

## JOLLY の確率モデルにより標識放流結果を 解析する計算機プログラム

加 藤 史 彦

JOLLY (1965) と SEBER (1965) は独立に、現在では最良と考えられる標識放流・再捕結果の解析モデルを導き出し、一般に JOLLY-SEBER 法と呼ばれている。この方法は開放個体群、すなわち死亡・出生・移入・移出のある個体群に適用でき、個体数をはじめ様々のパラメーターの推定を行なうことができる。従つて、陸上動物および昆虫の個体群研究の分野では広く利用されてきたが、近年では河川・湖沼・海洋における魚類個体群の研究分野に応用された例もみられる (PARKER, 1968), (BERST and SPANGLER, 1970), (加藤・山田, 1975)。しかし、これらの計算は電子計算機ないし卓上プログラム計算機のプログラムなしには困難であり、既に WHITE (1971, a, b) は IBM 1130 コンピューター用プログラムを Fortran IV を用いて作成している。このプログラムは標識各個体の放流・再捕記録の記憶から始まり、各放流グループ毎の再捕状況の集計を行ない、最終的には任意の時空間のデータを解析する非常に応用性の広いものである。一方、コンピューターに多大の記憶容量を必要とするため、手軽に利用できる利便性に欠ける。京都大学農学部昆虫学研究室では、オリベツテイ・プログラマ101計算機用のプログラムを作成しているが、機械の記憶容量の制限から、計算の途中結果を何回も入力しながら最終結果を得ねばならない不便さがある。

そこで、筆者は手軽に利用できるヒューレット・パッカード9825Aカリキュレータを用いて、JOLLY-SEBER 法による解析用プログラムを作成したので概略を紹介する。ここで使用した言語はこのカリキュレータ用に開発された HPL (Hewlett-Packard Language) で、Basic と Fortran を基本にした言語である。プログラムの最

大の弱点は計算機のメモリーの制約から、サンプリング・シリーズ数 (s) が最大 16 に制限されることである。なお、本文では計算式はすべて省略してあるが、JOLLY (1965), SEBER (1973), 伊藤・村井 (1977) を参照されたい。また、文中に用いた記号は伊藤・村井 (1977) 同様 SEBER (1973) の定義に従いがい、出力テーブル中でも極力それに類似させることにした。

### A. 計算機システムと演算精度

|                        |   |
|------------------------|---|
| 計算機本体                  | Hewlett-Packard Personal Computer   |
|                        | 9825A 基本ユニット  |
|                        | 6844 バイトユーザーメモリー  |
|                        | —   |
| 周辺機器                   | 9866B 熱ペン式ラインプリンター  |
| Read Only Memory Block | 98212A I/O 制御ブロック<br>98210 アドヴァンス・プログラミングブロック                                 |
| 精 度                    | 有効数字12桁<br>演算レンジ $10^{-99} \sim 10^{99}$<br>内部演算レンジ $10^{-511} \sim 10^{511}$ |

### B. プログラムの概要

プログラムは RWM (Read Write Memory) 容量の制約により 2 つにわけられているが、実行中に自動的にリンクされる。データはあらかじめ各放流回ごとの再捕尾数の系列、すなわち  $m_{hi}$  (記号の説明は一括して出力様式の項で後述する) の形に整理されている必要がある。初めにデータの読み込みと記憶を行ないながら  $m_{hi}$  等を trellis table の形で打出す。次に  $C_{hi}$  を計算しこれも trellis table の形で打出す。次いで様々なパラメーターの推定値を計算し、まず  $\hat{N}_i$  の数列のみを打出す。推定した個体数の分散の計

算には初期の個体数 ( $N_1$ ) を必要とするので、ここで得られた  $\hat{N}_i$  の系列から類推するか、 $\hat{N}_2$  の値を代用するかして、 $N_1$  の仮定値 ( $\hat{N}_1$ ) を入力すると種々のパラメーターの分散の計算が行なわれ最終結果が出力される。出力は  $\hat{N}_i$  の数列のみ計算機の内蔵プリンターに行なわれるが、他の3表はすべて9866B ラインプリンターに行なわれる。

**C. 入力様式と操作方法**

入力 format はすべて integer 形式で、キーボ

ードにより入力する。ラインプリンターの打出し中の制約から入力データ  $n_i, R_i, m_{hi}$  はそれぞれ 6, 6, 4 桁以内でなくてはならない。また、s は最大16である。操作方法は1表のとおりである。

**D. 出力様式**

出力様式はEの項の見本の様にほとんど JOLLY (1965) と同じであるが、記号のつけ方は SEBER (1973) に準じている。出力表中の記号の説明を以下に行なう。( ) 内は前者が SEBER

**第1表 操作方法**  
**Table 1. Method of instructions**

| ステップ | ディスプレイ                            | 操 作   |
|------|-----------------------------------|---|
| 1    |                                   | プログラムの入ったカートリッジを挿入する  |
| 2    |                                   | トラック番号の指定及びプログラムのロード：<br>trk 0; ldf 10 EXECUTE              |
| 3    |                                   | 実行する：RUN  |
| 4    |                                   | (表のタイトル等が9866B ラインプリンターに印刷される)                              |
| 5    | Number of samples<br>? [s max=16] | s をキー・イン： 13 CONTINUE                                       |
| 6    | A [1, 1] ?                        | $n_1$ をキー・イン： 54 CONTINUE                                   |
|      | A [1, 2] ?                        | $R_1$ をキー・イン： 54 CONTINUE ( $n_1, R_1$ が印刷される)              |
|      | A [2, 1] ?                        | $n_2$ をキー・イン： 146 CONTINUE                                  |
|      | A [2, 2] ?                        | $R_2$ をキー・イン： 143 CONTINUE                                  |
|      | A [2, 3] ?                        | $m_{1,2}$ をキー・イン： 10 CONTINUE ( $n_2, R_2, m_{1,2}$ が印刷される) |
|      | A [I, J] ?                        | $m_{j-1,i}$ をキー・イン： $m_{j-1,i}$ CONTINUE                    |
|      | A [s, s+1] ?                      | $m_{s-1,s}$ をキー・イン： $m_{s-1,s}$ CONTINUE<br>(入力したデータが印刷される) |
| 7    |                                   | ( $Chi$ の表が印刷される)   |
| 8    |                                   | (第2プログラムが自動的にロードされる)  |
| 9    |                                   | ( $\hat{N}_i$ が計算機の内蔵プリンターに印刷される)                           |
| 10   | Approximated<br>value for N1      | $\hat{N}_1$ をキー・イン： 500 CONTINUE                            |
| 11   |                                   | (結果表が印刷される)   |

(1973) の、後者が JOLLY (1965) の定義を示し、1 個しか表示のない時は両者が一致していることを示す。

$i, h$  = サンプリングの時点を示す.  $(i, h), (i, j)$

$N_i$  =  $i$  時点のサンプルの捕獲数.  $(n_i)$

$R_i$  =  $i$  での標識個体数.  $(R_i), (s_i)$

$m_{hi}$  = 時点  $h$  で最後に捕獲・放流され、時点  $i$  でまた捕獲された数  $1 \leq h \leq i-1$  ( $m_{hi}$ )  
( $n_{ji}$ )

$m_i$  =  $i$  時点のサンプル中のマーク個体数.  
( $m_i$ )

$r_h$  =  $\sum_{i=h+1}^s m_{hi}$  = 時点  $h$  で放流され  $h$  以後の  
時点で再捕された合計数.  $(r_h), (R_i)$

$chi$  =  $\sum_{k=1}^h m_{ki}$  ( $1 \leq h \leq i-1$ ) =  $i$  における再捕  
数のうち  $h$  またはそれ以前に放流され  
たもの.  $(C_{hi}), (a_{ij})$

$z_i$  = 時点  $i$  以前に標識放流され、 $i$  では捕え  
られず  $i$  以降に再捕された合計個体数.  
この行の数字は  $z_2$  から始まる.  
( $z_i$ ), ( $Z_i$ )

$N_i$  = 時点  $i$  でのサンプリング直前の総個体  
数の推定値. ( $\hat{N}_i$ )

$p_i$  = 標識個体率 ( $M_i/N_i$ ) の推定値. ( $\hat{\rho}_i$ ), ( $\hat{\alpha}_i$ )

$M_i$  =  $i$  時点での サンプリング 直前の標識個  
体数の推定値. ( $\hat{M}_i$ )

$f_i$  = 時点  $i$  から  $(i+1)$  にかけてこの生存率  
の推定値. ( $\hat{\phi}_i$ )

$B_i$  = 時点  $i$  から  $(i+1)$  の間に出生・移入に  
より加入し、時点  $(i+1)$  で生存してい  
た個体数の推定値. ( $\hat{B}_i$ )

$s[ ] = [ ]$  内のパラメーターの標本標準  
偏差を示す.

$s[N_i] = (\hat{\sigma}[\hat{N}_i]), (\{V(\hat{N}_i)\}^{1/2})$

$s[f_i] = (\hat{\sigma}[\hat{\phi}_i]), (\{V(\hat{\phi}_i)\}^{1/2})$

$s[B_i] = (\hat{\sigma}[\hat{B}_i]), (\{V(\hat{B}_i)\}^{1/2})$

$s[N_i/N_i] = (\hat{\sigma}[\hat{N}_i|N_i]), (\{V(\hat{N}_i|N_i)\}^{1/2})$

### E. 例題の出力結果

ハナカメムシの 1 種 *Blepharidopterus angula-*  
*tus* の再捕データ (JOLLY, 1965 の Table 2) の計算  
結果を以下に示す. 標準偏差の推定値等に JOLLY  
の計算結果と 1 部分小さな違いを生じたのは、  
本プログラムは有効数字 12 桁で演算しているの  
に対し、JOLLY はそれより低い桁数で四捨五入  
する計算を積み重ねた結果によるものであろう。



F. プログラムリストとフロー・チャート

プログラムリスト

```

0: "The Jolly's analysis for capture-recapture data -1 Input data":
1: dia AC(18,18),Y,B#(4,40),C#(4)
2: ent "Number of samples ? [s max=16]",T
3: "Tagging experiment data"=B#(1)
4: " " =C#
5: fat 5/,c50,3/
6: wrt 6,B#(1)
7: fat " i ni Ri mbi "z
8: wrt 6
9: for I=1 to T-3
10: fat c4z
11: wrt 6,C#
12: next I
13: fat 2x,"ni"
14: wrt 6
15: fat 15x,"h=1"z
16: wrt 6
17: for J=2 to T-1
18: fat f4,0z
19: wrt 6,J
20: next J
21: ent AC(I,1);ent AC(I,2)
22: fat 2/, " 1",2f6,0
23: wrt 6,AC(I,1);AC(I,2)
24: for I=2 to T
25: fat f2,0z
26: wrt 6,I
27: for J=1 to 2
28: ent AC(I,J)
29: fat f6,0z
30: wrt 6,AC(I,J)
31: next J
32: for J=3 to I+1
33: ent AC(I,J)
34: fat f4,0z
35: wrt 6,AC(I,J)
36: AC(I,18)+AC(I,J)+AC(I,18)
37: next J
38: for J=I+2 to T+1
39: fat c4z
40: wrt 6,C#
41: next J
42: fat f6,0,
43: wrt 6,AC(I,18)
44: next I
45: for J=1 to 18
46: for I=1 to T
47: AC(17,J)+AC(I,J)+AC(17,J)
48: next I
49: next J
50: fat 4/, "r1",2f6,0z
51: wrt 6,AC(17,1);AC(17,2)
52: for J=3 to T+1
53: fat f4,0z
54: wrt 6,AC(17,J)
55: next J
56: fat f6,0,5/
57: wrt 6,AC(17,18)
58: "Values of chi"=B#(1)
59: fat c40,3/
60: wrt 6,B#(1)
61: fat 13x,"i h=1"z
62: wrt 6
63: for J=2 to T-1
64: fat f4,0z
65: wrt 6,J
66: next J
67: for I=2 to T
68: fat 4/,f14,0z
69: wrt 6,I
70: 0z
71: for J=3 to I+1
72: 2*AC(I,J)+AC(I,J)+2
73: fat f4,0z
74: wrt 6,J
75: next J
76: next I
77: fat 2/,10x,"zi+1"z
78: wrt 6
79: for J=3 to T+1
80: for I=2 to T
81: AC(18,J)+AC(I,J)+AC(18,J)
82: next I
83: AC(18,J)-AC(J-1,J)+AC(18,J)
84: fat f4,0z
85: wrt 6,AC(18,J)
86: next J
87: for I=1 to 16
88: AC(I,18)+AC(I,3)
89: next I
90: fat /
91: wrt 6
92: for J=3 to 17
93: AC(17,J)+AC(J-2,4)
94: AC(18,J)+AC(J-1,5)
95: next J
96: for I=1 to 17
97: for J=6 to 18
98: 0+AC(I,J)
99: next J
100: next I

101: "The Jolly's analysis for capture-recapture data -3 Calculation":
102: sfg 14
103: AC(T,3)/AC(T,1)+AC(T,6)
104: 0+AC(1,7)
105: for I=2 to T-1
106: AC(1,3)/AC(I,1)+AC(I,6)
107: AC(1,2)+AC(I,5)/AC(1,4)+AC(I,3)+AC(I,7)
108: AC(1,7)/AC(1,6)+AC(I,8)
109: next I
110: AC(2,7)/(AC(1,7)-AC(1,3)+AC(1,2))+AC(1,9)
111: for I=2 to T-2
112: AC(I+1,7)/(AC(I,7)-AC(I,3)+AC(I,2))+AC(I,9)
113: AC(I+1,8)-AC(I,9)/(AC(I,8)-AC(I,1)+AC(I,2))+AC(I,10)
114: next I
115: (AC(2,7)-AC(2,3))/(AC(2,7)-AC(2,3)+AC(2,2))+1/AC(2,4)-1/AC(2,2)+AC(2,7)/12+AC(1,13)
116: AC(1,12)+AC(1,7)-AC(1,3)/(1/AC(1,4)-1/AC(1,2))+AC(1,7)-AC(1,3)+AC(1,2)+AC(1,12)
117: AC(1,12)+0-AC(1,9)/(AC(2,7)+AC(1,12))
118: AC(1,12)+AC(1,9)/12+AC(1,12)
119: for I=2 to T-2

```

```

120: AC1,7J-AC1,3J>H
121: A+AC1,2J>B
122: AC1+1,7J-AC1+1,3J>C
123: C+AC1+1,2J>D
124: 1/AC1+1,4J-1/AC1,2J>E
125: 1/AC1+1,4J-1/AC1+1,2J>F
126: AC1,9J12<CDE/AC1+1,7J12+AE/B+(1-AC1,9J)/AC1+1,7J>+AC1,12J
127: AC1,8J<AC1,8J-AC1,1J><BE/AC1,7J+(1-AC1,6J)/AC1,3J>+AC1,14J
128: AC1,10J12CDE/AC1+1,7J12+AE/B*(AC1,9JAC1,2J)<1-AC1,6J>/AC1,6J12>+G
129: G+AC1+1,8J-AC1,7J><AC1+1,8J-AC1,10J><1-AC1,6J><1-AC1,9J>/B+G
130: G+AC1+1,8J<AC1+1,8J-AC1+1,1J><1-AC1+1,6J>/AC1+1,3J>+G
131: G+AC1,9J12AC1,8J<AC1,8J-AC1,1J><1-AC1,6J>/AC1,3J>+AC1,13J
132: next I
133: <ACT-1,7J-ACT-1,3J+ACT-1,2J><1/ACT-1,4J-1/ACT-1,2J>/ACT-1,7J>+G
134: ACT-1,8J<ACT-1,8J-ACT-1,1J><G+(1-ACT-1,6J)/ACT-1,3J>+ACT-1,14J
135: trk 0
136: lbr 11
*8580

```

```

0: "The Jolly's analysis for capture-recapture data => Result":
1: s1= 14
2: dim AC(6,0:15),B(10)
3: prt " HI"
4: for I=1 to T
5: prt AC(I,8)
6: next I
7: prt "Approximated value for N1?":A(1,0)
8: "Parameters estimated by the Jolly method">B(1,1)
9: "approximated value for N1=">B(1,2)
10: "1 P) Mi Ni f1">B(1,3)
11: "B1 s(N1) s(f1) s(B1) s(N1./N1)">B(1,4)
12: fat 5/c50
13: wrt 6,B(1,1)
14: fat c40,f7,0,3/
15: wrt 6,B(1,2),A
16: fat c34,c46,/
17: wrt 6,B(1,3),B(1,4)
18: AC2,8J-AC1,9J<AC1,8J-AC1,1J+AC1,2J>+AC2,1J
19: AC2,8J-AC2,1J-AC2,0J
20: for I=3 to T
21: AC I-1,10J+AC I,1-1J
22: next I
23: for I=3 to T-1
24: 0>G
25: for J=0 to I-2
26: NC I-1,J<AC I,8J-AC I-1,10J>/AC I-1,8J+AC I,JJ
27: G+NC I,JJ12/NC J+1,JJ+G
28: next J
29: AC I,14J+AC I,8J-G-NC I,1-1J+AC I,11J
30: next I
31: AC2,14J+AC2,8J-AC2,0J12/NC1,8J-AC2,1J+AC2,11J
32: for I=1 to T
33: for J=11 to 14
34: AC I,JJ+AC I,JJ
35: next J
36: next I
37: "-">A#
38: fat "1",c7,f9,2,c10,f6,3,c10,c10+f6,3,c10,c10
39: wrt 6,A#,AC1,7J,A#,AC1,9J,A#,A#,AC1,12J,A#,A#
40: for I=2 to T-2
41: for J=1 to 9
42: AC I,J+5J+J
43: next J
44: fat f2,0,f7,4,f9,2,f10,1,f6,3,f10,1,f10,1,f6,3,f10,1,f10,1
45: wrt 6,I,r1,r2,r3,r4,r5,r6,r7,r8,r9
46: next I
47: T-1>I
48: fat f2,0,f7,4,f9,2,f10,1,c6,c10,f10,1,c6,c10,f10,1
49: wrt 6,I,AC I,8J,AC I,7J,AC I,8J,A#,A#,AC I,11J,A#,A#,AC I,14J
50: fat f2,0,f7,4,c9,c10,c6,c10,c10,c6,c10,c10
51: wrt 6,T,AC I,6J,A#,A#,A#,A#,A#,A#,A#,A#
52: end
*18747

```



引用文献

- RERST, A. H. and G. R. SPANGLER. (1970). Population dynamics of  $F_1$  splake (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*) in Lake Huron. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **27**(6): 1017-1032.
- 伊藤嘉昭・村井 実 (1977) 動物生態学研究法 (上巻), 古今書院, 268 pp.
- JOLLY, G. M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, **52** (1 & 2): 225-247.
- 加藤史彦・山田悦正 (1975) 標識放流法による飯田湾のマダイ 1 才魚の資源量の推定. 日本水研研報. (26): 1-16.
- PARKER, R. R. (1968). Marine mortality schedules of pink salmon of the Bella Coola River, Central British Columbia. *J. Fish Res. Bd. Canada*, **25** (4): 757-794.
- SEBER, A. F. (1965). A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, **52** (1 & 2): 249-259.
- (1973). *The estimation of animal abundance and related parameters*. Charles Griffin & Co. Ltd., 506 pp.
- WHITE, E. G. (1971a). A versatile Fortran computer program for the capture-recapture stochastic model of G. M. Jolly. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28** (3): 443-445.
- (1971b). A computer program for the capture-recapture studies of animal populations: a Fortran listing for the stochastic model of G. M. Jolly. *New Zealand Tussock Grasslands and Mountain Lands Institute*, Spec. Publ. 8: 33 p.