

個体識別をする多回放流・再補調査における留意点

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2025-04-24 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 加藤, 史彦 メールアドレス: 所属:
URL	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2014312

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.



個体識別をする多回放流・再捕調査における留意点*

加 藤 史 彦**

I. はじめに

ここで取り上げている標識放流調査 (tagging experiment) とは、「魚体に目印 (mark) をつけたり, あるいは札 (tag) などを装着して資源中にもどしてやり, これが再捕 (recapture) あるいは発見されたときの状況から, その魚種の生態や資源の状況を推定しようとする方法」¹⁾ である。

西欧においては 16 世紀に若いサケの尾にリボンを結んで, その 6 ヶ月後の遡上を調べたのが水産生物の標識放流調査の始まりであり²⁾, 日本では 1917 年に北水試により石狩川で秋ザケが, また各地でブリの標識放流が実施されたのが最初であるといわれている³⁾。以来, 水産生物の生態や資源の研究分野では, 多くの生物を対象にさまざまな時期, 場所, 方法により調査が行われてきた。対象種の多様化とともに, 最近では新しい標識法が開発され, 放流・再捕のための調査方法にも工夫がこらされている。それに対応して, 標識放流・再捕データから母集団個体群のパラメータを推定するための理論は, 加藤⁴⁾, 北田⁵⁾ に引用されているものに加えて, その後 SEBER⁶⁾, 田中¹⁾, 久野⁷⁾ などの総説が公刊されている。

水産生物の標識放流調査のこれまでの目的は, 回遊経路の推定や母川回帰性の確認, 系統群の識別, 成長の推定並びに資源量とその変動に関わるパラメータの推定といった生物の生態や資源に関するものであった。ところが, 最近では人工種苗の生産技術の発展により, 一度に大量の種苗に標識付けして放流し, その効果を見積るための調査も多く行われている。また, 効果的な放流方法を検討する際の基礎となる, 沿岸域の環境収容力を推定したり, 新しい資源管理の方法の一つとして注目されている生態系モデルを作成する際に必要な, 系の中の主要生物の資源量の絶対値や諸パラメータを推定するためにも標識放流調査が利用されている。

標識放流の方法は大きく分けると, 1 回のみの放流と多回放流の二つがある。多回放流はさらに個体識別をする, しないの二つの場合に分かれ, 前者は「最も強力かつエレガントで」⁸⁾, 得られる情報も多い方法であるが, 現実の漁業の分野では一般に適用しにくく, これまでの調査はほとんどが 1 回放流のタイプであり⁹⁾, たとえ多回放流が行われたとしても, 解析の段階では放流後, 時間の経過とともに連続的に漁業関係者から報告された各々の放流群別の再捕データを解析するのが普通である。

ところが, 最近では放流用の活魚の入手や標識作業が簡便になったことに加えて, 上記の通りきめ細かなパラメータの必要性が増したため, 沿岸域においては多回放流・多回再捕調査も試みられるようになってきた⁸⁻¹¹⁾。しかしながら, われわれが対象とする水産生物の分野では, 陸上の動物と事情の異なる点が多く, 納得のいく結果が得られた例は少ない。そこで, 本文では水産研究の場において, 多回放流・多回再捕調査を実施する際の留意点を整理するとともに, JOLLY¹²⁾ と SEBER¹³⁾ とが独立に導きだし, 一般には Jolly-Seber 法と呼ばれている, 個体識別をする多回放流・再捕調査結果の解析理論について, 若干の紹介を行ってみたい。

II. 調査の原理と実際

標識放流調査は陸上動物の分野では一般にマーキング法と呼ばれ, その主目的は「標識動物で実験個体群をつく

* 西海区水産研究所業績第 440 号 (Contributions from the Seikai Regional Fisheries Research, Laboratory, No. 440)

** 水産庁西海区水産研究所浅海開発部第 2 研究室

り、その性質を調べることによって自然集団では推定が困難であったり、あるいは不可能であったりする個体群のいろいろなパラメータをその精度まで考慮に入れて推定すること」²⁾とされている。すなわち、生物に標識をつけて天然資源の中に返してやり、個体数などの情報の知られた部分集団を人工的に作ることであり¹⁾、そのための条件としてこれらの部分的人工集団が、天然または調べようとしている資源と同じ振舞いをする必要がある。したがって、マーキングを行う場合の第一の基本的条件はマーキングに伴う一連の処理（捕獲、手で持つこと、麻酔、鰭切り、タグ付けや色付けなど）が動物の寿命や行動に影響を及ぼさないことである。これは陸上動物のみならずすべてのマーキング法における数学的モデルの必須条件である¹⁴⁾。

これと関連する標識放流法により天然の資源尾数を推定する際のすべてに共通する大前提の一つとして、調査時において標識個体と天然個体とが等しい確率で漁獲されることがあげられる。そのためには放流の際に、標識個体が天然資源のなかに一様に混じり合うよう工夫する必要がある。

その他の標識放流に関する細かい技術について言及することはここではさし控えるが、現実には上記の条件を満たすべくさまざまな工夫が考案されており、陸上動物の分野の技術が参考になることが多いので、特に新しい技法については伊藤¹⁴⁾による解説を参照し、応用されたい。魚類については久保・吉原¹⁵⁾や鉄³⁾、JONES¹⁶⁾の総説がある。ただし、これらはやや内容が古いので、新しい標識札の種類や標識方法については待場¹⁷⁾、加藤⁴⁾などもあわせて参照されたい。

標識放流調査は放流と再捕の仕方によって1回放流・1回再捕、1回放流・多回再捕ならびに多回放流・多回再捕などがある。多回放流調査は標識の仕方によって、各放流回数を識別できる場合と、識別できない場合の2つにさらに分かれる。前者は標識回を区別する多回放流・多回再捕調査と呼ばれ、他の調査法ではせいぜい調査時点での資源尾数か、うまくいって生残率しか得られないのに対し、この方法ではその他に加入尾数がしかも時期別に推定できる利点がある。そのためには標識・放流・再捕の手順を間隔をおいてくり返し行い、つける標識を毎回変える必要があり、調査回数が多い場合や、併せて成長等の情報を得たい場合は、むしろ個体識別マークあるいは標識を採用した方が効率が良い。「標識放流および再捕は2回以上、したがって最低3回の調査を行う必要があるが、調査間隔は必ずしも一定でなくてもよい。各調査時点での捕獲個体数は任意に決めてよく、また必ずしもその全部をその都度放流する必要はない。」⁷⁾

漁業の分野では漁獲物を生かして再放流することが一般にむずかしい上に、Jolly-Seber法では調査は離散的で、サンプリングは調査の間隔に比べてごく短い時間内に行われることを仮定しているのに対し、漁獲はふつう連続的であるので、漁業による再捕データは利用できず、放流以外に再捕のためにも独自の調査を組む必要がある。このように放流および再捕作業を調査機関が行った場合には、漁業情報を利用する際に常につきまとう、再捕個体の発見や報告の不完全さに起因するパラメータ推定上の偏りから、ほぼ完璧に解放されるという大きなメリットがあることにも注目すべきである。

また、漁獲がある場にこのモデルを適用した場合には、後に述べる方法で推定したパラメータのもつ意味が違ってくる。すなわち、推定された死亡率の中には漁獲によるものが含まれており、死亡率の中味を漁獲死亡と自然死亡とに分離できないことに注意する必要がある。したがって、水産資源解析の際に必要な漁獲率は、標識放流調査によって得られた資源尾数と、その後のある期間内の漁獲尾数とを対比させることによって推定することになる。

さて、このような調査を行う際に捕獲数、標識放流数、再捕数は一体どのくらいあれば適当であるか、という疑問はよく提起される。ところが、これに対しては機械的に答えを見いだすことはできない。それは推定値の精度をどの程度まで要求するかによって答えが変わってくるからである。その上、Jolly-Seber法によるパラメータの分散公式は非常に複雑な形をしていて、いくつかのパラメータが複合されているので、簡単に標本抽出理論が適用できない。しかし、最近ではパーソナルコンピュータの性能が向上し、手軽に使うことができるので、後で述べる解析用のプログラムを用い、机上で仮想的に捕獲、放流、再捕のデータを与えて計算し、その場合の推定精度を求めることができる。したがって、このような作業を何回か繰り返すことにより、調査対象海域ならびに資源に関する予備的知識、人手や費用などの調査体制および推定値の許容される変動係数などを勘案して、調査の規模に関するおおよその目安を事前に知ることが可能である。

III. 解析理論と計算法

ここでは、久野⁷⁾にしたがって理論を整理する。Jolly-Seber 法の大前提は「抽出時、各個体は独立に、かつ標識の有無にかかわらず等しい確率で捕獲されること」⁷⁾であるが、もっとも単純な標識放流法である Petersen 法と違って、「本法では調査期間中、個体群への新規加入（出生・移入）、個体群からの消失（死亡・移出）ともにあってよく、その率が期間中変動してもかまわない。」⁷⁾ただし、調査海域から一度出てまた戻ってきた個体は、移出しなかったとみなされてしまい、こういう個体が多いと誤差を生じるので、出戻りはないと仮定されている。

「以上の条件の下で、各調査時点 (i) での総個体数 (N_i)、生存率 (ϕ_i : 時点で i での存在個体が時点 $i+1$ まで個体群に残存する確率) および加入数 (B_i : 時点 i から $i+1$ までの間に個体群に加入した個体の時点 $i+1$ における現存数) をそれぞれ次の諸式から推定することができる。

$$\hat{N}_i = \frac{\hat{M}_i n_i}{m_i} \quad (i=2, 3, \dots, T-1) \quad (1)$$

$$\hat{\phi}_i = \frac{\hat{M}_{i+1}}{\hat{M}_i - m_i + s_i} \quad (i=1, 2, \dots, T-2) \quad (2)$$

$$\hat{B}_i = \hat{N}_{i+1} - \hat{\phi}_i (\hat{N}_i - n_i + s_i) \quad (i=2, 3, \dots, T-2) \quad (3)$$

ここに、 n_i は時点 i での捕獲個体数、 m_i はそのなかの標識個体（それまでに少なくとも 1 回捕獲されたことのある個体）の数、 s_i (SEBER^{8, 17)}, 伊藤¹⁴⁾では R_i)* は n_i のうち再び放流（未標識のものには新たな標識をつけて）した個体数をそれぞれ表す。また $\hat{M}_i$ は時点 i の調査時に存在する既標識個体の総数 M_i の推定値であり、次式から計算される。

$$\hat{M}_i = \frac{z_i s_i}{r_i} + m_i \quad (4)$$

ここでの z_i (JOLLY¹²⁾では Z_i)* は、 i 時点に存在した標識個体のうち時点 i では捕獲されず時点 $i+1$ 以後の調査で捕えられた個体の数を、 r_i (JOLLY¹²⁾では R_i)* は時点 i で放流された s_i 個体のうちやはり時点 $i+1$ 以後の調査で捕えられた個体の数を表している。⁷⁾

式 (1) の $\hat{N}_i$ は、「標識個体総数 $\hat{M}_i$ が推定値であることを除けば Petersen の推定式そのものである。式 (2) の $\hat{\phi}_i$ は (時点 $i+1$ における標識個体残存数)/(時点 i の調査・放流直後の標識個体数) の形でこの間の生存率を推定している。式 (3) の $\hat{B}_i$ は時点 $i+1$ での総個体数から、時点 i の調査・放流直後の存在個体のうち時点 $i+1$ まで生存したもの数を差し引く形で加入数を求めるものである。そして、これらの計算の基礎になる各時点での標識個体数 M_i の推定に、式 (4) を用いるところが本法のいわばミソであるといえる。(4) は $z_i/(M_i - m_i) = r_i/s_i$ 、つまり、時点 i で捕獲されなかった既標識個体のうち、その後捕えられたものの比率と、時点 i で放流した個体のうちその後捕えられたものの比率は、ともに時点 i の存在個体が以後の調査で少なくとも 1 回捕獲される確率に相当するので両者相等しい、という想定から導かれたものである。ここには、その時点までの標識個体に関するデータがすべて盛り込まれており、その意味で、本法は一連の調査からの情報が個々の推定にフルに生かされるすぐれた推定法であるといえよう。⁷⁾

上の 3 パラメータの分散、 $V(\hat{N}_i)$, $V(\hat{\phi}_i)$ および $V(\hat{B}_i)$ の式は大変複雑な形をしており、ここでは記述を省略するので、JOLLY の原著¹²⁾, SEBER⁶⁾, 巖¹⁰⁾, 伊藤¹⁴⁾, 田中¹⁾などを参照されたい。また、それらが導かれる過程については久野⁷⁾に詳しい。

パラメータやその分散の具体的な計算の方法は巖¹⁸⁾, 伊藤¹⁴⁾, 久野⁷⁾などに例題入りで紹介されているのでそれらを参考にされたい。付録には伊藤¹⁴⁾に記載されている方法にしたがった N 88-日本語 BASIC (86) (MS-DOS 版) による計算プログラムを示した。このプログラムには特に制限はないが、調査の回数 (T) が非常に多くなると、記憶容量オーバーとなる可能性がある。必要なデータは調査回数 (T)、各調査時点 i での捕獲個体数 (n_i) および標識

* カッコ内は著者による注

放流尾数 (s_i), 時点 i で再捕された標識個体 (m_i) のうち, それに先立つ時点 h で最後に捕獲・放流されていた個体の数 (m_{hi} , JOLLY¹²⁾ では n_{ij}) であるが, これらはすべて 3810 行以下のデータ文で入力する。

結果はまず Table 1 に入力値の n_i と s_i および m_{hi} の i 期における合計値, すなわち Table 2 の値の横方向の合計である m_i , ならびに計算された $\hat{N}_i$ が出力される。続いて Table 2 に入力値 m_{hi} とその h 期, すなわち縦方向の合計である r_i がプリントアウトされる。さらに Table 3 に m_{hi} 値を行方向に積算した値 c_{hi} (JOLLY¹²⁾ では a_{ij}) と, その上端の値を除いた縦方向の合計値である z_i が出力されて, いったん計算が止まる。そこで分散の計算に必要な初期の個体数の仮定値 $N(1)$ として, Table 1 に示された $\hat{N}_i$ の系列から推定した値, または $\hat{N}_2$ の値そのもの (例題では 500) をキーボードより入力すると, すべてのパラメータとその分散が計算され Table 4 として出力されて完了する。

これらの表の出力様式は伊藤¹⁴⁾に準じており, 項目名の付け方はなるべく SEBER^{6,17)} に似せているが R_i , $\hat{p}_i$ (サンプルに占める標識魚の割合, いわゆる有標識率), $\hat{\phi}_i$ および分散の平方根を示す σ はそれぞれ si, pi, fi ならびに s となっている。また, Table 1 における Ni および Table 4 における i を除くすべての項目名には推定値であることを示す ^ (ハット) を付けるべきであるが, プリンタの性能上不可能であることをお断わりしておく。なお, 例題のデータは JOLLY の原著¹²⁾に載っているものであり, プログラム中の変数の使い方や, 計算式は兵庫県水産試験場の島本信夫氏による BASIC プログラムを引用した。

久野によれば $\hat{N}_i$ および $\hat{\phi}_i$ の分散についての 2 つの式に関して, 「JOLLY の原式では N_i および ϕ_i 自体の不確定性に由来する変動の項が付加されているが, これらの項を入れても手順の著しい煩雑化にひきかえ, 数値的には一般にごくわずかしき変わらず, ここでの分散の基本式自体がもともと Taylor 展開による近似解である以上, この部分だけを精密化してもさほどの意味があるとは思えないため, これらの項は削除しても実用上問題無い」⁷⁾とされているが, ここに示したプログラムは伊藤¹⁴⁾の手順にしたがって原式により 2 つの分散を推定している。そのため, Table 4 の最後の項に $s[N_i/N_i]$ として N_i 自体の不確定性に由来するパリアンスの成分 (SEBER^{6,17)} では $\hat{\sigma}[\hat{N}_i|N_i]$ と表示) を示してある。

ところで, Jolly-Seber モデルの特殊な場合として, 「期間中の加入が皆無であることがわかっているときには, この条件を入れて N_i や ϕ_i をより効率よく推定する修正法が利用できる。この場合, 時点別の個体数および生存率の推定値を求めるための一般式は次のようになる。

$$\hat{N}_i = \frac{s_i z_i'}{r_i} + n_i \quad (i=1, 2, \dots, T-1) \quad (5)$$

$$\hat{\phi}_i = \frac{\hat{N}_{i+1}}{\hat{N}_i - n_i + s_i} \quad (i=1, 2, \dots, T-2) \quad (6)$$

ここに, $z_i' = z_i + \sum_{k=i+1}^T u_k$ (u_k : k 時点で捕獲された未標識個体の数), すなわち z_i' は, 標識・未標識を問わず, i 時点では捕獲されず ($i+1$) 時点以降に捕獲された個体の総数を表している。式 (5) の妥当性は, これを $(N_i - n_i)/z_i' = s_i/r_i$ の比例式の形に書けば一目瞭然であろう。なお, 式 (6) は対応する原式 (2) の $\hat{M}_i$ を $\hat{N}_i$ に, また m_i を n_i にそれぞれ置き換えたものにはかならない。⁷⁾ これらの推定値の分散は JOLLY¹²⁾, 伊藤¹⁴⁾に, またその簡略式は久野⁷⁾に示されている。

以上の式は, 「一定の標識をつけて 1 時点で放した個体群の生存曲線を追跡調査する場合などにも適用できる。ただし, この場合には放流後はじめて捕獲された標識個体を ‘未標識個体’, そのうち後日再捕された個体を ‘標識個体’ として扱うことになる。⁷⁾ したがって, 水産に関する研究の場では, 人工種苗に標識をつけて放流し, その後の生残過程を調査する場合などにこの方法を応用できる。

IV. 実施例の検討

わが国において, 海産魚類の標識放流調査結果に Jolly-Seber モデルが適用された最初の例は, 1972 年 7 月から 11 月に日本海の能登半島にある飯田湾において行われたマダイ 1 歳魚の標識放流実験⁸⁾である。この調査と解析結果に関する検討は田中¹¹⁾によってなされているので, ここではその後に海洋で行われた多回放流・多回再捕調

表 1 志々伎湾におけるマダイの日別放流数および再捕数⁹⁾

調査 月日	次数 i	捕獲数 n_i	放流数 s_i	放 流 日 別 再 捕 数 m_{hi}											再捕数 m_i
				$h=1$	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
7. 20	1	—	1277	—											—
22	2	1901	1827	14											14
23	3	1401	1359	14	37										51
24	4	2053	1441	20	19	29									68
25	5	1936	1321	18	50	50	9								127
26	6	1314	1189	13	17	80	53	50							213
31	7	577	133	9	17	13	14	27	13						93
8. 3	8	1022	235	19	4	4	3	10	8	0					48
7	9	1382	278	4	4	13	42	5	13	3	1				85
11	10	599	189	1	11	0	5	2	3	0	2	0			24
20	11	753	192	0	1	1	4	1	0	1	0	5	0		13
30	12	445	—	3	1	0	1	3	0	0	0	1	0	5	14
合 計		13383	9441	115	161	190	131	98	37	4	3	6	0	5	750

査をいくつか紹介するとともに、その結果に含まれている問題点を探ってみたい。

1. 志々伎湾におけるマダイ当歳魚の標識放流

木曾・松宮⁹⁾は長崎県平戸島志々伎湾の湾奥から中央部にかけての約 3 km² の海域において、1977 年 7 月 22 日から 8 月 30 日までの延べ 11 日間に 96 回の吾智網操業を行った。そして漁獲されたマダイ当歳魚のうち活度のよいものを選び、墨汁 (Indian ink) を着色剤として混ぜた液状ゴム (Liquid latex) を、日毎に魚体の異なった部位に皮下注射する方法、または番号入りの Tag-pin を装着する方法により放流日を区別した多回放流・多回再捕調査を実施し表 1 のような結果を得た。これをもとに Jolly-Seber 法により推定した各パラメータは表 2 に示すとおりであり、資源尾数や加入 (逸散) 尾数は近接した放流日間でバラツキが大きく、また生残率が 1 を越えるなど納得のいかない非現実的な結果となった⁹⁾。

このような結果を生じた原因として、各放流日別の採集定点数再捕数を詳細に観察すると、再捕率は放流群によって大きく変動することから、標識魚が集団をなして行動したため非標識魚と一緒に混ざらず、各個体は抽出時に標識の有無にかかわらずに等しい確率で捕獲されるという標識放流調査の大前提が満たされなかったものと推定されている⁹⁾。

この湾では他に用意した魚の標識放流調査結果から、操業面積と採集尾数との関係も考慮しつつ、この時期のマダイの総個体数は約 14 万尾であると推定されている。そこで表 2 においてこの値と著しくかけ離れている場合を検討してみると、第 3 回目の調査のようにその時の放流魚のその後の再捕率が異常に高いために $\hat{M}_i$ が、したがって $\hat{N}_i$ が小さくなる例、あるいはその全く逆の例の第 8 回目の調査、または第 6, 7 回目の調査のように、その時点での標識魚の再捕数 (m_i) が全般的に少ないために $\hat{N}_i$ が小さくなる例が見受けられ、いずれにしても標識魚の捕獲のされ易さの程度が大きな問題であることが示されている。

木曾・松宮はこのような場合の対応策として、標

表 2 Jolly-Seber 法による推定値⁹⁾

次数	標識率	標 識 個体数	総個体数	生残率	加入数
i	$\hat{\rho}_i$	$\hat{M}_i$	$\hat{N}_i$	$\hat{\phi}_i$	$\hat{B}_i$
1	—	0	—	—	—
2	0.0074	1, 160	156, 770	0.525	—39, 403
3	0.0364	1, 560	42, 863	1.301	57, 009
4	0.0331	3, 731	112, 719	0.915	—31, 395
5	0.0656	4, 670	71, 183	1.253	—43, 098
6	0.1621	7, 347	45, 324	0.674	4, 353
7	0.1612	5, 613	34, 817	1.699	145, 956
8	0.0470	9, 605	204, 355	0.198	—8, 789
9	0.0615	1, 938	31, 517	—	—
10	0.0401	—	—	—	—
11	0.0173	359	20, 728	—	—
12	0.0315	—	—	—	—

表 3 友ヶ島水道におけるマダイの日別放流数および再捕数¹⁰⁾

調査 月日	次数 i	捕獲数 n_i	放流数 s_i	放流日別再捕数 m_{hi}																	再捕数 m_i
				$h=1$	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
9. 6	1	94	68	—																	—
9. 9	2	185	88	0																	0
10. 10	3	245	123	0	0																0
11. 11	4	218	118	0	0	0															0
12. 12	5	382	181	0	2	1	1														4
13. 13	6	380	205	0	0	0	0	1													1
17. 17	7	400	209	0	0	0	0	5	0												5
18. 18	8	247	152	0	0	0	2	0	2	3											7
20. 20	9	427	352	0	0	0	0	3	2	2	2										9
24. 24	10	400	314	0	0	1	0	0	1	1	3	4									10
25. 25	11	429	345	0	0	0	0	0	0	1	0	5	1								7
26. 26	12	240	207	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0							5
27. 27	13	235	190	0	1	0	0	0	2	1	0	3	1	0	3						11
30. 30	14	314	208	0	0	0	0	0	0	0	2	5	0	4	4	7					22
10. 1	15	149	105	0	0	0	0	0	0	1	5	7	0	1	1	0	2				17
2. 2	16	293	209	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0				5
3. 3	17	380	138	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	5	14	1	3	1	0		28
4. 4	18	337	—	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	2	2	0	0	2	1	11
合 計		5355	3212	0	3	2	3	10	7	12	14	32	5	11	24	10	5	1	2	1	142

識魚が集団をつくらないう一点に放流せず、広範囲に放流したり、採集点を定点化せず、かつ調査回数を増やし、確率的な抽出を行うなどの工夫することが重要である⁹⁾と指摘している。海洋では一つの漁具で操業できる範囲は限られるので、種々の漁法を組み合わせた再捕体制をとるのも一つの方法であろう。

2. 友ヶ島水道におけるマダイ当歳魚の標識放流

島本・中村¹⁰⁾は兵庫県洲本市由良地先の海域において、1985年9月6日から10月4日までの延べ18日間に小型底曳網による操業を行い、採集されたマダイ当歳魚のうち活力の良好なものに、スパゲティ型標識を装着して放流した。標識は200本一組を同一番号とし、放流日を識別できるようにしたため得られた再捕データ(表3)にはJolly-Seberモデルが適用できる。しかしながら、合計で5,355尾のマダイを捕獲し、3,212尾を放流したにもかかわらず142尾しか再捕が得られず、したがって m_{hi} の系列の中に0が頻繁にでてきたため、有効な推定値が得られなかった。

表 4 大原地先海域におけるイセエビの期別放流数および再捕数¹¹⁾

調 査 月 旬	次 数 i	捕獲数 n_i	放流数 s_i	放流期別再捕数 m_{hi}							再捕数 m_i
				$h=1$	2	3	4	5	6	7	
8. 下	1	477	471	—							—
9. 上・中	2	514	427	27							27
9. 下	3	146	143	4	1						5
10. 上	4	299	292	3	1	8					12
10. 中	5	443	440	0	0	2	6				8
10. 下	6	338	338	0	0	1	1	9			11
11. 上	7	62	62	0	0	0	0	2	13		15
11. 中・下	8	94	94	0	0	0	0	0	4	8	12
合 計		2288	2267	34	2	11	7	11	17	8	90

この調査海域の大きな特徴は解放的であることであろう。それは飯田湾や志々伎湾における総放流尾数に対する総再捕尾数の比、すなわち再捕率がそれぞれ 0.111 および 0.079 であるのに対し、この海域では 0.044 でかなり低いことにも反映されている。したがって、このような海域では再捕尾数をもっと多くする努力が必要であろう。そのためには放流数を多くする必要がある、必然的に捕獲作業の規模の拡大が要求される。

3. 大原地先海域における若齢イセエビの標識放流

石田・田中¹¹⁾は千葉県大原地先の海域において、1975 年 8 月 20 日から 11 月 21 日の間にエビ刺網で漁獲された若齢イセエビの第 2 触角の一方に楕円形のプラスチック板を、エナメル線で巻きつける方法により標識し、繰り返して放流した結果、表 4 のような再捕データを得た。

この結果を Jolly-Seber 法により解析したところ、推定された資源尾数 $\hat{N}_3 \sim \hat{N}_5$ はその後のイセエビの漁獲尾数と比較すると、かなり小さく見積られていると考えられた¹¹⁾。その原因として放流イセエビの再捕数が、放流後第 2 旬で急激に減少し、特に、約 1 カ月経過すると皆無に等しくなることがあげられる。これはイセエビの 1 回の脱皮により標識が脱落してしまうためと考えられる。Jolly-Seber 法では標識の脱落があっても、それが各放流群で等しい確率で起これば正しい推定値が得られるが、イセエビのように不連続で不定期に起こる場合は、対応策として脱皮しても脱落しない標識方法を開発する必要がある。

これとは逆に、資源尾数 $\hat{N}_2$ の値は大きすぎるきらいがあり、それは第 2 回目の放流群のみに起こった特別の行動や、放流後の大量斃死などにより、その群の再捕数が少なかったためであると考えられる。

V. ま と め

動物の個体数とその変動に関与するパラメータを推定する目的で現在行われている標識放流調査の中で、個体識別をする多回放流・多回再捕調査は最も強力で得られる情報も多いので、近年では海洋生物を対象とした応用例も見られるようになったが、海産生物の分野では陸上の動物と事情の異なる点が多く、満足のいく結果が得られなかったことが多い。そこで、多回放流・多回再捕調査の正しい理解を目的として、その解析理論である Jolly-Seber 法の若干の解説を行うとともに、調査の今後の発展のために実施上の留意点を以下のとおり整理した。

1. Jolly-Seber 法の大前提は「抽出時、各個体は独立に、かつ標識の有無にかかわらず等しい確率で捕獲されること」⁷⁾であり、この条件に極力近付くよう調査をデザインするのが最大のポイントである。

2. Jolly-Seber 法の特徴は、各時点での標識個体数を既知のものとせず、ある時点で捕獲されなかった既標識個体のうち、その後捕えられたものの比率と、その時点で放流した個体のうち、その後に捕えられたものの比率は相等しい、という想定から導くところにある。

3. 漁業の分野では漁獲物を生かして再放流することが一般にむずかしい上に、Jolly-Seber 法では調査は離散的で、サンプリングはごく短い時間内に行われることを仮定しているが、漁獲はふつう連続的であるので、漁業による再捕データは利用できず、放流以外に再捕のためにも独自の調査を組む必要がある。

4. 多回放流・多回再捕調査を行う際の適切な捕獲数、標識放流数、再捕数は機械的には決められない。しかし、ここに示したパソコン用の解析プログラムを用いれば、机上で仮想的に捕獲、放流、再捕のデータを与えて計算し、その場合の推定精度を求めることができるので、このような作業を何回か繰り返すことにより、調査対象海域ならびに資源に関する予備的知識、調査体制および推定値の許容される変動係数などを勘案して、調査の規模に関するおおよその目安を事前に知ることが可能である。

5. Jolly-Seber モデルの特殊な場合として、「期間中の加入が皆無であることがわかっているときには、この条件を入れて個体数や生存率をより効率よく推定する修正法が利用できる。」⁷⁾この方法は人工種苗に標識をつけて放流し、その後の生残過程を調査する場合などに応用できる。「ただし、その際には放流後はじめて捕獲された標識個体を「未標識個体」、そのうち後日再捕された個体を「標識個体」として扱うことになる。」⁷⁾

6. 志々伎湾におけるマダイ当歳魚、友ヶ島水道におけるマダイ当歳魚、大原地先海域における若齢イセエビの多回放流・多回再捕調査事例を検討したところ、精度のよい推定ができなかった原因として、標識魚と非標識魚が一樣に混ざらなかったため、両者の捕獲確率が等しいという前提が満たされなかった、放流数や再捕のための努力

量が小さかったため、適当な再捕尾数が得られなかった、脱皮による標識の脱落のためある期間以後の再捕が得られなかった、などの問題点が摘出された。

終わりにあたり本文を書くきっかけをつくって下さった日本栽培漁業協会須田 明、北田修一両氏、ならびに原著から多くの引用をさせていただいた京都大学久野英二氏に厚くお礼申し上げる。

文 献

- 1) 田中昌一 (1985) 水産資源学総論. 恒星社厚生閣 (東京): 381 pp.
- 2) 能勢幸雄 (1971) 標識放流解析の理論. 標識放流による資源解析に関するシンポジウム議事録. 西海区水産研究所: 1-12.
- 3) 鉄 健司 (1963) 日本の水産資源研究における標識放流調査について. 日水誌, 29(5): 482-496.
- 4) 加藤史彦 (1981) 魚類の標識放流調査の理論と実際および問題点. 個体群生態学会会報, (34): 11-20.
- 5) 北田修一 (1985) 標識放流再捕データからパラメータを推定する方法, その理論と応用の留意点——1回放流連続再捕の場合——. 日本栽培漁業協会研究資料, (28): 20 pp.
- 6) SEBER, G. A. F. (1982) The estimation of animal abundance and related parameters (second edition). Charles Griffin, London: 654 pp.
- 7) 久野英二 (1986) 動物の個体群動態研究法 I ——個体数推定法——. 共立出版 (東京): 114 pp.
- 8) 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. 日水研報告, (26): 1-16.
- 9) 木曾克裕・松宮義晴 (1980) 平戸島志々伎湾における資源量推定のためのマダイ当歳魚の標識放流. 西水研報告, (54): 307-314.
- 10) 島本信夫・中村行延 (1986) 第4節 初期生残率の推定 (兵庫県). 昭和61年度回遊性魚類共同放流実験調査事業報告書瀬戸内海東部マダイ班: 89-94.
- 11) 石田 修・田中種雄 (1986) 標識放流法による大原地先海域の若齢イセエビの資源量推定. 千葉水試報告, (44): 3-11.
- 12) JOLLY, G. M. (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration—stochastic model. *Biometrika*, 52(1 & 2): 225-247.
- 13) SEBER, G. A. F. (1965) A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 52(1 & 2): 249-259.
- 14) 伊藤嘉昭・村井 実 (1977) 動物生態学研究法—上巻—. 古今書院 (東京): 268 pp.
- 15) 久保伊津男・吉原友吉 (1957) 水産資源学 (改訂版). 共立出版 (東京): 482 pp.
- 16) JONES, R. (1979) Materials and methods used in marking experiments in fishery research. *FAO Fish. Tech. Rep.*, (190): 134 pp.
- 17) 待場 純 (1981) 市販されている放流用標識票の種類. さいばい, (18): 9-15.
- 18) SEBER, G. A. F. (1973) The estimation of animal abundance and related parameters. Charles Griffin, London: 506 pp.
- 19) 巖 俊一 (1971) 標識再捕による動物個体数の推定 (I). 生物科学, 23(1): 14-22.

付: 出 力 結 果 例

*** POPULATION ESTIMATES BY THE JOLLY-SEBER METHOD ***

Table 1. Tabulation of ni, si, mi and Ni

i	ni	si	mi	Ni
1	54	54	0	-
2	146	143	10	511.37
3	169	164	37	778.97
4	209	202	56	962.89
5	220	214	53	945.31
6	209	207	77	882.12
7	250	243	112	802.46
8	176	175	86	653.52
9	172	169	110	628.78
10	127	126	84	478.44
11	123	120	77	506.38
12	120	120	72	462.86
13	142	0	95	-
Total	2117	1937	869	

Table 2. Tabulation of mhi

i&h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1													
2	10												
3	3	34											
4	5	18	33										
5	2	8	13	30									
6	2	4	8	20	43								
7	1	6	5	10	34	56							
8	0	4	0	3	14	19	46						
9	0	2	4	2	11	12	28	51					
10	0	0	1	2	3	5	17	22	34				
11	1	2	3	1	0	4	8	12	16	30			
12	0	1	3	1	1	2	7	4	11	16	26		
13	0	1	0	2	3	3	2	10	9	12	18	35	
rh	24	80	70	71	109	101	108	99	70	58	44	35	0

Table 3. Tabulation of chi

i&h	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1													
2	10												
3	3	37											
4	5	23	56										
5	2	10	23	53									
6	2	6	14	34	77								
7	1	7	12	22	56	112							
8	0	4	4	7	21	40	86						
9	0	2	6	8	19	31	59	110					
10	0	0	1	3	6	11	28	50	84				
11	1	3	6	7	7	11	19	31	47	77			
12	0	1	4	5	6	8	15	19	30	46	72		
13	0	1	1	3	6	9	11	21	30	42	60	95	
zh+1	14	57	71	89	121	110	132	121	107	88	60	0	0

Table 4. Population abundance and related parameters
estimated by the Jolly-Seber method

i	pi	Mi	Ni	fi	Bi	s[Ni]	s[fi]	s[Bi]	s[Ni./Ni]
1	-	0.00	-	0.649	-	-	0.110	-	-
2	0.0685	35.03	511.4	1.015	263.0	149.8	0.111	178.6	149.5
3	0.2189	170.54	779.0	0.867	291.8	130.9	0.108	138.1	129.7
4	0.2679	258.00	962.9	0.564	406.5	142.2	0.063	120.7	141.0
5	0.2409	227.73	945.3	0.836	96.8	124.2	0.075	112.3	122.8
6	0.3684	324.99	882.1	0.790	107.1	97.2	0.071	75.1	95.3
7	0.4480	359.50	802.5	0.651	135.6	75.3	0.057	55.4	72.8
8	0.4886	319.33	653.5	0.985	-13.8	62.8	0.096	53.2	60.1
9	0.6395	402.13	628.8	0.686	49.0	63.5	0.081	34.8	60.8
10	0.6614	316.45	478.4	0.884	84.1	52.4	0.121	40.0	49.5
11	0.6260	317.00	506.4	0.771	74.5	66.3	0.129	40.1	64.2
12	0.6000	277.71	462.9	-	-	70.0	-	-	68.2
13	0.6690	-	-	-	-	-	-	-	-
Input value for N(1)=				500					

付: Jolly-Seber 法の BASIC プログラム

```

1000 '
1010 ' Population estimates for the multiple marking sensus
1020 '      by Jolly-Seber method (JOLLY)
1030 '      Fumihiko Kato   Feb.,1987
1040 '
1050 PRINT "*** POPULATION ESTIMATES BY THE JOLLY-SEBER METHOD"
1060 OPEN "LPT1:" FOR OUTPUT AS #1 : 'Printout to printer.  If you have not
1070 '      printer, change "LPT1:" to "SCRN:".
1080 '
1090 '  reading data of T(No. of samples),ni=NS(I),si=R(I) and mhi=D1(I,J)
1100 '
1110 PRINT "*** Reading number of sampling times  No.= ";:READ T:PRINT T
1120 OPTION BASE 1
1130 DIM A1(T,T),D1(T,T),D2(T,T),NS(T),R(T),MS(T),RS(T),BS(T),Z(T+1)
1140 DIM P(T),M(T),N(T),S(T),B(T)
1150 DIM U1(T),U2(T),U3(T),U4(T),U5(T),NH(T,T),NH2(T,T)
1160 DIM NHS(T),VN(T),VNN(T),VS(T),VB(T)
1170 PRINT "*** Reading data  ni=NS(I),si=R(I) and mhi=D1(I,J) ***"
1180 PRINT
1190 READ NS(1),R(1)
1200 FOR I=2 TO T
1210   READ NS(I),R(I)
1220   FOR J=1 TO I-1
1230     READ D1(I,J)
1240   NEXT J
1250 NEXT I
1260 '
1270 '  calculation of totals
1280 '
1290 FOR I=1 TO T
1300   TN=TN+NS(I): TR=TR+R(I)
1310 NEXT I
1320 FOR J=1 TO T-1
1330   FOR I=J+1 TO T
1340     RS(J)=RS(J)+D1(I,J)
1350   NEXT I
1360 NEXT J
1370 FOR I=2 TO T
1380   FOR J=1 TO I-1
1390     MS(I)=MS(I)+D1(I,J)
1400   NEXT J
1410 NEXT I
1420 FOR J=1 TO T-1
1430   TT=TT+RS(J)
1440 NEXT J
1450 '
1460 '  calculation of chi=D2(I,J)
1470 '
1480 FOR I=2 TO T
1490   FOR J=1 TO T-1
1500     FOR K=1 TO J
1510       D2(I,J)=D2(I,J)+D1(I,K)
1520     NEXT K
1530   NEXT J
1540 NEXT I
1550 FOR I=2 TO T-1
1560   FOR J=1 TO T-I
1570     Z(I)=Z(I)+D2(I+J,I-1)
1580   NEXT J
1590 NEXT I
1600 '
1610 '  calculation of pi=P(I),Mi=M(I),Ni=N(I),fi=S(I),Bi=B(I)

```

```

1620 '
1630 M(1)=0
1640 FOR I=2 TO T-1
1650   P(I)=MS(I)/NS(I)
1660   M(I)=R(I)*Z(I)/RS(I)+MS(I)
1670   N(I)=M(I)/P(I)
1680 NEXT I
1690 S(1)=M(2)/(M(1)-MS(1)+R(1))
1700 FOR I=2 TO T-2
1710   S(I)=M(I+1)/(M(I)-MS(I)+R(I))
1720   B(I)=N(I+1)-S(I)*(N(I)-NS(I)+R(I))
1730 NEXT I
1740 P(T)=MS(T)/NS(T)
1750 '
1760 ' ' Printout the input data and etc.
1770 '
1780 PRINT#1,"*** POPULATION ESTIMATES BY THE JOLLY-SEBER METHOD ***"
1790 PRINT#1,
1800 PRINT#1,"Table 1. Tabulation of ni,si,mi and Ni      "
1810 PRINT#1,
1820 PRINT#1,"=====
1830 PRINT#1,"      i          ni          si          mi          Ni"
1840 PRINT#1,"-----"
1850 FOR I=1 TO T
1860   PRINT#1,USING"   ### #####      #####      #####";I,NS(I),R(I),MS(I);
1870   IF I=1 OR I=T THEN PRINT#1,"              -"
               ELSE PRINT#1,USING" #####.###";N(I)
1880 NEXT I
1890 PRINT#1,
1900 PRINT#1,USING"Total #####      #####      #####";TN,TR,TT
1910 PRINT#1,"-----"
1920 PRINT#1,:PRINT#1,
1930 PRINT#1,"Table 2. Tabulation of mhi"
1940 F$=" rh "
1950 FOR I=1 TO T
1960   FOR J=1 TO T
1970     A1(I,J)=D1(I,J)
1980   NEXT J
1990 NEXT I
2000 FOR J=1 TO T
2010   BS(J)=RS(J)
2020 NEXT J
2030 GOSUB *TRIANGLE
2040 PRINT#1,"Table 3. Tabulation of chi"
2050 F$=" zh+1"
2060 FOR I=1 TO T
2070   FOR J=1 TO T
2080     A1(I,J)=D2(I,J)
2090   NEXT J
2100 NEXT I
2110 FOR J=1 TO T
2120   BS(J)=Z(J+1)
2130 NEXT J
2140 GOSUB *TRIANGLE
2150 '
2160 ' ' calculation of variances
2170 ' '       V[Ni]=VN(I),V[fi]=VS[I],V[Bi]=VB(I) and V[N./N]=VNN(I)
2180 '
2190 PRINT "*** INPUT N(1)          N(1) = ";: INPUT N(1)
2200 B0=N(1)
2210 B(1)=N(2)-S(1)*(N(1)-NS(1)+R(1))
2220 PRINT "      N(1) = ";N(1),"N(2) = ";N(2)

```

```

2230 PRINT "    B(0) = ";B0,"B(1) = ";B(1)
2240 FOR I=1 TO T-1
2250   U1(I)=N(I)-NS(I)
2260   U2(I)=M(I)-MS(I)
2270   U3(I)=M(I)-MS(I)+R(I)
2280   U4(I)=1/RS(I)-1/R(I)
2290 NEXT I
2300 FOR I=2 TO T-1
2310   U5(I)=(1-P(I))/MS(I)
2320 NEXT I
2330 FOR I=2 TO T
2340   NH(I,I)=B(I-1)
2350 NEXT I
2360 NH(2,1)=(N(2)-B(1))*B0/N(1)
2370 FOR I=3 TO T
2380   NH(I,1)=NH(I-1,I)*(N(I)-B(I-1))/N(I-1)
2390 NEXT I
2400 FOR I=3 TO T
2410   NH(I,I-1)=(N(I)-B(I-1))*B(I-2)/N(I-1)
2420 NEXT I
2430 FOR H=2 TO T-3
2440   FOR I=H+2 TO T
2450     NH(I,H)=NH(I-1,H)*(N(I)-B(I-1))/N(I-1)
2460   NEXT I
2470 NEXT H
2480 FOR I=2 TO T
2490   NH2(I,I)=NH(I,I)
2500 NEXT I
2510 FOR I=2 TO T
2520   NH2(I,1)=(NH(I,1)^2)/B0
2530 NEXT I
2540 I=3
2550 FOR H=2 TO I-1
2560   NH2(I,H)=(NH(I,H)^2)/B(H-1)
2570 NEXT H
2580 I=I+1: IF I<=T THEN 2550
2590 FOR I=1 TO T
2600   NHS(I)=0
2610 NEXT I
2620 FOR I=2 TO T
2630   FOR H=1 TO I
2640     NHS(I)=NHS(I)+NH2(I,H)
2650   NEXT H
2660 NEXT I
2670 FOR I=2 TO T-1
2680   VNN(I)=N(I)*U1(I)*(U3(I)*U4(I)/M(I)+U5(I))
2690 NEXT I
2700 FOR I=2 TO T-1
2710   VN(I)=VNN(I)+N(I)-NHS(I)
2720 NEXT I
2730 FOR I=1 TO T-2
2740   VS(I)=(S(I)^2)*(U2(I+1)*U3(I+1)*U4(I+1)/M(I+1)^2+U2(I)*U4(I)/U3(I)
      +(1-S(I))/M(I+1))
2750 NEXT I
2760 FOR I=2 TO T-2
2770   VB(I)=(B(I)^2)*U2(I+1)*U3(I+1)*U4(I+1)/M(I+1)^2+U2(I)/U3(I)*(S(I)*R(I)
      *(1-P(I))/P(I))^2*U4(I)+U1(I)*(N(I+1)-B(I))*(1-P(I))*(1-S(I))/U3(I)
      +N(I+1)*U1(I+1)*U5(I+1)+(S(I)^2)*N(I)*U1(I)*U5(I)
2780 NEXT I
2790 '
2800 '' Printout the results
2810 '

```

```

2820 PRINT#1,
2830 PRINT#1,"          Table 4. Population abundance and related parameters"
2840 PRINT#1,"          estimated by the Jolly-Seber method          "
2850 PRINT#1,
2860 PRINT#1,STRING$(79,"=")
2870 PRINT#1," i      pi      Mi      Ni      fi      Bi";
2880 PRINT#1,"      s[Ni] s[fi]      s[Bi] s[Ni./Ni]"
2890 PRINT#1,STRING$(79,"-")
2900 FOR I=1 TO T
2910   PRINT#1,USING"###";I;
2920   IF I=1 THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"###.####";P(I);
2930   IF I=T THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"#####.###";M(I);
2940   IF I=1 OR I=T THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"#####.###";N(I);
2950   IF I=T-1 OR I=T THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"###.###";S(I);
2960   IF I=1 OR I=T-1 OR I=T THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"#####.###";B(I);
2970   IF I=1 OR I=T THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"#####.###";SQR(VN(I));
2980   IF I=T-1 OR I=T THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"###.###";SQR(VS(I));
2990   IF I=1 OR I=T-1 OR I=T THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"#####.###";SQR(VB(I));
3000   IF I=1 OR I=T THEN PRINT#1,"      -";
      ELSE PRINT#1,USING"#####.###";SQR(VNN(I))
3010 NEXT I
3020 PRINT#1,STRING$(79,"-")
3030 PRINT#1,USING"          Input value for N(1)= #####";N(1)
3040 PRINT#1,
3050 CLOSE #1
3060 END
3070 *TRIANGLE
3080 '
3090 ' triangular table output subroutine
3100 '
3110 PRINT#1,
3120 LP=15                          :' number of columns/line
3130 NC=INT(75/LP)                  :' for 80 characters/line printer
3140 G$=STRING$(NC,"#")
3150 H$=STRING$(NC,"&")
3160 FOR IS=1 TO T STEP LP
3170   IE=IS+LP-1
3180   IF IE>T THEN IE=T
3190   PRINT#1,STRING$((IE-IS+1)*NC+5,"=")
3200   PRINT#1," i&h";
3210   FOR I=IS TO IE
3220     PRINT#1,USING G$;I;
3230   NEXT I
3240   PRINT#1,
3250   PRINT#1,STRING$((IE-IS+1)*NC+5,"-")
3260   FOR I=IS TO T
3270     PRINT#1,USING"   ### ";I;
3280     FOR J=IS TO IE
3290       IF J>=I THEN PRINT#1,USING H$;" "; ELSE PRINT#1,USING G$;A1(I,J);
3300     NEXT J
3310   PRINT#1,
3320   NEXT I
3330   PRINT#1,
3340   PRINT#1,USING"&      &";F$;

```

```

3350     FOR J=IS TO IE
3360         PRINT#1,USING G$;BS(J);
3370     NEXT J
3380     PRINT#1,
3390     PRINT#1,STRING$((IE-IS+1)*NC+5,"-")
3400     PRINT#1,
3410     NEXT IS
3420 RETURN
3430 '
3440 ' Notation of variables
3450 '
3460 ' T      : number of samples
3470 ' NS(I)  : ni = number caught in the ith sample
3480 ' R(I)   : si = number of marked fish released after the ith sample
3490 ' D1(I,J) : mhi = number caught in the ith sample last captured
3500 '          in the hth (1<=h<=i-1)
3510 ' D2(I,J) : chi = number caught in the ith sample last caught
3520 '          in or before the hth sample
3530 ' MS(I)   : mi = number of marked fish caught in the ith sample
3540 ' RS(I)   : si = number of marked fish released after the ith sample
3550 ' Z(I)    : zi = number of fish caught before the ith sample which
3560 '          are not caught in the ith sample but are caught
3570 '          subsequently
3580 ' N(I)    : Ni = estimated total number in the population just before
3590 '          time ti
3600 ' M(I)    : Mi = estimated total number of marked fish in the
3610 '          population just before time ti
3620 ' P(I)    : pi = proportion of marked in the sample
3630 ' S(I)    : fi = the ratio of the marked fish alive at time ti+1 to
3640 '          the marked fish in the population just after the ith
3650 '          release (estimate of probability of surviving)
3660 ' B(I)    : Bi = estimated number of new fish joining the population in
3670 '          the interval from time ti to time ti+1 which are still
3680 '          alive and in the population at time ti+1
3690 ' VN(I)   : V[Ni] = variance of Ni
3700 ' VS(I)   : V[fi] = variance of fi
3710 ' VB(I)   : V[Bi] = variance of Bi
3720 ' VNN(I)  : V[Ni./Ni] = approximation for V[Ni], error of estimation
3730 ' NH(I,H) : Ni(h) = number in the population at time ti which first
3740 '          joined the population between times th and th+1,
3750 '          that is, which are members of Bh (1<=h<=i-1)
3760 ' NH2(I,H) : Ni(h)^2/Bh
3770 ' NHS(I)  : summation of Ni(h)^2/Bh
3780 '
3790 '' data
3800 '
3810 DATA 13      : ' No of samples=T
3820 'data ni, si, ----- mhi ----- : ' i
3830 DATA 54, 54 : ' 1
3840 DATA 146, 143, 10 : ' 2
3850 DATA 169, 164, 3, 34 : ' 3
3860 DATA 209, 202, 5, 18, 33 : ' 4
3870 DATA 220, 214, 2, 8, 13, 30 : ' 5
3880 DATA 209, 207, 2, 4, 8, 20, 43 : ' 6
3890 DATA 250, 243, 1, 6, 5, 10, 34, 56 : ' 7
3900 DATA 176, 175, 0, 4, 0, 3, 14, 19, 46 : ' 8
3910 DATA 172, 169, 0, 2, 4, 2, 11, 12, 28, 51 : ' 9
3920 DATA 127, 126, 0, 0, 1, 2, 3, 5, 17, 22, 34 : ' 10
3930 DATA 123, 120, 1, 2, 3, 1, 0, 4, 8, 12, 16, 30 : ' 11
3940 DATA 120, 120, 0, 1, 3, 1, 1, 2, 7, 4, 11, 16, 26 : ' 12
3950 DATA 142, 0, 0, 1, 0, 2, 3, 3, 2, 10, 9, 12, 18, 35 : ' 13

```