

Onlinebeispiel 10.10. Schätzung der Populationsgröße der Mauereidechse (*Podarcis muralis*) mit Removal-Modellen und alternativen Annahmen zur Fangwahrscheinlichkeit

Kapitel 10.3.5 aus Henle, K., A. Grimm-Seyfarth & B. Gruber: Erfassung und Analyse von Tierpopulationen. Ulmer Verlag

Klaus Henle

15.04.2025

Das Beispiel ist Teil einer Analyse der Überlebenschance einer kleinen isolierten Mauereidechsenpopulation in einem flurbereinigten Weinberg bei Heilbronn, Baden-Württemberg, für die Schätzungen der Populationsgröße und der Mortalität benötigt wurden (Bender et al. 1996). Vom 24.-30. September 1994 wurden an sechs Fangtagen Mauereidechsen mit Schlingen an einer Angelrute gefangen und permanent sowie mittels Farbcodes zeitlich befristet individuell markiert. Farbmarkierte Exemplare wurden nur als wiedergefangen registriert, aber nicht erneut gefangen. Jungtiere desselben Jahres wurden nicht berücksichtigt. Die Untersuchung wurde bereits in Kapitel 10.1, Beispiel 10.4 für die Lincoln-Petersen Methode vorgestellt. Hier illustrieren wir die Analyse der Daten unter Verwendung der Onlineversion von Programm CAPTURE (Hines 1987). Die Analyse enthält auch Tests, ob die Population geschlossen und die Fangwahrscheinlichkeit konstant waren oder letztere zeitlich, individuell oder aufgrund eines vorausgehenden Fangs variierte. Für Vergleichszwecke haben wir auch Schätzungen der Populationsgröße unter allen Modellen in den Teilkapiteln von Kapitel 10.3 durchgeführt, außer für M_{bht} , für das in CAPTURE keine Methode verfügbar ist.

Online Bedienung von Programm CAPTURE

Die Bedienung des Programms CAPTURE ist relativ einfach und benötigt nur wenige Programmzeilen sowie die eigenen Daten. Für ausführliche Gebrauchsanleitungen siehe White et al. (1982), Hines (1987) und Rexstad & Burnham (1991). In diesem Beispiel haben wir die Onlineversion von CAPTURE (Hines 1987) verwendet, in der man die Programmzeilen und die Daten einfach als Text eintippt und dann das Programm ausführen lässt.

Nach Aufrufen der Onlineversion (Hines 1987) erhält man Beispiele für die Dateneingabe und eine Box mit einem Beispiel. Bevor wir die benötigten Schritte erläutern, geben wir ein paar generelle Hinweise. Die Software zum Programm wurde dieses Jahr geändert, so dass einzelne Befehle nicht mehr so funktionieren wie in früheren Anleitungen. Jim Hines optimiert derzeit

das Programm, um entsprechende Anleitungen zu geben, die in unserem Beispiel bereits berücksichtigt werden.

Für unser Beispiel enthält die erste Zeile den Titel für die Analyse, die zweite Zeile die Information über die Datenstruktur und die Anzahl der Fanggelegenheiten und die dritte Zeile den Befehl, die Daten einzulesen:

```
Title='Populationsgroesse Mauereidechse Ranzenberg Sept 1994'
```

```
Task Read Captures Occasions=6 X Matrix
```

```
Read input data
```

Früher gab es noch eine separate Zeile für das Datenformat, die in der aktuellen Onlineversion jedoch Fehler produzieren kann und nicht mehr verwendet werden sollte. Es sollte beim Titel darauf geachtet werden, dass gerade Anführungszeichen verwendet werden, da

Textprogramme, je nach Einstellung, manchmal andere Anführungszeichen generieren.

Außerdem sollten keine Begriffe verwendet werden, die 'capture' oder einem der Modellnamen in CAPTURE ähneln, da dies zu Problemen führen kann. Die Modellnamen stehen auf der online Seite vor der Eingabe-Box. Anschließend werden die Daten eingefügt. Dabei ist zu beachten, dass die individuellen Kennnummern stets gleichlang sein müssen und zwischen ihr und der Fanggeschichte des Individuums genau eine Leerstelle eingefügt wird. Nach Einfügen der Daten benötigt man nur noch die folgenden Befehlszeilen:

```
Task Model Selection
```

```
Task Closure Test
```

```
Task Population Estimate ALL
```

Die ersten beiden Zeilen sind nicht unbedingt erforderlich, sollten aber unserer Meinung nach stets eingefügt werden, da nur dann die Annahmen des oder der verwendeten Modelle getestet werden. Die letzte Programmzeile in unserem Fall bedeutet, dass, für Vergleichszwecke, alle in CAPTURE implementierten Modelle verwendet werden. Man kann die Analyse aber auch auf einzelne Modelle oder auf das von CAPTURE präferierte Modell (appropriate) beschränken. Dies sollte vor allem dann gemacht werden, wenn bei ALL Fehler / Probleme entstehen, weil einzelne Modelle nicht berechnet werden können, weil die iterativen Algorithmen keine Lösung finden.

In unserem Beispiel besteht das gesamte Programm aus folgenden Zeilen:

```
Title='Populationsgroesse Mauereidechse Ranzenberg Sept 1994'
```

```
Task read captures occasions=6 X matrix
```

```
Read input data
```

```
M0117 010000
```

```
M0146 000010
```

```
M0191 000001
```

```
M0214 001000
```

```
M0217 000100
```

M0279 010010
M0283 000100
M0495 000010
M0629 000010
M0668 000010
M0792 000011
M0881 100000
M0882 100000
M0883 100000
M0884 111011
M0885 100000
M0886 110000
M0887 100100
M0888 111010
M0889 110000
M0891 110010
M0892 111000
M0893 100001
M0894 101000
M0895 111110
M0897 100000
M0898 011101
M0899 010110
M1111 010101
M1113 101010
M1114 111000
M1116 011101
M1118 010101
M1119 010101
M1130 000111
M1137 100001
M1141 001100
M1147 000110
M1148 000010
M1149 000111
M1151 000010
M1153 000010

M1154 000101
M1156 000001
M1159 000101
M1161 000101
M1176 000010
M1196 001010
M1211 010000
M1297 000100
M1322 010100
M1377 110000
M1413 011001
M1482 100000
M1712 101110
M1713 001000
M1715 000101
M1721 000001
M1773 010010
M1782 100010
M1784 010000
M1794 000111
M1884 101010
M2112 100000
M2115 101100
M2116 010101
M2127 000100
M2136 000101
M2137 000001
M2138 000001
M2217 010100
M2414 000010
M2417 000100
M2422 000010
M2424 000001
M2426 001010
M2433 001111
M2441 010111
M2443 010100

M2712 101010
M2742 100100
M2772 010011
M2773 010010
M3411 010111
M4111 101100
M4112 101000
M4113 010000
M4128 001000
M4211 100101
M4311 010100
M4411 100111
M4412 010001
M4413 011101
M4712 010110
M4713 011000
M4726 000011
M4728 000101
M4732 000010
M4734 001000
M4737 000001
M4744 000001
M6172 101010
M7122 000100
M7212 001000
M7216 001000
M7219 000001
M7222 000100
M7224 000001
M7228 000001
M7721 001000
M0121 000010
M1231 000010
M1772 010010
M0198 101010
M2412 000111
N2412 000101

L2412 011000

M0896 100110

N0896 100000

Task model selection

Task closure test

Task population estimate ALL

Nach Austausch dieser Daten durch die eigenen Daten kann das Programm kopiert und in das Eingabefeld der Onlineversion von CAPTURE eingefügt werden. CAPTURE gibt dann die Eingabezeilen und Ergebnisse online wieder, was dann als pdf gespeichert oder ausgedruckt werden kann. Für unser Beispiel fügen wir die komplette Ausgabe am Ende dieses Beispiels an.

Ergebnisse

Die Testergebnisse zeigen, dass die Population geschlossen ist. Die Tests der Modellannahmen und zwischen alternativen Modellen ergeben einen signifikanten Verhaltenseffekt. Individuelle Heterogenität in der Fangwahrscheinlichkeit ist in keinem Test signifikant, aber mehrere Tests tendieren in diese Richtung. Für zeitliche Variation gibt es keine Hinweise; alle Erfassungen erfolgten unter günstigen Wetterbedingungen. Die Modellselektion empfiehlt M_{bh} oder M_h als deutlich am besten geeignete Modelle.

Testergebnisse sollte man nicht einfach nur übernehmen, sondern stets mit biologischem Wissen abgleichen, insbesondere, wenn Fangwahrscheinlichkeiten oder die Anzahl gefangener Individuen nicht hoch sind, denn dann können sowohl die Tests als auch die Modellselektion unzuverlässig werden. In unserem Fall sind die Testergebnisse biologisch plausibel. Die Untersuchungszeit war kurz, so dass die Population tatsächlich sehr wahrscheinlich geschlossen war. Verhaltenseffekt und begrenzte individuelle Unterschiede in der Fangwahrscheinlichkeit sind zu erwarten, da farbmarkierte Individuen nur gesichtet, aber nicht physisch wiedergefangen werden mussten, und weil Eidechsen unterschiedlicher Größe unterschiedlich leicht in Schlingen gefangen werden können. Zwar haben wir versucht, diese Unterschiede zu minimieren, aber sie hatten wahrscheinlich trotzdem einen Einfluss.

In Tabelle 10.3 sind die Schätzwerte für potentiell geeignete Methoden und zum Vergleich für konstante Fangwahrscheinlichkeit zusammengestellt. Für das von CAPTURE und aus biologischer Sicht besonders geeignete Modell M_{bh} unterscheiden sich die beiden Schätzverfahren. Entsprechendes gilt für die beiden M_h -Modelle. Das M_{bh} Modell von Pollock & Otto (1983) hat in Simulationen meist schlecht abgeschnitten (Rexstad & Burnham 1991), so dass wir es hier nicht weiter berücksichtigen.

Für Modell M_h eignet sich der Moment Estimator von (Chao (1988) relativ zu alternativen Methoden besonders bei einer geringen Anzahl von Fanggelegenheiten und geringer Heterogenität der individuellen Fangwahrscheinlichkeit. Die Jackknife-Methode tendiert

dagegen zur Überschätzung. Die Testergebnisse mit nur leichten Hinweisen auf individuelle Heterogenität sprechen daher für den Moment Estimator. Zusammenfassend können wir festhalten, dass die drei wahrscheinlichsten Modelle (Removal, Generalized Removal und Moment Estimator) zu sehr ähnlichen Schätzergebnissen führen und wahrscheinlich die realen Verhältnisse gut berücksichtigen.

Das Modell M_0 liefert dagegen eine deutlich niedrigere geschätzte Populationsgröße, wie auch die Schätzung mit der Lincoln-Petersen Methode, wenn die Daten nicht kumuliert werden (Beispiel 10.4 in Kap. 10.1), die ebenfalls konstante Fangwahrscheinlichkeit annimmt. Wenn die Daten jedoch für die erste bzw. zweite Hälfte der Erfassungen kumuliert werden, dann reduziert sich dadurch der Verhaltenseffekt und die Schätzungen nähern sich deutlich den hier präsentierten Ergebnissen an.

Tab. 10.3 (Nummerierung wie im Buch): Geschätzte Größe (\hat{N}) einer Mauereidechsenpopulation (*Podarcis muralis*) am Ranzenberg, Heilbronn, September 1994, geschätzt nach verschiedenen Modellen mit Programm CAPTURE. Vertrauensintervalle basieren auf Formel (2.3) in Kapitel 2.3. Anzahl markierter Individuen: 119 (Quelle: Bender 1999).

Modell*	\hat{N}	95%-Vertrauensintervall
M_b (Otis et al. 1978: removal)	157	135-214
M_{bh} (Otis et al. 1978: generalized removal)	157	135-214
M_{bh} (Pollock & Otto 1983: generalized removal + jackknife)	174	149-222
M_h (Chao 1988: moment estimator)	156	138-193
M_h (Otis et al. 1978: jackknife)	170	149-207
M_0 (Otis et al. 1978: maximum likelihood)	136	129-151

* b steht für verhaltensbedingte Änderungen der Fangwahrscheinlichkeit, h für individuelle Unterschiede und 0 für konstante Fangwahrscheinlichkeit.

Literatur

- Bender, C., Hildenbrandt, H. Schmidt-Loske, K., Grimm, V., Wissel, C., Henle, K. (1996): Consolidation of vineyards, mitigations, and survival of the common wall lizard (*Podarcis muralis*) in isolated habitat fragments. – S. 248-261 in Settele, J., Margules, C.R., Poschlod, P., Henle, K. (Hrsg): Species Survival in Fragmented Landscapes. – Kluwer, Dordrecht.
- Chao, A. (1988): Estimating animal abundance with capture frequency data. – Journal of Wildlife Management 52(2): 295–300.
- Hines, J. (1987): CAPTURE. <https://www.usgs.gov/software/capture> (besucht am 31.03.24).
- Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C., Anderson, D.R. (1978): Statistical inference from capture data on closed animal populations. – Wildlife Monographs 62: 1–135.

- Pollock, K.H., Otto, M.C. (1983): Robust estimation of population size in closed animal populations from capture-recapture experiments. – Biometrics 39: 1035–1049.
- Rexstad, E., Burnham, K. (1991): User's Guide for Interactive Program CAPTURE. Abundance Estimation of Closed Populations. – Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Fort Collins.
- White, G.C., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Otis, D.L. (1982): Capture-Recapture and Removal Methods for Sampling Closed Populations. – Los Alamos National Laboratories, Los Alamos.

Ausgabe von CAPTURE

Mark-recapture population and density estimation program

Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Input---Title='Populationsgroesse Mauereidechse Ranzenberg Sept 1994'

Input---Task read captures occasions=6 X matrix

Input---read input data

Input---m0117 010000

Input---m0146 000010

Input---m0191 000001

Input---m0214 001000

Input---m0217 000100

Input---m0279 010010

Input---m0283 000100

Input---m0495 000010

Input---m0629 000010

Input---m0668 000010

Input---m0792 000011

Input---m0881 100000

Input---m0882 100000

Input---m0883 100000

Input---m0884 111011

Input---m0885 100000

Input---m0886 110000

Input---m0887 100100

Input---m0888 111010

Input---m0889 110000

Input---m0891 110010

Input---m0892 111000

Input---m0893 100001

Input---m0894 101000

Input---m0895 111110

Input---m0897 100000

Input---m0898 011101

Input---m0899 010110

Input---m1111 010101

Input---m1113 101010

Input---m1114 111000

Input---m1116 011101

Input---m1118 010101

Input---m1119 010101

Input---m1130 000111

Input---m1137 100001
Input---m1141 001100
Input---m1147 000110
Input---m1148 000010
Input---m1149 000111
Input---m1151 000010
Input---m1153 000010
Input---m1154 000101
Input---m1156 000001
Input---m1159 000101
Input---m1161 000101
Input---m1176 000010
Input---m1196 001010
Input---m1211 010000
Input---m1297 000100
Input---m1322 010100
Input---m1377 110000
Input---m1413 011001
Input---m1482 100000
Input---m1712 101110
Input---m1713 001000
Input---m1715 000101
Input---m1721 000001
Input---m1773 010010
Input---m1782 100010
Input---m1784 010000
Input---m1794 000111
Input---m1884 101010
Input---m2112 100000
Input---m2115 101100
Input---m2116 010101
Input---m2127 000100
Input---m2136 000101
Input---m2137 000001
Input---m2138 000001
Input---m2217 010100
Input---m2414 000010
Input---m2417 000100
Input---m2422 000010
Input---m2424 000001
Input---m2426 001010
Input---m2433 001111
Input---m2441 010111
Input---m2443 010100
Input---m2712 101010
Input---m2742 100100
Input---m2772 010011
Input---m2773 010010
Input---m3411 010111
Input---m4111 101100
Input---m4112 101000

Input---m4113 010000
 Input---m4128 001000
 Input---m4211 100101
 Input---m4311 010100
 Input---m4411 100111
 Input---m4412 010001
 Input---m4413 011101
 Input---m4712 010110
 Input---m4713 011000
 Input---m4726 000011
 Input---m4728 000101
 Input---m4732 000010
 Input---m4734 001000
 Input---m4737 000001
 Input---m4744 000001
 Input---m6172 101010
 Input---m7122 000100
 Input---m7212 001000
 Input---m7216 001000
 Input---m7219 000001
 Input---m7222 000100
 Input---m7224 000001
 Input---m7228 000001
 Input---m7721 001000
 Input---m0121 000010
 Input---m1231 000010
 Input---m1772 010010
 Input---m0198 101010
 Input---m2412 000111
 Input---n2412 000101
 Input---l2412 011000
 Input---m0896 100110
 Input---n0896 100000

Summary of captures read

Number of trapping occasions	6
Number of animals captured	119
Maximum x grid coordinate	1.0
Maximum y grid coordinate	1.0

Input---Task model selection

Mark-recapture population and density estimation program
 Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Model selection procedure. See this section of the Monograph for details.

Occasion	j=	1	2	3	4	5	6
Animals caught	n(j)=	35	37	32	45	45	42

Total caught $M(j) = 0 \ 35 \ 63 \ 74 \ 93 \ 108 \ 119$
 Newly caught $u(j) = 35 \ 28 \ 11 \ 19 \ 15 \ 11$
 Frequencies $f(j) = 50 \ 34 \ 24 \ 9 \ 2 \ 0$

1. Test for heterogeneity of trapping probabilities in population.

Null hypothesis of model $M(o)$ vs. alternate hypothesis of model $M(h)$

Chi-square value = 4.070 degrees of freedom = 2
 Probability of larger value = 0.13070

2. Test for behavioral response after initial capture.

Null hypothesis of model $M(o)$ vs. alternate hypothesis of model $M(b)$

Chi-square value = 4.302 degrees of freedom = 1
 Probability of larger value = 0.03807

3. Test for time specific variation in trapping probabilities.

Null hypothesis of model $M(o)$ vs. alternate hypothesis of model $M(t)$

Chi-square value = 5.468 degrees of freedom = 5
 Probability of larger value = 0.36145

4. Goodness of fit test of model $M(h)$

Null hypothesis of model $M(h)$ vs. alternate hypothesis of not model $M(h)$

Chi-square value = 5.463 degrees of freedom = 5
 Probability of larger value = 0.36198

Test of model $M(h)$ by frequency of capture
 (frequencies less than 2t are not calculated.)

Number of captures	Chi-square	d.f.	Probability
1	6.160	5	0.29096
2	4.779	5	0.44339
3	1.944	5	0.85678

Mark-recapture population and density estimation program

Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Model selection procedure. See this section of the Monograph for details.

5. Goodness of fit test of model $M(b)$

Null hypothesis of model $M(b)$ vs. alternate hypothesis of not model $M(b)$

Chi-square value = 7.132 degrees of freedom = 8
 Probability of larger value = 0.52251

5a. Contribution of first capture homogeneity across time

Chi-square value = 5.621 degrees of freedom = 4
 Probability of larger value = 0.22932

5b. Contribution of recapture homogeneity across time

Chi-square value = 1.511 degrees of freedom = 4
 Probability of larger value = 0.82472

6. Goodness of fit test of model M(t)

Null hypothesis of model M(t) vs. alternate hypothesis of not model M(t)

Chi-square value = 71.836 degrees of freedom = 61
 Probability of larger value = 0.16199

7. Test for behavioral response in presence of heterogeneity.

Null hypothesis of model M(h) vs. alternate hypothesis of model M(bh)

Chi-square value = 16.257 degrees of freedom = 12
 Probability of larger value = 0.17974

Model selection criteria. Model selected has maximum value.

Model	M(o)	M(h)	M(b)	M(bh)	M(t)	M(th)	M(tb)	M(tbh)
Criteria	0.88	0.99	0.79	1.00	0.00	0.54	0.60	0.96

Appropriate model probably is M(bh) or M(h)
 Suggested estimator is Generalized removal.

Input---Task closure test

Mark-recapture population and density estimation program
 Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Test for closure procedure. See this section of the Monograph for details.

Overall test results --

z-value -1.208
 Probability of a smaller value 0.11360

Test of closure by frequency of capture.
 (Frequencies less than 10 are not computed.)
 Number of captures z-value Probability

2	-0.596	0.27564	
3	-0.598	0.27505	

Input---Task population estimate ALL

Population estimation with constant probability of capture.
See model M(o) of the Monograph for details.

Number of trapping occasions was 6
Number of animals captured, M(t+1), was 119
Total number of captures, n., was 236

Estimated probability of capture, p-hat = 0.2888

Population estimate is 136 with standard error 5.6321

Approximate 95 percent confidence interval 129 to 151

Profile likelihood interval 127 to 149

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Number of trapping occasions was 6
Number of animals captured, M(t+1), was 119
Total number of captures, n., was 236

Frequencies of capture, f(i)
i= 1 2 3 4 5 6
f(i)= 50 34 24 9 2 0

Computed jackknife coefficients

	N(1)	N(2)	N(3)	N(4)	N(5)
1	1.833	2.500	3.000	3.333	3.500
2	1.000	0.467	-0.233	-0.833	-1.167
3	1.000	1.000	1.225	1.542	1.750
4	1.000	1.000	1.000	0.956	0.914
5	1.000	1.000	1.000	1.000	1.001
6	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

The results of the jackknife computations

i	N(i)	SE(i)	.95 Conf. Limits	Test of N(i+1) vs. N(i)
0	119			Chi-square (1 d.f.)
1	160.7	8.74	143.5 177.8	7.649
2	175.9	13.38	149.6 202.1	1.439
3	182.5	17.79	147.6 217.3	0.592
4	185.9	21.46	143.9 228.0	0.424
5	187.6	23.54	141.4 233.7	0.000

Average p-hat = 0.2314

Interpolated population estimate is 170 with standard error 14.6610

Approximate 95 percent confidence interval 149 to 207

Histogram of $f(i)$

Frequency 50 34 24 9 2 0

Each * equals 5 points

50	*				
45	*				
40	*				
35	*	*			
30	*	*			
25	*	*	*		
20	*	*	*		
15	*	*	*		
10	*	*	*	*	
5	*	*	*	*	

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Population estimation with constant probability removal estimator.
See model M(b) of the monograph for details.

Occasion	j=	1	2	3	4	5	6	
Total caught	M(j)=	0	35	63	74	93	108	119
Newly caught	u(j)=	35	28	11	19	15	11	

Estimated probability of capture, $p\text{-hat}$ = 0.208412

Estimated probability of recapture, $c\text{-hat}$ = 0.313673

Population estimate is 157 with standard error 18.8135

Approximate 95 percent confidence interval 135 to 214

Profile likelihood interval 134 to 228

Histogram of $u(j)$

Frequency 35 28 11 19 15 11

Each * equals 4 points

36	*		
32	*		
28	*	*	

```

24  *  *
20  *  *      *
16  *  *      *  *
12  *  *  *  *  *  *
8   *  *  *  *  *  *
4   *  *  *  *  *  *

```

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Population estimation with variable probability removal estimator.
See M(bh) or removal models of the Monograph for details.

```

Occasion      j=  1  2  3  4  5  6
Total caught  M(j)=  0 35 63 74 93 108 119
Newly caught  u(j)= 35 28 11 19 15 11

```

k	N-hat	SE(N)	Chi-sq.	Prob.	Estimated p-bar(j), j=1,...,6					
1	157.33	18.813	5.62	0.2290	0.208	0.208	0.208	0.208	0.208	0.208
2	167.86	32.226	5.26	0.1536	0.209	0.180	0.180	0.180	0.180	0.180
3	276.51	290.895	3.14	0.2079	0.127	0.116	0.073	0.073	0.073	0.073
4	143.99	23.436	0.16	0.6915	0.243	0.257	0.136	0.287	0.287	0.287

Population estimate is 157 with standard error 18.8134
Approximate 95 percent confidence interval 135 to 214
Profile likelihood interval 134 to 228

Histogram of u(j)

```

Frequency  35 28 11 19 15 11

```

Each * equals 4 points

```

36  *
32  *
28  *  *
24  *  *
20  *  *      *
16  *  *      *  *
12  *  *  *  *  *  *
8   *  *  *  *  *  *
4   *  *  *  *  *  *

```

Mark-recapture population and density estimation program

Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Population estimation with time specific changes in probability of capture.
See model M(t) of the Monograph for details.

Occasion j= 1 2 3 4 5 6
Animals caught n(j)= 35 37 32 45 45 42

Total animals captured 119

p-hat(j)= 0.26 0.27 0.24 0.33 0.33 0.31

Population estimate is 136 with standard error 5.4572

Approximate 95 percent confidence interval 129 to 150

Profile likelihood interval 127 to 148

Histogram of n(j)

Frequency 35 37 32 45 45 42

Each * equals 5 points

45				*	*	
40				*	*	*
35	*	*		*	*	*
30	*	*	*	*	*	*
25	*	*	*	*	*	*
20	*	*	*	*	*	*
15	*	*	*	*	*	*
10	*	*	*	*	*	*
5	*	*	*	*	*	*

Mark-recapture population and density estimation program

Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Population estimate under time variation and
individual heterogeneity in capture probabilities.
See model M(th) of Chao et al. (1992).

Number of trapping occasions was 6
Number of animals captured, M(t+1), was 119
Total number of captures, n., was 236

Frequencies of capture, f(i)

i= 1 2 3 4 5 6
f(i)= 50 34 24 9 2 0

Estimator	Gamma	N-hat	se(N-hat)
1	0.1749	162.09	13.07
2	0.0949	146.31	11.00
3	0.1358	154.30	12.33

p-hat(j) = 0.23 0.24 0.21 0.29 0.29 0.27

Bias-corrected population estimate is 154 with standard error 12.3337

Approximate 95 percent confidence interval 138 to 187

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54
Population estimation for capture-recapture model M(tb).
See model M(tb) of Burnham (In Prep.).

Occasion j= 1 2 3 4 5 6
Animals caught n(j)= 35 37 32 45 45 42
Newly caught u(j)= 35 28 11 19 15 11
Recaptures m(j)= 0 9 21 26 30 31
Total caught M(j)= 0 35 63 74 93 108 119
Information matrix is nearly singular.

p-hat(j)= 0.172 0.152 0.097 0.148 0.133 0.110

Theta= 1.803

Population estimate is 204 with standard error 124.4178
Approximate 95 percent confidence interval 130 to 811

Profile likelihood interval 132 to greater than 4080

Histogram of n(j)

Frequency 35 37 32 45 45 42

Each * equals 5 points

45				*	*	
40				*	*	*
35	*	*		*	*	*
30	*	*	*	*	*	*
25	*	*	*	*	*	*
20	*	*	*	*	*	*
15	*	*	*	*	*	*
10	*	*	*	*	*	*
5	*	*	*	*	*	*

Histogram of u(j)

Frequency 35 28 11 19 15 11

Each * equals 4 points

```

36      *
32      *
28      *  *
24      *  *
20      *  *      *
16      *  *      *  *
12      *  *  *  *  *  *
8        *  *  *  *  *  *
4        *  *  *  *  *  *

```

Mark-recapture population and density estimation program

Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Population estimation for capture-recapture model M(tb).

See model M(tb) of Burnham (in prep.).

	Parameter Estimate	Standard Error	Coefficient Of Variation	95 Percent Confidence Interval	
	-----	-----	-----	-----	-----
p(1)	0.1716	0.108	0.631	0.0445	0.4797
p(2)	0.1515	0.120	0.790	0.0280	0.5254
p(3)	0.0964	0.095	0.989	0.0123	0.4769
p(4)	0.1479	0.145	0.977	0.0180	0.6216
p(5)	0.1327	0.145	1.094	0.0128	0.6442
p(6)	0.1094	0.133	1.217	0.0084	0.6415
Theta	1.8058	0.909	0.504	0.7113	4.5846
Nhat	204	124.42	0.610	129	811

Sampling correlations of parameter estimates:

1 2 3 4 5 6 7 8

```

1 1.0000 0.9473 0.9451 0.9532 0.9539 0.9532 -0.9555 -0.9697
2 0.9473 1.0000 0.9542 0.9621 0.9633 0.9630 -0.9682 -0.9768
3 0.9451 0.9542 1.0000 0.9617 0.9633 0.9635 -0.9712 -0.9746
4 0.9532 0.9621 0.9617 1.0000 0.9711 0.9712 -0.9786 -0.9829
5 0.9539 0.9633 0.9633 0.9711 1.0000 0.9730 -0.9815 -0.9836
6 0.9532 0.9630 0.9635 0.9712 0.9730 1.0000 -0.9830 -0.9830
7 -0.9555 -0.9682 -0.9712 -0.9786 -0.9815 -0.9830 1.0000 0.9853
8 -0.9697 -0.9768 -0.9746 -0.9829 -0.9836 -0.9830 0.9853 1.0000

```

Order of parameters is $p(1), \dots, p(6), \text{Theta}$, and $N\text{-hat}$.

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Goodness-of-fit test for $M(tb)$

$p(i)$ = Probability of first capture on occasion i

$c(i)$ = Probability of recapture on occasion i

$Eu(i)$ = Estimated expected value of $u(i)$

$Em(i)$ = Estimated expected value of $m(i)$

$EM(i)$ = Estimated expected value of $M(i)$

i	$p(i)$	$c(i)$	$Eu(i)$	$Em(i)$	$EM(i)$
1	0.17157	0.37676	35.00	0.00	0.00
2	0.15149	0.35167	25.60	12.31	35.00
3	0.09636	0.27373	13.82	16.59	60.60
4	0.14792	0.34705	19.17	25.83	74.42
5	0.13265	0.32673	14.65	30.58	93.59
6	0.10939	0.29365	10.48	31.78	108.23

Cell i	Observed Values	Expected Values	Chi-square Value
2	9	12.3	0.889
3	21	16.6	1.173
4	26	25.8	0.001
5	30	30.6	0.011
6	31	31.8	0.019
1	35	35.0	0.000
2	28	25.6	0.225
3	11	13.8	0.575
4	19	19.2	0.001
5	15	14.6	0.009
6	11	10.5	0.026

Chi-square is 2.9291 with 3 d.f. and probability level of 0.4027.

The program has limited capability for pooling. The user should judge the necessity for pooling and, if necessary, do pooling by hand.

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Population estimate under time variation in capture probability.
See model $M(t)$ of Chao (1989).

Number of trapping occasions was 6
Number of animals captured, $M(t+1)$, was 119
Total number of captures, n ., was 236

Frequencies of capture, $f(i)$
 $i=$ 1 2 3 4 5 6
 $f(i)=$ 50 34 24 9 2 0
 $z(i)=$ 8 4 7 7 13 11

$p\text{-hat}(j) =$ 0.24 0.25 0.22 0.30 0.30 0.28

Bias-corrected population estimate is 148 with standard error 10.9932
Approximate 95 percent confidence interval 134 to 178

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Population estimate under individual heterogeneity in capture probabilities.
See model $M(h)$ of Chao (1988).

Number of trapping occasions was 6
Number of animals captured, $M(t+1)$, was 119
Total number of captures, n ., was 236

Frequencies of capture, $f(i)$
 $i=$ 1 2 3 4 5 6
 $f(i)=$ 50 34 24 9 2 0

Average probability of capture = 0.2521

Population estimate is 156 with standard error 13.5886
Approximate 95 percent confidence interval 138 to 193

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

Population estimation with variable probability removal estimator.
See Pollock and Otto Biometrics 1983 for details.

Occasion $j=$ 1 2 3 4 5 6
Total caught $M(j)=$ 0 35 63 74 93 108 119
Newly caught $u(j)=$ 35 28 11 19 15 11

Population estimate is 174 with standard error 18.1659
Approximate 95 percent confidence interval 149 to 222

Histogram of $u(j)$

Frequency 35 28 11 19 15 11

Each * equals 4 points

36	*					
32	*					
28	*	*				
24	*	*				
20	*	*		*		
16	*	*		*	*	
12	*	*	*	*	*	*
8	*	*	*	*	*	*
4	*	*	*	*	*	*

Mark-recapture population and density estimation program
Version of 16 May 1994 17.4.2025, 18:55:54

S U C C E S S F U L E X E C U T I O N