Revista de Matemática: Teoría y Aplicaciones 1994 **1**(1) : 61–71
cimpa – ucr – ccss   issn: 1409-2433

ESTUDIO CRÍTICO DEL MODELO DE MANLY–PARR

Jorge Poltronieri Vargas*

Resumen

Manly y Parr (1968) publican un modelo para estimar los parámetros de una población animal. Sin embargo el modelo presenta una incongruencia en cuanto a la especificación de una clase de individuos en la población. En el artículo se elimina este problema. También se comparan los estimadores con los de Jolly-Seber y se dan las fórmulas de varianza-covarianza de los estimadores.

Abstract

Manly and Parr in 1968 obtain a model which give an estimation of the parameters of an animal population. The model presents some weakness on the specifications of the class of individuals in the population. In the present paper we solve this problem in the model. We compare the estimators in the new model with the Jolly-Seber and we give the formulae of variance-covariance of the estimators.

1. Introducción

En biología, el problema de estimar los parámetros de una población animal (tamaño, tasa de mortalidad, tasa de natalidad, etc.) es muy importante, pues es su conocimiento lo que permite estudiar la dinámica de la población considerada.

Cuando la observación directa es imposible, es a partir de muestras sucesivas que estos parámetros son estimados, y por esto los modelos de captura-recaptura se han desarrollado. La técnica utilizada consiste en tomar k muestras aleatorias $n_1, \ldots, n_k$. Los individuos de cada muestra son marcados y devueltos a la población, antes de proceder a un nuevo muestreo.

En 1968 Manly y Parr proponen un modelo simple para estimar la talla N_i de una población animal, por el método de captura-recaptura, sin hacer hipótesis sobre la probabilidad de sobrevivencia. Manly (1969) da las varianzas de los estimadores. Sin embargo este modelo presenta una incongruencia en cuanto a la especificación de una clase de individuos en la población. Aquí proponemos una modificación del modelo que elimina esta dificultad teórica. Es el objeto de este artículo.

*Escuela de Matemática, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica. E-Mail: jpvargas@racsa.co.cr

2. El modelo de Manly-Parr: hipótesis

– Se considera que todo individuo en la población tiene la misma probabilidad $p_i (= 1 - q_i)$ de captura al instante t_i, independientemente de su historial de captura.

– Se supone que se conoce una clase de individuos X_i en la población que están presentes al instante t_i^-.

– Todo individuo en la población tiene la misma probabilidad θ_i de estar en la clase X_i.

– La marca y la captura no afectan la conducta de los individuos.

– El tiempo transcurrido de muestreo, es pequeño con respecto al tiempo transcurrido entre dos muestras sucesivas.

Notación y definiciones:

k : Número de muestras. Para todo lo que sigue i es tal que $1 \leq i \leq k$

N_i: Tamaño de la población al instante t_i^-

n_i: Número de capturas al instante t_i

X_i: (Abusando de la escritura) tamaño de la clase X_i en t_i^-

x_i: Número de individuos capturados de X_i al instante t_i

R_i: Número de individuos devueltos a la población al terminar la muestra i

ϕ_i: Probabilidad de sobrevivencia de la población entre los instantes t_i^+ y t_{i+1}^-

B_i: Número de individuos nuevos en la población entre los instantes t_i^+ y t_{i+1}^-

s_i: $n_i - x_i$.

Se denotará por $\hat{V}_i$ un estimador del parámetro V_i de la población, por n_i, x_i, X_i, s_i las realizaciones de las variables aleatorias ${}_i, {}_i, {}_i, \mathbf{s}_i$ respectivamente y por $E(\mathbf{t}) = \bar{t}$, la esperanza de la variable aleatoria $\mathbf{t}$.

3. Formalización del modelo

A cada instante t_i $(1 \leq i \leq k)$ se capturan $n_i (= x_i + s_i)$ individuos entre la población de talla N_i (parámetro fijo). La situación de captura en t_i se ilustra en la tabla siguiente:

	capturados en t_i	no capturados en t_i	total
Dentro de X_i	x_i	$X_i - x_i$	X_i
Fuera de X_i	s_i	$N_i - X_i - s_i$	$N_i - X_i$
Total	n_i	$N_i - n_i$	N_i

Si la probabilidad de captura es independiente de la pertenencia o no a la clase X_i, la ley de distribución de las variables aleatorias ${}_i$, ${}_i-{}_i$, $\mathbf{s}_i$, $N_i -{}_i -\mathbf{s}_i$ condicionada a N_i es una multinomial con 4 categorías de probabilidades respectivas $\theta_i\, p_i,\ \theta_i(1-p_i),\ p_i(1-\theta_i),\ (1-p_i)(1-\theta_i)$. La distribución es de la forma:

$$P({}_i= x_i,{}_i -{}_i = X_i - x_i,\ \mathbf{s}_i = s_i, N_i -{}_i -\mathbf{s}_i = N_i - X_i - s_i) = \tag{1}$$

$$\frac{N_i!}{x_i!\,(X_i-x_i)!\,s_i!\,(N_i-X_i-s_i)!}\, p_i^{n_i}(1-p_i)^{N_i-n_i}\,\theta_i^{X_i}(1-\theta_i)^{N_i-X_i}.$$

3.1. Estimación por el método de máxima verosimilitud

Las ecuaciones de máxima verosimilitud nos dan:

$$\hat{p}_i ={}_i /{}_i \tag{2}$$

$$\hat{N}_i = {}_i/\hat{p}_i = \frac{{}_i}{{}_i\,{}_i} ={}_i + \frac{\mathbf{s}_i}{{}_i\ {}_i} \tag{3}$$

$$\hat{\theta}_i ={}_i /\hat{N}_i. \tag{4}$$

El argumento más fuerte en favor de (3) es que pocas hipótesis se hacen sobre la conducta de los individuos. No es necesario, en principio, suponer que la probabilidad de sobrevivencia es independiente de la edad de los individuos. Estas hipótesis son necesarias para todos los otros modelos de captura-recaptura.

3.2. Varianzas de los estimadores

Las leyes de probabilidad de ${}_i$ y $\mathbf{s}_i$ condicionadas a ${}_i = X_i$ son binomiales, es decir:

$$P({}_i= x_i/X_i) = \begin{pmatrix} X_i \\ x_i \end{pmatrix} p_i^{x_i}(1-p_i)^{X_i-x_i}$$

$$P(\mathbf{s}_i = s_i/X_i) = \begin{pmatrix} N_i - X_i \\ s_i \end{pmatrix} p_i^{s_i}(1-p_i)^{N_i-X_i-s_i}$$

por lo que:

$${}_i = X_i p_i + \delta x_i \quad \text{y} \quad \mathbf{s}_i = (N_i - X_i)p_i + \delta s_i$$

con:

$$\begin{array}{lcl} E(\delta x_i/X_i) & = & 0 \\ E(\delta s_i/X_i) & = & 0 \end{array} \qquad \begin{array}{lcl} E(\delta x_i^2/X_i) & = & X_i p_i(1-p_i) \\ E(\delta s_i^2/X_i) & = & (N_i - X_i)p_i(1-p_i). \end{array}$$

El desarrollo de Taylor para N_i condicionada a X_i da:

$$\hat{N}_i - N_i \simeq (N_i - X_i)\left(\frac{\delta s_i}{s_i} - \frac{\delta x_i}{x_i} - \frac{\delta x_i \delta s_i}{s_i x_i} + \frac{\delta x_i^2}{x_i^2} + \frac{\delta s_i \delta x_i^2}{s_i x_i^2}\right).$$

Si se toma la esperanza condicionada a ${}_i = X_i$, se obtiene asintóticamente:

$$E(\hat{N}_i/X_i) = N_i + (N_i/X_i - 1)(1/p_i - 1). \tag{5}$$

La distribución de ${}_i$ condicionada a N_i es binomial:

$$P({}_i = X_i) = \binom{N_i}{X_i} \theta_i^{X_i}(1-\theta_i)^{N_i - X_i}$$

por lo que:

$$ {}_i = N_i\theta_i + \delta X_i \quad \text{con} \quad E(\delta X_i) = 0 \quad \text{y} \quad E(\delta X_i^2) = N_i\theta_i(1-\theta_i).$$

La ecuación (5) se escribe (asintóticamente):

$$E(\hat{N}_i - N_i/X_i) = \left(1/\theta_i - 1 - \frac{\delta X_i}{N_i\theta_i^2} + \frac{\delta X_i^2}{N_i^2\theta_i^3}\right)(1/p_i - 1).$$

Si se toma la esperanza sobre ${}_i$ se tiene:

$$E(\hat{N}_i) = N_i + (1/\theta_i - 1)(1/p_i - 1). \tag{6}$$

Se puede estudiar el estimador modificado:

$$\begin{aligned} N_i^* &= \frac{({}_i+1)({}_i+1)}{{}_i+1} - 1 \\ &\simeq \frac{{}_i{}_i}{{}_i}(1+\frac{1}{{}_i})(1+\frac{1}{{}_i})(1-\frac{1}{{}_i}) - 1 \\ &\simeq \frac{{}_i{}_i}{{}_i} - (1-\frac{{}_i}{{}_i})(1-\frac{{}_i}{{}_i}) \end{aligned}$$

y tomando la esperanza condicionada a ${}_i$ y después la esperanza sobre ${}_i$ se tiene:

$$E(N_i^*) \simeq E(\hat{N}_i) - (1/p_i - 1)(1/\theta_i - 1) \simeq N_i.$$

Utilizando la misma técnica se obtiene la varianza asintótica de $\hat{N}_i$ condicionada a ${}_i$:

$$Var(\hat{N}_i/X_i) = N_i(1/p_i - 1)(N_i/X_i - 1) \tag{7}$$

y después la esperanza sobre ${}_i$ y siempre en primera aproximación:

$$Var(\hat{N}_i) = N_i(1/p_i - 1)(1/\theta_i - 1) \tag{8}$$

$$cov(\hat{N}_i, \hat{N}_j) = 0 \qquad i \neq j.$$

3.3. Especificación de la clase X_i

Vamos ahora a precisar el contenido de la clase de X_i para una población abierta, en la cual la emigración es permanente (caso considerado por el modelo de Jolly–Seber) y donde no hay muerte sobre captura ($R_i = n_i$).

Sea r'_i el número de individuos marcados capturados en t_i y recapturados después de t_i. Se define $X_i = r'_i + Z_i$, donde Z_i es el número de individuos marcados no capturados en t_i y recapturados después de t_i, es decir, X_i es el número de individuos marcados capturados antes y después de t_i, y $x_i = r'_i$.

La probabilidad de captura p_i es estimada por:

$$\hat{p}_i = \mathbf{r}'_i/(\mathbf{r}'_i +_i) \tag{9}$$

Comparemos este estimador con el de Jolly- Seber (los estimadores de Jolly-Seber se denotarán con $\sim$).

$$\tilde{p}_i = \frac{_i}{\tilde{M}_i} = \frac{\mathbf{r}_i \frac{i}{i}}{\mathbf{r}_i \frac{i}{i} +_i},$$

donde m_i es el número de individuos marcados capturados en t_i, r_i es el número de individuos caturados en t_i, devueltos a la población y recapturados después de t_i, $\tilde{M}_i$ es el estimador de la población marcada presente al instante t_i. El estimador $\tilde{M}_i =_i + \frac{}{\mathbf{r}_{i\,i}}$.

Cuando ϕ_i es constante para todos los individuos $r'_i/r_i \simeq m_i/n_i$ y los dos estimadores tienen valores similares. Si ϕ_i no es constante y depende de la edad por ejemplo, $\tilde{p}_i$ puede no ser válido si las estructuras de edad de la población y de los capturados difieren de manera importante. Esta situación se da si la probabilidad de captura depende de la edad.

Para los datos de la Tabla 1, las estimaciones del modelo de Manly–Parr están dadas en la Tabla 2, y comparadas con las de Jolly–Seber. No hay gran diferencia entre los grupos de estimadores.

i	n_i	$r'_i = x_i$	Z_i	X_i
1	57	0	0	0
2	52	15	11	26
3	52	14	12	26
4	31	10	20	30
5	54	–	–	–

Tabla 1: Manly– Parr (1968)

Manly–Parr Jolly–Seber

i	$\hat{p}_i$	$\hat{N}_i$	$Var(\hat{N}_i)^{\frac{1}{2}}$	$\hat{\phi}_i$	$\hat{B}_i$	$\tilde{p}_i$	$\tilde{N}_i$	$Var(\tilde{N}_i)^{\frac{1}{2}}$	$\tilde{\phi}_i$	$\tilde{B}_i$
1	–	–	–	.76	–	–	–	–	.78	–
2	.5769	90.13	12.8	.71	32	.5590	93.03	16.3	.74	30
3	.5385	96.56	15.0	.69	26	.5287	98.35	14.2	.76	32
4	.3333	93.01	19.8	–	–	.2914	106.37	23.6	–	–
5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Tabla 2: Manly–Parr (1968)

3.4. Estimación de la sobrevivencia

Supongamos que $\phi_i n_i$ individuos devueltos a la población en t_i^+ han sobrevivido al instante t_{i+1}^- y sea $n_{i,i+1}$ el número de estos individuos capturados en t_{i+1}. Siempre bajo la hipótesis del modelo:

$$E(_{i,i+1}/\phi_i n_i) = \phi_i \bar{n}_i p_{i+1}$$

y ϕ_i es estimado por:

$$\hat{\phi}_i =_{i,i+1} /_i\hat{p}_{i+1}.$$

El estimador de Jolly–Seber para ϕ_i es:

$$\tilde{\phi}_i = \frac{_{i+1}\dfrac{\mathbf{r}_i}{\mathbf{r}_i +_i}}{_i\tilde{p}_{i+1}}.$$

Si la probabilidad de sobrevivencia es independiente de la marca y de la edad del individuo, entonces $n_{i,i+1}/r_i$ es aproximadamente $m_{i+1}/(r_i + Z_i)$ y los estimadores dan resultados semejantes.

Un estimador de B_i, número de individuos nuevos en la población, es (si ϕ_i es la misma para marcados y no marcados):

$$\hat{B}_i = \hat{N}_{i+1} - \hat{N}_i\hat{\phi}_i.$$

4. Crítica del modelo

Manly y Parr afirman que la diferencia fundamental con Jolly-Seber, es que pocas hipótesis se haen sobre la probabilidad de sobrevivencia. Sin embargo existe una crítica fuerte al modelo: con la escogencia adoptada de X_i "la probabilidad θ_i de ser capturado antes y después de t_i no es la misma para todos los individuos". Por ejemplo si hay migración entre el instante t_{i-1} y t_i un inmigrante tiene probabilidad nula de pertenecer a la clase X_i. También observamos que para que un individuo pertenezca a la clase X_i, debe ser marcado antes de t_i y recapturado después de t_i, lo que implica que las probabilidades de sobrevivencia y de captura, deben ser las mismas para todos los individuos. Sin embargo el modelo es válido si los eventos “captura en t_i” y “pertenencia a la clase X_i” son independientes para cada individuo.

Observemos que si hay muerte en la captura, estos dos eventos son dependientes: un individuo capturado en t_i tiene una probabilidad más pequeña de ser recapturado que un individuo no tomado en t_i.

4.1. Modificación del modelo de Manly-Parr

Hemos visto que en la determinación de la clase X_i hay una dificultad teórica, pues todo individuo en la población no tiene la misma probabilidad de pertenecer a X_i. Para resolver este problema se procede de la siguiente manera.

Sea M_i la talla de la población de individuos marcados presentes al instante t_i^-. Aplicando la teoría de Manly–Parr a la población marcada se define una clase L_i de individuos marcados, presentes al instante t_i^-. Entre estos individuos de la clase L_i, se capturan l_i individuos al instante t_i, $m_i = l_i + v_i$, donde v_i es el número de individuos marcados capturados en t_i que no pertenecen a L_i. Un estimador para M_i es:

$$\hat{M}_i =_i {}_i/\mathbf{l}_i = {}_i + \mathbf{v}_{ii}/\mathbf{l}_i. \tag{10}$$

Así cuando se define $L_i = r_i' + Z_i$ $(l_i = r_i')$ la crítica al modelo no es válida.

Las leyes de probabilidad de $\mathbf{l}_i$ y $\mathbf{v}_i$ condicionada a ${}_i = L_i$ son binomiales y:

$$E(\hat{M}_i/L_i) = M_i + (1 - M_i/L_i)(1 - 1/p_i) \tag{11}$$

$$Var(\hat{M}_i/L_i) = (M_i - L_i)(1/p_i - 1)M_i/L_i. \tag{12}$$

Sea ψ_i la probabilidad de un individuo de M_i de ser incluido en L_i $(\psi_i = L_i/M_i)$. Sabemos que:

$$P({}_i = L_i/M_i) = \left(\begin{array}{c} M_i \\ L_i \end{array} \right) \psi_i^{L_i}(1 - \psi_i)^{M_i - L_i}$$

$$E(\delta L_i) = 0 \quad \text{y} \quad E(\delta L_i^2) = M_i\psi_i(1 - \psi_i).$$

Si tomamos la esperanza sobre ${}_i$ en (11) y (12), se tiene asintóticamente:

$$E(\hat{M}_i - M_i) = (1/\psi_i - 1)(1/p_i - 1) = (M_i - \bar{m}_i)(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i) \tag{13}$$

$$Var(\hat{M}_i) = M_i(1/\psi_i - 1)(1/p_i - 1) = M_i(M_i - \bar{m}_i)(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i) \tag{14}$$

$$cov(\hat{M}_i, \hat{M}_j) = 0 \qquad i \neq j.$$

Observemos que:

$$\hat{p}_i = \mathbf{l}_i/{}_i \qquad \hat{\psi}_i = {}_i/\hat{M}_i \qquad \hat{M}_i =_i /\hat{p}_i$$

son los estimadores de máxima verosimilitud.

4.2. Estudio del modelo modificado

De manera general la modificación del modelo presenta ventajas:

- Se supone solamente la existencia de una subpoblación en la cual todos los individuos tienen la misma probabilidad de pertenecer a la clase L_i.
- La hipótesis “no hay muertes sobre captura” es solamente para esta subpoblación.

Estas ventajas nos colocan en una situación más realista.

Sea W_i esta subpoblación. Sea w_i el número de individuos de W_i capturados al instante t_i,

$$U_i = N_i - W_i, \qquad u_i = n_i - w_i.$$

La ley de probabilidad para esta situación, es un producto de leyes multinomiales, es decir:

$$P(\mathbf{u}_i = u_i,\ \mathbf{l}_i = l_i,\ {}_i - \mathbf{l}_i = L_i - l_i,\ \mathbf{v}_i = v_i/N_i, W_i) =$$

$$P(\mathbf{u}_i = u_i/N_i, W_i)\ \ P(\mathbf{l}_i = l_i,\ {}_i - \mathbf{l}_i = L_i - l_i, \mathbf{v}_i = v_i/N_i, W_i, u_i) =$$

$$\frac{U_i!}{(U_i-u_i)!\,u_i!}\,p_i^{u_i}(1-p_i)^{U_i-u_i}\frac{W_i!}{l_i!\,(L_i-l_i)!\,v_i!\,(W_i-L_i-v_i)!}(\psi_i p_i)^{l_i}\times$$

$$(\psi_i(1-p_i))^{L_i-l_i}((1-\psi_i)p_i)^{v_i}((1-\psi_i)(1-p_i))^{W_i-L_i-v_i}$$

$$=\frac{U_i!\,W_i!}{u_i!\,l_i!\,(L_i-l_i)!\,v_i!\,(W_i-L_i-v_i)!\,(U_i-u_i)!}\,p_i^{n_i}(1-p_i)^{N_i-n_i}\,\psi_i^{L_i}(1-\psi_i)^{W_i-L_i}.$$

Como la teoría de Manly–Parr es válida para W_i, todo el razonamiento puede aplicarse a W_i. Las formulas (5), (6), (7) y (8) no son válidas pues se tiene una clase L_i en la población W_i. Se define un estimador de N_i por (si todo individuo en la población N_i riene la misma probabilidad p_i de ser capturado al instante t_i):

$$\hat{N}_i = \frac{{}_i}{{}_i}\hat{W}_i. \tag{15}$$

Se observa que (15) no es el mismo estimador que (3), pues X_i y L_i están definidas de manera diferente. Esta observación indica el error contenido en la definición de la clase X_i en el modelo de Manly–Parr, pues: X_i es una clase en la población entera, y L_i es una clase en la población W_i . Por otro lado si se define $W_i = M_i$ y la clase L_i por $L_i = r'_i + Z_i,\ l_i = r'_i$, la crítica del modelo no es válida aquí pues todo individuo marcado tiene la misma probabilidad de ser recapturado, i.e. de pertenecer a L_i, bajo las hipótesis: no hay muerte sobre captura en M_i, todo individuo en M_i tiene la misma probabilidad de sobrevivencia y la probabilidad de captura en M_i es la misma en todos los individuos. Si hay muerte sobre captura en los individuos nuevos, la probabilidad de ser devueltos a la población va a estar ligado a la marca. Pero este fenómeno no presenta problema en la teoría. En este caso ν_i' (probabilidad de ser devuelto a la población para la población marcada) vale 1. La probabilidad de ser devuelto a la población para los individuos no marcados es:

$$\hat{\nu}_i = ^{\circ}$$

$_{i} -_{i} \overline{_{i} -_{i}.}$

La condición: "no hay muerte sobre captura en M_i (población marcada)" es una consecuencia de la definición que se adoptó de L_i, pues puede existir otra definición de L_i, donde la muerte sobre captura no afecte ψ_i. Por ejemplo, si a cada instante t_i se conoce el número de individuos marcados en la población, se define $W_i = M_i,\ \ L_i = M_i(l_i = m_i)$ y la muerte sobre captura en M_i no afecta la probabilidad de pertenecer a L_i (que vale 1).

Observemos que si define $X_i = M_i,\ \ \theta_i = X_i/N_i$ no es la misma para todos los individuos de la población en el caso en que hay inmigración.

Un estimador de la probabilidad ϕ_i de sobrevivencia entre los instantes t_i y t_{i+1} está dado por el cociente:

$$\hat{\phi}_i = \hat{M}_{i+1}/(\hat{M}_i -_i +_i). \tag{16}$$

Bajo la hipótesis que todo individuo en la población tiene la misma probabilidad de sobrevivencia, el número de individuos nuevos B_i en la población entre t_i y t_{i+1}, se estima por:

$$\hat{B}_i = \hat{N}_{i+1} - \hat{\phi}(\hat{N}_i -_i +_i). \tag{17}$$

4.3. Varianzas y covarianzas del modelo modificado

Sabemos que:

$$E(\hat{M}_i) = M_i + (1/\psi_i - 1)(1/p_i - 1) = M_i + (M_i - \bar{m}_i)(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i)$$

$$Var(\hat{M}_i) = M_i(1/\psi_i - 1)(1/p_i - 1) = M_i(M_i - \bar{m}_i)(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i).$$

Utilizando el desarrollo de Taylor a partir de las fórmulas (15), (16) y (17), se tienen las varianzas y covarianzas de los estimadores $\hat{N}_i,\ \hat{\phi}_i$ y $\hat{B}_i$:

$$E(\hat{N}_i) = N_i + \rho_i^{-1}(1/\psi_i - 1)(1/p_i - 1) = N_i + (N_i - \bar{n}_i)(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i) \tag{18}$$

$$Var(\hat{N}_i) = N_i(N_i - \bar{n}_i)(1/\bar{l}_i - 1/\bar{n}_i) \tag{19}$$

$$cov(\hat{N}_i, \hat{N}_j) = 0 \qquad i \neq j$$

$$Var(\hat{\phi}_i) = \phi_i^2 \left[\frac{(M_{i+1} - \bar{m}_{i+1})}{M_{i+1}}(1/\bar{l}_{i+1} - 1/\bar{m}_{i+1}) + \frac{M_i(M_i - \bar{m}_i)}{(M_i - \bar{m}_i + \bar{R}_i)^2}\,(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i) \right] \tag{20}$$

$$cov(\hat{\phi}_{i-1}, \hat{\phi}_i) = -\frac{\phi_{i-1}\phi_i}{M_i - \bar{m}_i + \bar{R}_i}(M_i - \bar{m}_i)(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i) \tag{21}$$

$$cov(\hat{\phi}_i, \hat{\phi}_j) = 0 \qquad j > i+1$$

$$Var(\hat{B}_i) = \frac{B_i^2}{M_{i+1}}(M_i - \bar{m}_i)(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i) + N_{i+1}(N_{i+1} - \bar{n}_{i+1})\frac{1-\rho_{i+1}}{\bar{m}_{i+1}} \tag{22}$$

$$+\phi_i^2 N_i(N_i - \bar{n}_i)\frac{1-\rho_i}{\bar{m}_i} + \frac{M_i}{(M_i - \bar{m}_i + \bar{R}_i)^2}(1/\bar{l}_i - 1/\bar{m}_i)\left[\phi_i \bar{R}_i(1/\rho_i - 1)\right]^2$$

$$+\frac{(N_i - \bar{n}_i)(N_{i+1} - B_i)(1-\rho_i)(1-\phi_i)}{M_i - \bar{m}_i + \bar{R}_i}$$

$$cov(\hat{B}_{i-1}, \hat{B}_i) = \frac{-\phi_i(N_i - \bar{n}_i)(1-\rho_i)}{\bar{m}_i}\left[\frac{B_{i-1}\bar{R}_i(1/\psi_i - 1)}{M_i - \bar{m}_i + \bar{R}_i} + N_i\right] \tag{23}$$

$$cov(\hat{B}_i, \hat{B}_j) = 0 \qquad j > i+1$$

donde $\rho_i = \bar{m}_i/\bar{n}_i$.

Para la expresión de las varianzas y covarianzas en el caso presente se tiene: $W_i = M_i$, y hay que reemplazar r_i' por l_i, $r_i' + Z_i$ por L_i en las formulas (13), (14), (18), (19), (20), (21), (22) y (23). Los estimadores pueden compararsse con los de Jolly-Seber:

$$\begin{array}{lclclcl}
\hat{p}_i & = & \dfrac{\mathbf{r}_i'}{\mathbf{r}_i' + {}_i} & \qquad & \tilde{p}_i & = & \dfrac{\mathbf{r}_i \frac{i}{i}}{\mathbf{r}_i \frac{i}{i} + {}_i} \\
\hat{M}_i & = & {}_i + \dfrac{ii}{\mathbf{r}_i'} & & \tilde{M}_i & = & {}_i + \dfrac{ii}{\mathbf{r}_i} \\
\hat{N}_i & = & {}_i + \dfrac{ii}{\mathbf{r}_i'} & & \tilde{N}_i & = & {}_i + \dfrac{\overset{2}{i\,i}}{\mathbf{r}_{ii}}.
\end{array}$$

Conclusión

Los resultados obtenidos en este trabajo, ayudan a esclarecer la confusión que se establece en el trabajo de Manly y Parr. Es de notar, la similaridad con el modelo de Jolly-Seber, cuando se considera una población abierta (modelo estocástico); caso en que se considera inmigración y emigración. La emigración se supone definitiva, es decir, supone que todo individuo en el momento del muestreo, tiene la misma probabilidad de ser capturado. Así, si un individuo por alguna razón no puede ser observado en el momento de la captura, se considera que no pertenece a la población; situación que puede ser común en la práctica, imponiendo una restricción en la utilización de la técnica. También es importante destacar, que la afirmación *no es necesario suponer que la probabilidad de sobrevivencia sea* *independiente de la edad de los individuos*, que realizan Manly y Parr, es desacertada. En efecto, en el momento de definir la clase $L_i = r'_i + Z_i$, la probabilidad $\phi_i(= L_i/M_i)$, lleva implícito este hecho.

Una generalización de este modelo, ha sido propuesta en [5]. Este modelo es muy general, y discute el caso particular en que, la marca puede traumatizar al individuo por l períodos en la captura y q períodos en la sobrevivencia. Se estudian los casos $l \leq q$ y $l > q$.

Referencias

[1] Jolly G. M. (1965). *"Explicit estimates from capture-recapture data with both death and inmigration–stochastic model"*. Biometrika 52, pp. 225-47.

[2] Manly B. F. J. (1969) *"Some properties of a method of estimating the size of mobile animal population"*. Biometrika 56, pp. 407 -10.

[3] Manly B.F.J. – Parr M.J. (1968) *"A new method of estimating populations size survivorship and birht rate from capture recapture data"*. Trans. Soc. Brit. Ent. 18, pp. 81-9.

[4] Poltronieri J. (1977) *"Capture–marquage–recapture : Ètude de quelques mèthodes statistiques en cinétique des populations"*. Thèse Doctorat Université Paul Sabatier, Toulouse, France.

[5] Poltronieri J. (1980) *"Modelo con diferentes probabilidades de captura y sobrevivencia"*. Cienc. Tec. 4(1,2), pp. 37-48.

[6] Seber G.A.F. (1965) *"A note on the multiple recapture census"*. Biometrika 52, pp. 249-59.