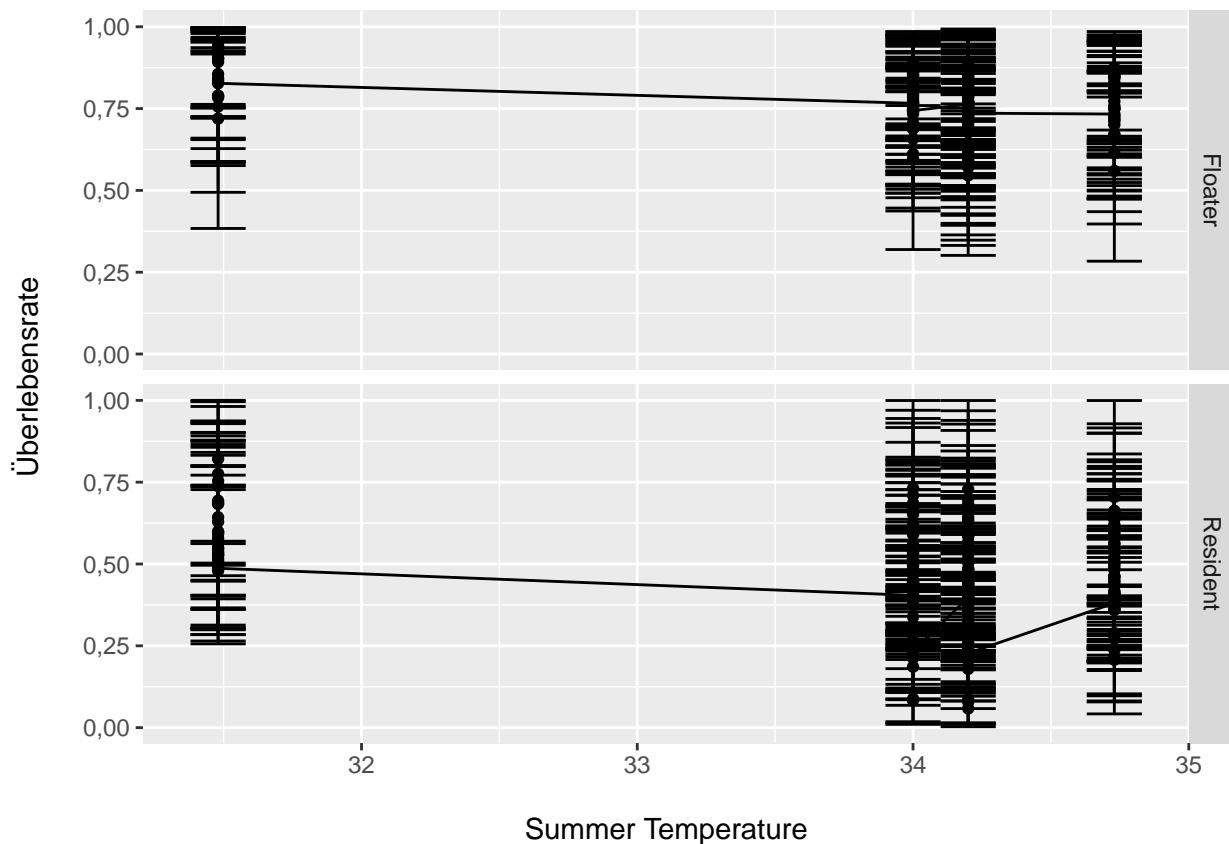
haben eine geringere Fängigkeit, größere jedoch eine höhere; und es gibt offensichtlich Tiere, die generell häufiger gefangen werden als andere (individuelle Heterogenität - Achtung, dies könnte, wenn sie zu stark ausgeprägt ist, gegen die Modellannahmen verstoßen).

Nun benötigen wir wieder die tatsächlichen Schätzwerte:

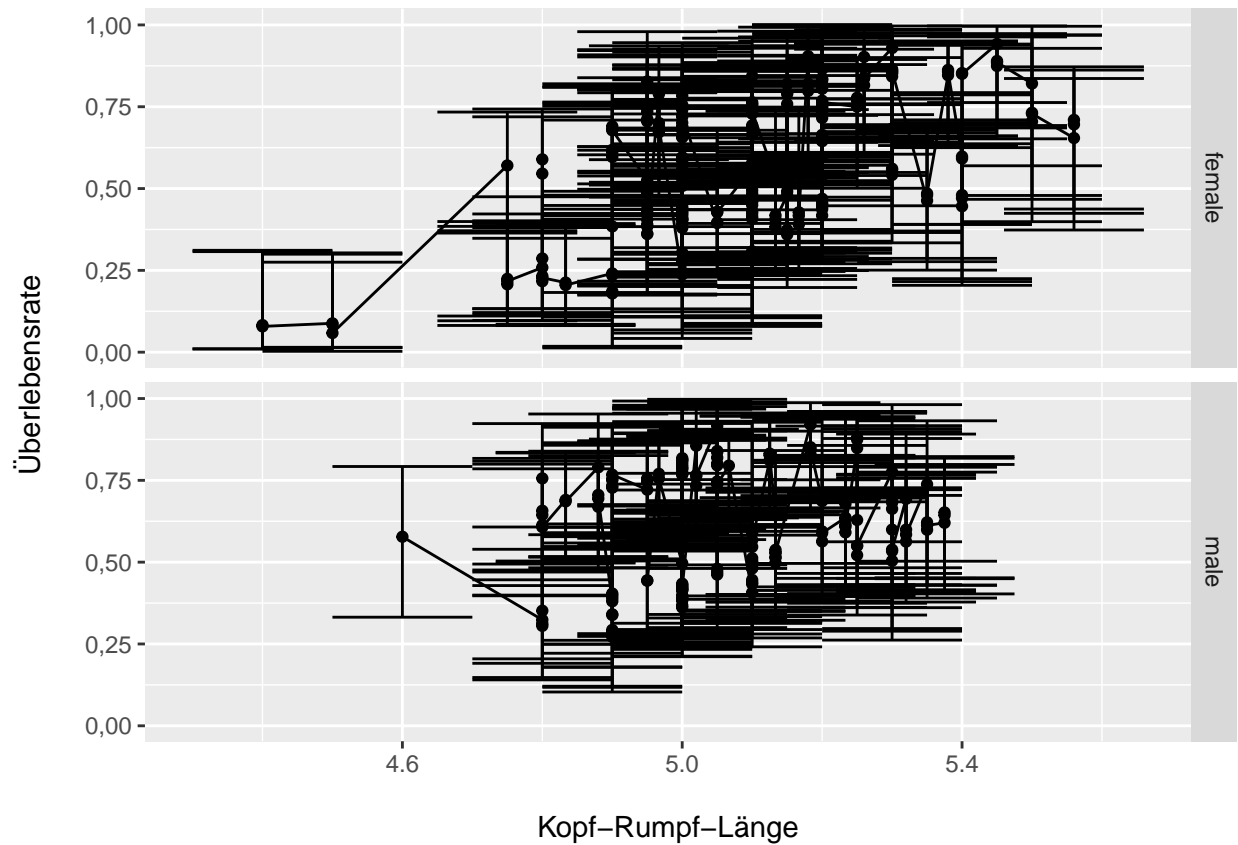
```
reals <- MCMCfit$results$reals
#head(reals)
```

Stellen wir diese einmal grafisch dar (wir benötigen dazu das Paket ggplot2):

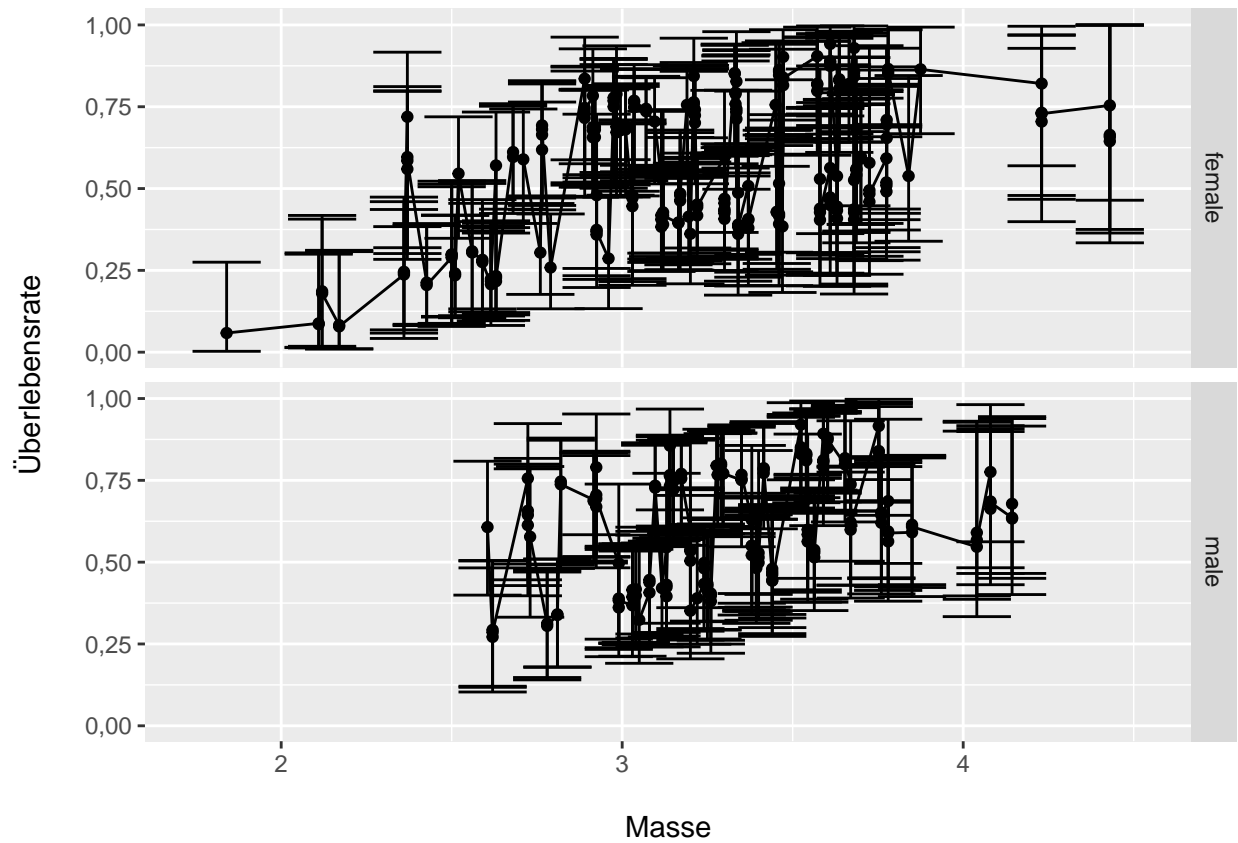
```
# Modell ohne MCMC
ggplot(reals$Phi, aes(Tsummer, estimate.mode,
                     ymin=estimate.CI.lower, ymax=estimate.CI.upper)) +
  geom_errorbar(width=0.2) + geom_point() + geom_line() +
  scale_y_continuous(labels = label_number(decimal.mark = ",")) +
  xlab("\nSummer Temperature") + ylab("Überlebensrate\n") + facet_grid(residency~.)
```



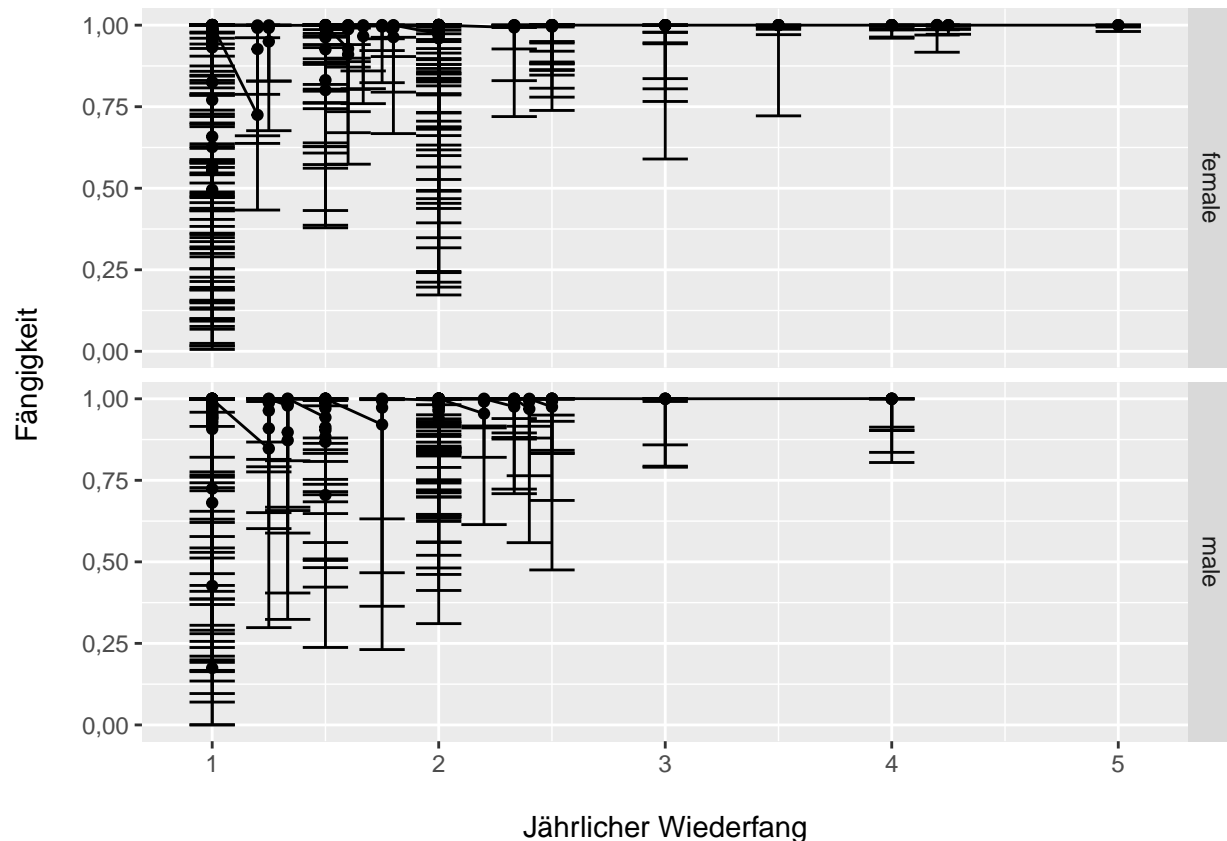
```
ggplot(reals$Phi, aes(svl, estimate.mode,
                     ymin=estimate.CI.lower, ymax=estimate.CI.upper)) +
  geom_errorbar(width=0.2) + geom_point() + geom_line() +
  scale_y_continuous(labels = label_number(decimal.mark = ",")) +
  xlab("\nKopf-Rumpf-Länge") + ylab("Überlebensrate\n") + facet_grid(sex~.)
```



```
ggplot(reals$Phi, aes(mass, estimate.mode,
                      ymin=estimate.CI.lower, ymax=estimate.CI.upper)) +
  geom_errorbar(width=0.2) + geom_point() + geom_line() +
  scale_y_continuous(labels = label_number(decimal.mark = ",")) +
  xlab("\nMasse") + ylab("Überlebensrate\n") + facet_grid(sex~.)
```



```
ggplot(reals$p[order(reals$p$catchability_mean),],aes(catchability_mean,estimate.mode,
  ymin=estimate.CI.lower,ymax=estimate.CI.upper))+
  geom_errorbar(width=0.2)+geom_point()+geom_line()+
  scale_y_continuous(labels = label_number(decimal.mark = ",")) +
  xlab("\nJährlicher Wiederfang")+ylab("Fängigkeit\n")+facet_grid(sex~.)
```



## CJS-Modelle mit dem R-Paket RMark

RMark ist eine Sammlung, die analog zum Programm MARK entworfen wurde. Lesern wird hier nahegelegt, für eine detaillierte Beschreibung in das MARK Handbuch (<http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>) sowie in das Benutzerhandbuch (User Guide) von RMark (<https://cran.r-project.org/web/packages/RMark/RMark.pdf>) zu schauen.

Obwohl RMark langsamer ist als marked, ist die Berechnung der Konfidenzintervalle besser, speziell für die abgeleitete Populationsgröße. Es nutzt dabei die Delta-Methode. Dazu wird das POPAN-Modell genutzt. Wir müssen wieder das Paket wechseln:

```
detach("package:marked", unload=TRUE)
```

```
##  
## Bye-Bye from marked
```

```
library(RMark)
```

Wir bleiben der Einfachheit halber bei unserem ersten Geckobeispiel, `gecko2`. Die Datenprozessierung muss noch einmal mit diesem Paket durchgeführt werden. Außerdem nutzen wir nur das zuvor erstbeste Modell, welches  $\Phi(1)p(\text{sex})\text{pent}(\text{time})N(1)$  war.



```

gecko.rmark.processed <- process.data(gecko2,
                                     model = "POPAN",
                                     group = "sex")
ddl1 <- make.design.data(gecko.rmark.processed)
Phi.dot <- list(formula=~1)
p.sex <- list(formula=~sex)
pent.time <- list(formula=~time)
N.dot <- list(formula=~1)

# folgende Formel ähnelt der von marked,
# wir nutzen aber das POPAN-Modell in RMark
gecko.rmark <- mark(gecko.rmark.processed, model = "POPAN",
                   model.parameters = list(Phi = Phi.dot, p= p.sex,
                                           pent = pent.time, N = N.dot),
                   realvcv = TRUE)

```

```

##
## Output summary for POPAN model
## Name : Phi(~1)p(~sex)pent(~time)N(~1)
##
## Npar : 8
## -2lnL: 397.0074
## AICc : 413.5447
##
## Beta
##
##      estimate      se      lcl      ucl
## Phi:(Intercept)  0.5613243 0.1475024 0.2722196 0.8504290
## p:(Intercept)    2.2458139 0.4778287 1.3092697 3.1823582
## p:sexmale        -0.2806861 0.5242585 -1.3082327 0.7468605
## pent:(Intercept) -0.1854767 0.2478651 -0.6712923 0.3003389
## pent:time3       -0.5102604 0.3072573 -1.1124848 0.0919640
## pent:time4       -0.2538597 0.2686943 -0.7805005 0.2727812
## pent:time5       -0.8962055 0.3377404 -1.5581767 -0.2342342
## N:(Intercept)    1.1801689 0.6196033 -0.0342536 2.3945913
##
##
## Real Parameter Phi
##
##           1           2           3           4
## Group:sexfemale 0.6367589 0.6367589 0.6367589 0.6367589
## Group:sexmale   0.6367589 0.6367589 0.6367589 0.6367589
##
##
## Real Parameter p
##
##           1           2           3           4           5
## Group:sexfemale 0.9042888 0.9042888 0.9042888 0.9042888 0.9042888
## Group:sexmale   0.8770868 0.8770868 0.8770868 0.8770868 0.8770868
##
##
## Real Parameter pent
##
##           2           3           4           5
## Group:sexfemale 0.2507493 0.1505346 0.1945315 0.1023346
## Group:sexmale   0.2507493 0.1505346 0.1945315 0.1023346
##

```

```
##
## Real Parameter N
## 1
## Group:sexfemale 88.25492
## Group:sexmale 88.25492

# Die Schätzwerte der Populationsgrößen bekommt man über die popan.derived-Funktion
# Diese enthalten die 95 %-Konfidenzintervalle über die Delta-Methode.
gecko.derived.rmark <- popan.derived(gecko.rmark.processed,
                                     gecko.rmark)$N

gecko.derived.rmark
```

##	sex	Occasion	N	se	LCL	UCL
## 1	female	1	26.63975	3.706163	19.37567	33.90383
## 2	female	2	39.09296	3.589113	32.05829	46.12762
## 3	female	3	38.17821	3.354412	31.60356	44.75286
## 4	female	4	41.47867	3.674933	34.27581	48.68154
## 5	female	5	35.44345	3.662848	28.26427	42.62263
## 6	male	1	19.09350	2.707308	13.78718	24.39982
## 7	male	2	28.01908	2.656976	22.81141	33.22676
## 8	male	3	27.36346	2.477737	22.50709	32.21982
## 9	male	4	29.72900	2.720001	24.39780	35.06020
## 10	male	5	25.40337	2.694510	20.12213	30.68461

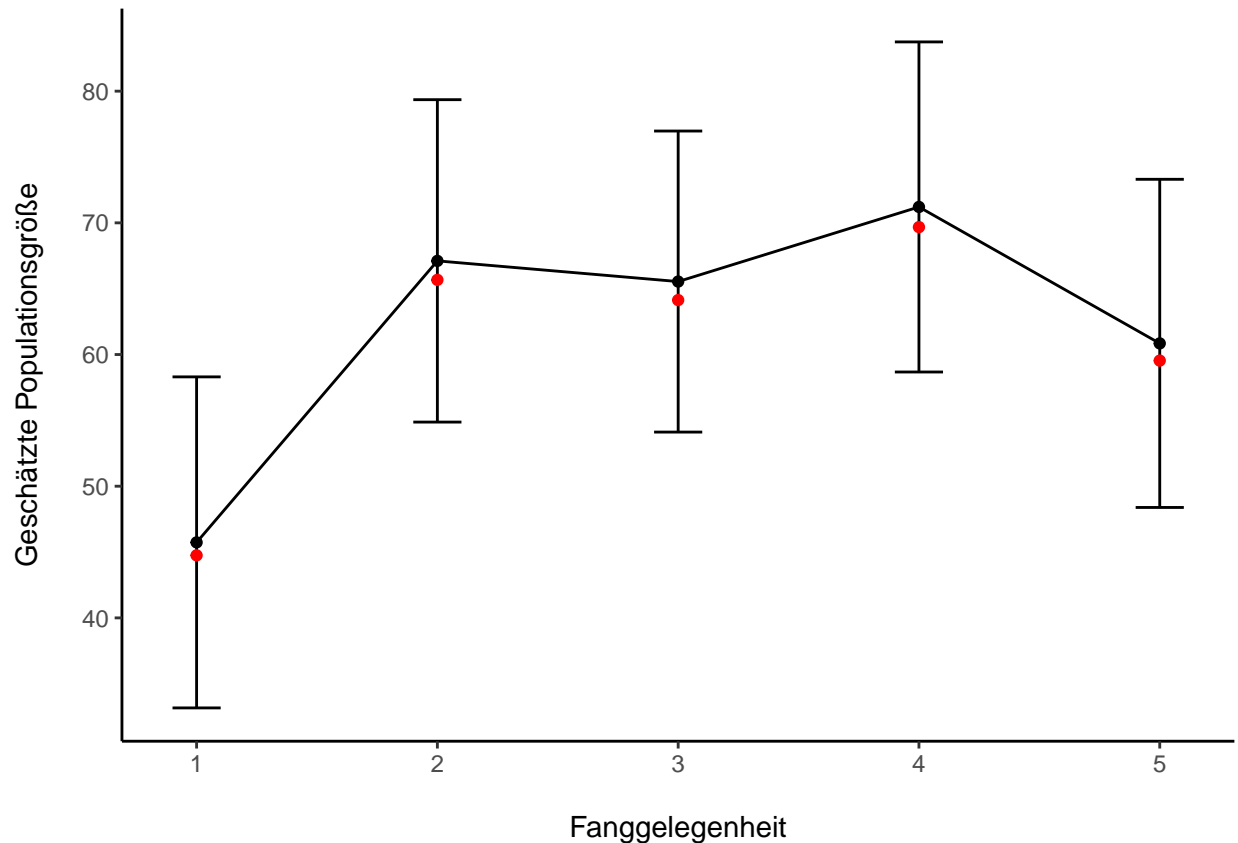
Achtung: Im output werden für alle Parameter Werte für Männchen und Weibchen angegeben, auch wenn diese identisch sind (so wie im Modell gesetzt). Damit ist der Output ähnlich dem aus dem Programm MARK. Das bedeutet aber auch, dass in der abgeleiteten Populationsgrößenschätzung separate Werte für Männchen und Weibchen berechnet werden. Um die Größen vergleichen zu können, müssen wir die Werte addieren.

```
gecko.N.rmark <- gecko.derived.rmark[1:5,3:6] + gecko.derived.rmark[6:10,3:6]
gecko.N.rmark$Occasion <- 1:5
gecko.N.rmark
```

##	N	se	LCL	UCL	Occasion
## 1	45.73325	6.413472	33.16285	58.30365	1
## 2	67.11204	6.246089	54.86970	79.35437	2
## 3	65.54167	5.832149	54.11065	76.97268	3
## 4	71.20767	6.394933	58.67360	83.74174	4
## 5	60.84682	6.357358	48.38640	73.30724	5

Schauen wir uns nun an, wie verschieden die Schätzwerte von JS und POPAN sind:

```
ggplot(gecko.N.rmark, aes(Occasion, N,
                          ymin=LCL, ymax=UCL)) +
  geom_errorbar(width=0.2) + geom_point() + geom_line() +
  geom_point(data=N.derived, aes(occ, N, ymin=N, ymax=N), color="red") +
  theme_classic() +
  xlab("\nFanggelegenheit") + ylab("Geschätzte Populationsgröße\n")
```



Die verbundenen schwarzen Punkte sind die Schätzungen aus dem Popan-Modell und deren 95 %-Konfidenzintervalle, die roten Punkte sind die Schätzungen aus dem JS-Modell. Die Werte sind sehr ähnlich jedoch nicht identisch. Dies liegt an geringen Abweichungen in den ursprünglichen Schätzwerten. Während sich die Werte für  $\phi$  (ca. 0,64),  $pent$  (0.25, 0.15, 0.19, 0.10) und  $p$  (Weibchen: 0.90, Männchen: 0.88) praktisch nicht unterscheiden, ist der Wert für  $N_{super}$  verschieden (148 vs. 176). Dies führt zu leicht unterschiedlichen Schätzungen der Populationsgrößen.

## Goodness-of-fit-Test (GoF) für CJS-Modelle

Wir führen den GoF-Test anhand des Datensatzes `gecko2` durch. Diesen Datensatz müssen wir zunächst nach Geschlecht trennen.

```
gecko.hist <- matrix(as.numeric(unlist(strsplit(as.character(gecko2$ch), ""))),
                    nrow = length(gecko2$ch),
                    byrow = T)
gecko.freq <- rep(1, nrow(gecko2))
gecko.group <- gecko2$sex
head(gecko.hist)
```

```
##      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5]
## [1,]    0    1    0    0    0
## [2,]    1    0    0    0    0
## [3,]    0    1    0    0    0
## [4,]    1    1    1    1    1
## [5,]    1    0    0    0    0
```

```
## [6,] 1 1 1 1 1
```

```
# Einteilen in Gruppen (Geschlecht)
mask <- (gecko.group == "female")
gecko.fem.hist <- gecko.hist[mask,]
gecko.fem.freq <- gecko.freq[mask]
mask <- (gecko.group == "male")
gecko.mal.hist <- gecko.hist[mask,]
gecko.mal.freq <- gecko.freq[mask]
```

Nun können wir die Tests durchführen. Sie stammen aus dem bereits zu Beginn geladenen Paket R2ucare (Gimenez et al. 2018). Man kann die Tests einzeln aufrufen (`test3sr`, `test3sm`, `test2ct` und `test2cl`), oder den Gesamttest mittels `overall_CJS`. Test2 testet Fangheterogenität, Test3 testet, ob alle Tiere, die bei Fanggelegenheit  $i$  am Leben waren, die gleiche Wahrscheinlichkeit haben, nach Fanggelegenheit  $i+1$  zu überleben. Eine Übersicht über die Tests sowie ein Entscheidungsschema geben wir in Kapitel 11.1.2.3 des Buches.

```
test3sr_females <- test3sr(gecko.fem.hist, gecko.fem.freq)
test3sm_females <- test3sm(gecko.fem.hist, gecko.fem.freq)
test2ct_females <- test2ct(gecko.fem.hist, gecko.fem.freq)
test2cl_females <- test2cl(gecko.fem.hist, gecko.fem.freq)
test.overall_females <- overall_CJS(gecko.fem.hist, gecko.fem.freq)
```

Schauen wir uns die einzelnen Testergebnisse an:

```
test3sr_females
```

```
## $test3sr
##      stat      df      p_val sign_test
##    4.123    3.000    0.248    0.210
##
## $details
##  component stat p_val signed_test test_perf
## 1         2  1.34 0.247    -1.158 Chi-square
## 2         3  2.763 0.096     1.662 Chi-square
## 3         4   0.02 0.888    -0.141 Chi-square
```

```
test3sm_females
```

```
## $test3sm
##  stat    df p_val
##    0     1     1
##
## $details
##  component stat df p_val test_perf
## 1         2    0  0     0      None
## 2         3    0  1     1    Fisher
## 3         4    0  0     0      None
```

```
test2ct_females
```

```
## $test2ct
##      stat      df      p_val sign_test
##      0        0        1        0
##
## $details
##  component dof stat p_val signed_test test_perf
## 1         2  0    0    0          0      None
## 2         3  0    0    0          0      None
```

```
test2cl_females
```

```
## $test2cl
##  stat    df p_val
##    0     0    1
##
## $details
##  component dof stat p_val test_perf
## 1         2  0    0    0      None
```

```
test.overall_females
```

```
##                                chi2 degree_of_freedom p_value
## Gof test for CJS model: 4.123                        4      0.39
```

Keiner der Tests ist signifikant. Die Modellannahmen werden also nicht verletzt. Wenn doch ein Test signifikant wäre, beschreiben wir in Kapitel 11.4 bis 11.10 des Buches, welche Lösungsmöglichkeiten es geben könnte. Entscheiden wir uns für ein Modell, welches beispielsweise Änderungen der Fangwahrscheinlichkeit oder Durchzügler berücksichtigt, wollen wir sicherlich im Anschluss prüfen, ob die Anpassung das Problem behoben hat. Die Gesamtteststatistik (`overall_CJS`) ist dabei die Summer der vier Einzeltests (`Test.3Sr`, `Test3.Sm`, `Test2.Ct` and `Test.Cl`). Der Test für Änderungen der Fangwahrscheinlichkeit wäre dann folgendermaßen zu berechnen:

```
# Gesamttest
overall_test <- overall_CJS(gecko.fem.hist, gecko.fem.freq)
# Test für fangabhängige Änderungen von phi
twoc2_test <- test2ct(gecko.fem.hist, gecko.fem.freq)
# Gesamtteststatistik - 2CT-Teststatistik
stat_tp <- overall_test$chi2 - twoc2_test$test2ct["stat"]
# Gesamttest-Freiheitsgrad - 2CT-Freiheitsgrad
df_tp <- overall_test$degree_of_freedom - twoc2_test$test2ct["df"]
# p-Wert für Nullhypothese berechnen
pvalue <- 1 - pchisq(stat_tp, df_tp)
# Aufrufen des p-Werts
pvalue
```

```
##      stat
## 0.3896155
```

Die Anpassung würde in diesem Fall gut passen, da der Test nicht signifikant ist.

# Literaturverzeichnis

- Albert, J.H., Chib, S. (1993): Bayesian-analysis of binary and polychotomous reponse data. — *Journal of the American Statistical Association* 88(422): 669—79.
- Baillargeon, S., Rivest, L.P. (2007): Rcapture: Loglinear models for capture-recapture in R. — *Journal of Statistical Software* 19(5): 1—31.
- Borchers, D.L., Efford, M.G. (2008): Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. — *Biometrics* 64(2): 377—85.
- Colchero, F., Jones, O.R., Rebke, M. (2012): BaSTA: an R package for Bayesian estimation of age-specific survival from incomplete mark-recapture/recovery data with covariates. — *Methods in Ecology and Evolution* 3: 466—70.
- Efford, M.G. (2024): openCR: Open population capture-recapture models. R package version 2.2.7. <https://CRAN.R-project.org/package=openCR/>
- Efford, M.G. (2025): secr: Spatially explicit capture-recapture models. R package version 5.2.1. <https://CRAN.R-project.org/package=secr>
- Fiske, I.J., Chandler, R.B. (2011): unmarked : An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. — *Journal of Statistical Software* 43(10): 1—23.
- Gimenez, O., Lebreton, J.-D., Choquet, R., Pradel, R. (2018): R2ucare: An R package to perform goodness-of-fit tests for capture-recapture models. — *Methods in Ecology and Evolution* 9: 1749–1754.
- Grimm-Seyfarth, A., Mihoub, J.-B., Gruber, B., Henle, K. (2018): Some like it hot: from individual to population responses of an arboreal arid-zone gecko to local and distant climate. — *Ecological Monographs* 88(3): 336—352.
- Henle, K. (1990): Population ecology and life history of the arboreal gecko *Gehyra variegata* in arid Australia. — *Herpetological Monographs* 4:30—60.
- Laake, J., Rexstad, E. (2008): RMark – an alternative approach to building linear models in MARK. — In: Cooch, E., White, G.C. (Hrsg.): — *Program MARK: A Gentle Introduction*.
- Laake, J.L., Johnson, D.S., Conn, P.B. (2013): marked: An R package for maximum-likelihood and MCMC analysis of capture-recapture data. — *Methods in Ecology and Evolution* 4: 885–890.
- Laake, J.L., Johnson, D.S., Conn, P.B. (2023): marked Package Vignette. <https://cran.r-project.org/web/packages/marked/vignettes/markedVignette.html>, zuletzt aufgerufen: 18.03.2025.
- McDonald, T.L., Amstrup, S.C., Regehr, E.V., Manly, B.F.J. (2005): Examples. — S. 196–265 in: Amstrup, S.C., McDonald, T.L., Manly, B.F.J. (Hrsg.): — *Handbook of Capture-Recapture Analysis*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey USA.
- Ogle D.H., Doll, J.C., Wheeler, A.P., Dinno, A. (2023): FSA: Simple fisheries stock assessment methods. R package version 0.9.5, <https://CRAN.R-project.org/package=FSA>.
- Pledger, S., Pollock, K.H., Norris, J.L. (2003): Open capture-recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber model. — *Biometrics* 59(4): 786–94.
- Pollock, K.H., Nichols, J.D., Brownie, C., Hines, J.E. (1990): Statistical inference for capture-recapture experiments. — *Wildlife Monographs*, 107: 1–97.
- Royle, J.A., Karanth, K.U., Gopalaswamy, A.M., Kumar, N.S. (2009): Bayesian inference in camera trapping studies for a class of spatial capture-recapture models. — *Ecology* 90(11): 3233–44.
- Schwarz, C.J., Arnason, A.N. (1996): A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. — *Biometrics* 52(3): 860–73.

- Schwarz, C.J., Pickard, D., Marine, K., Bonner, S.J. (2009): Juvenile salmonid outmigrant monitoring evaluation, phase II, September 2009. — Unpublished report prepared for the Trinity River Restoration Program, Weaverville, CA.
- Seber, G.A.F. (2002): The estimation of animal abundance. Second Edition. — Edward Arnold (reprinted).
- White, G.C., Burnham, K.P. (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. — *Bird Study* 46: 120—39.
- Wickham, H. (2016): *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. — Springer-Verlag, New York.
- Wickham, H., Pedersen, T., Seidel, D. (2023): *scales: Scale functions for visualization*. R package version 1.3.0, <https://CRAN.R-project.org/package=scales>.