

Mayfield moet: oefeningen in het berekenen van uitkomstsucces

Mayfield, a must: exercises in calculation of nesting success

ALBERT BEINTEMA

Het lijkt zo eenvoudig, het bepalen van broedsucces. Je zoekt een heleboel nesten en kijkt dan welk percentage daarvan uitkomt, zou je zeggen. In de praktijk wordt dat ook vaak zo gedaan. Helaas schuilen er veel addertjes onder het gras en is de hierboven geschetste "klassieke" methode fout.

Ruim 35 jaar geleden toonde Snow (1955) aan dat de klassieke methode een systematische overschatting van het broedsucces geeft, tenzij men alle nesten vanaf de eerste legdag onder controle heeft. In de praktijk zal dat zelden zo zijn. De fout is dat de nesten die verloren gaan vóór ze gevonden kunnen worden, niet meedoen. Ik heb dat wel eens geprobeerd te verduidelijken met een hypothetische vogel die tijdens zijn hele broedduur zware verliezen lijdt door predatie, maar die voor mij zo verborgen leeft dat ik zijn nest pas vlak voor het uitkomen kan vinden, omdat hij dan plotseling een voor mij opvallend gedrag vertoont. Een groot deel van de nesten wordt voortijdig opgegeten en zal nooit door mij worden gevonden. De nesten die ik vlak voor het uitkomen vind, komen vrijwel zeker uit. Als ik concludeer dat het broedsucces bij deze soort zeer hoog is, zit ik dus fout.

Er zijn diverse oplossingen bedacht, zoals de "modified standard method", (Snow 1955, Willis 1981) en de "Woolfenden-Rohwer method" (Willis 1981), waarbij alle nesten die al aanwezig waren aan het begin van de onderzoeksperiode, of nog aanwezig waren aan het einde, buiten de analyse worden gelaten. Ook deze methoden hebben hun bezwaren. Niet alleen moet men een hoop gegevens weggooien, maar ook blijkt de kans groot dat men juist succesvolle nesten weglaat, omdat die langer aanwezig zijn dan mislukte en daardoor meer kans lopen de begin- of einddatum van de onderzoeksperiode te overschrijden.

Dertig jaar geleden kwam Mayfield (1961) met de oplossing. Hij introduceerde de "daily survival rate" (dagelijkse overlevingskans), dat is de kans dat een legsel dat er vandaag ligt, er morgen nog ligt. Door dat getal te verheffen tot de macht gelijk aan het aantal dagen dat het legsel moet liggen om uit te komen (broedduur plus legduur) krijgt men een schatting van de uitkomstkans. Het vervelende van die dagelijkse overlevingskans is dat het voor veel mensen een nietszeggend getal is. Een tabelletje met uitkomst- en verliespercentages, hoe foutief ook, spreekt meer aan. Over de hardnekkigheid

van dit verschijnsel werd eerder geklaagd door Mayfield (1975) en Johnson (1979).

De Mayfield-methode

De dagelijkse overlevingskans p wordt berekend met de volgende formule:

$$p = a/(a+b)$$

Hierin staat a voor het aantal waargenomen "nestdagen" en b voor het aantal verloren gegane nesten. Elk nest onder observatie levert één nestdag per dag op. Dus twee dagen observatie over drie nesten geeft zes nestdagen. De dag van uitkomst geldt als een overleefde nestdag, de dag waarop een nest verloren is gegaan niet. De uitkomstkans H (van Hatching success) is dan:

$$H = p^L$$

waarin L de totale ligduur van het legsel is. Als men onderscheid kan maken tussen verschillende verliesoorzaken, kan men een aparte p berekenen voor iedere verliesoorzaak. De totale uitkomstkans H wordt dan:

$$H = (p_1 \times p_2 \times \dots \text{enz.} \times p_i)^L$$

waarin $p_1 - p_i$ de verschillende dagelijkse overlevingskansen zijn. Wat niet mag, is de afzonderlijke p 's tot de macht L verheffen om zo terug te rekenen naar de verliespercentages voor verschillende oorzaken. De som van die "percentages" zal dan de 100% overschrijden, omdat elk getal voor elke p de kans aangeeft dat het nest uit zou komen als er geen andere verliesoorzaken zouden zijn. Als bijvoorbeeld 99% van alle nesten door vee wordt vertrappt, dan kan men nog hoogstens 1% predatie vaststellen, ook al zou de kans om predatie te overleven 50% zijn.

Gesimuleerde gegevens

Om te demonstreren dat de Mayfield-methode de enige juiste is, heb ik een setje nestgegevens gefabriceerd door middel van computersimulatie. Daarbij heb ik 100 nesten genomen die ik verspreid over 13 dagen heb laten starten, volgens de vol-

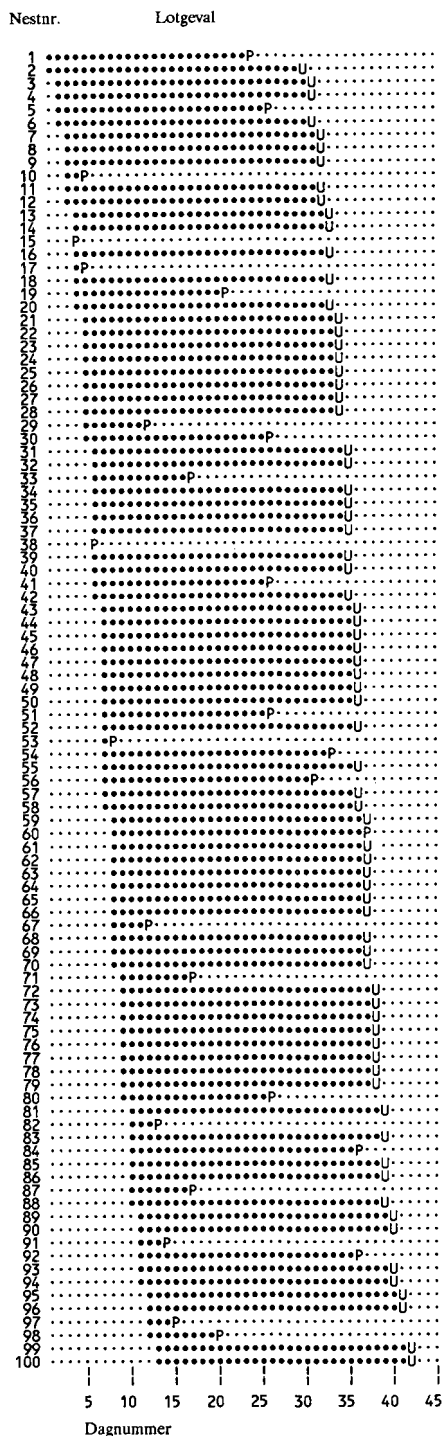
gende frequentieverdeling: 2, 4, 6, 8, 10, 12, 16, 12, 10, 8, 6, 4, 2. Voor ieder legsel heb ik vervolgens voor elke dag vanaf zijn startdatum door middel van loting bepaald of het die dag zou overleven. Dat gebeurde door een willekeurig getal tussen 0 en 1 te loten en dan het nest als gepredeerd te beschouwen als dat getal groter was dan 0.99. Met andere woorden: de dagelijkse overlevingskans bedroeg 0.99 (99%). Als het nest er na 30 dagen nog steeds lag, werd het als uitgekomen beschouwd. De resulterende set gegevens is in zijn geheel afgedrukt in figuur 1.

Broedsucces in de gesimuleerde gegevens

Met een dagelijkse overlevingskans van 0.99 en een ligduur van 30 dagen verwachten we een uitkomst van $0.99^{30} = 0.740$. Toevallig (het resultaat van de loting had best wat af kunnen wijken) is de werkelijke uitkomst in onze set gegevens ook 0.740: 74 keer U (uitgekomen) en 26 keer P (predatie) in figuur 1.

Stel nu dat een onderzoeker op dag 15 in figuur 1 op pad gaat en alle aanwezige nesten vindt. Dat zijn er 90. Daarvan komen er 74 uit, dus hij meet een broedsucces van 0.882 (88.2%). Dat is fout. Nu kan men beargumenteren dat het dom is om pas op dag 15 te beginnen, maar in de praktijk zal het vrijwel altijd zo zijn dat een groot deel van de nesten halverwege hun ligduur gevonden wordt. Zelfs als de onderzoeker op dag 1 begint is het hoogst onwaarschijnlijk dat hij bijvoorbeeld nest 15 of nest 38 uit figuur 1 zal vinden.

Stel dat de onderzoeker op dag 15 de dan aanwezige 90 nesten vindt en vervolgens met Mayfield aan de slag gaat. Hij zal dan 1715 nestdagen vaststellen (tel maar na in figuur 1) en 16 gepredeerde nesten, wat hem een dagelijkse overlevingskans van 0.9908 oplevert en een uitkomst van 0.7569 (75.69%). Dat is erg dicht bij de waarheid. We kunnen het de onderzoeker een stuk gemakkelijker maken. Stel dat hij slechts twee keer op pad gaat: op dag 15 vindt hij die 90 nesten en op dag 35 gaat hij kijken wat daarvan terecht is gekomen. Aan de verdwenen nesten kan hij zien of ze gepredeerd dan wel uitgekomen zijn. Van een verdwenen nest neemt hij aan dat het halverwege de controleperiode uitgekomen dan wel gepredeerd is, dat is dus op dag 25, de zogenaamde "mid-point assumption" van Johnson (1979). Op dag 35 treft de onderzoeker 55 nesten aan, waarvan er negen bezig zijn uit te komen. Er zijn 35 nesten verdwenen, waarvan er 22 zijn uitgekomen en 13 gepredeerd. Een en ander levert hem een schatting van 1450 nestdagen op, met als resultaat een dagelijkse overlevingskans van $1450/(1450+13) = 0.9911$ en een uitkomstsucces van 0.765 (76.5%). Dat is dus nog steeds erg dicht bij de waarheid.



Figuur 1. Gesimuleerde set nestgegevens met een dagelijkse overlevingskans van 0.99 (• = nest aanwezig, U = nest uitgekomen, P = nest gepredeerd). Simulated set of nest records using a daily survival rate of 0.99 (• = nest present, U = nest hatched, P = nest predated).

Vergelijkbaarheid van gegevens

Stel dat onze onderzoeker de vraag krijgt weidevogelgebieden met elkaar te vergelijken wat betreft predatiedruk en het effect van vertrapping door vee. Hiervoor heb ik gegevens gesimuleerd met twee verschillende dagelijkse overlevingskansen voor predatie (respectievelijk 0.99 en 0.98), elk met en zonder vertrapingsverliezen door vee. Voor de situaties met vee heb ik een aparte dagelijkse overlevingskans voor vertrapping (v) geïntroduceerd. Hiervoor heb ik een waarde aangehouden van 0.95, wat ongeveer overeenkomt met het effect van permanente begrazing met vijf pinken per ha voor een gemiddelde weidevogel (Beintema & Müskens 1987). Dit levert vier combinaties op, waarvan er één reeds gegeven is in figuur 1. De lotgevallen in deze vier situaties en de conclusies van de onderzoeker die op dag 15 begint waar te nemen, zijn samengevat in tabel 1. Over de conclusies kunnen we kort zijn: de overschatting van het broedsucces volgens de "klassieke methode" neemt toe (tot meer dan 100%) naarmate het broedsucces lager is, terwijl de schattingen volgens Mayfield keurige resultaten opleveren.

Stel nu dat de onderzoeker wel alle nesten gevonden heeft vanaf dag 1 en dus als resultaat de getallen vindt zoals vermeld onder "output" in tabel 1. Als hij zijn resultaten dan presenteert in een klassieke tabel met percentages lotgevallen, kan daaruit nooit worden afgeleid dat de kans op predatie in gebied 1, met 26% gepepredeerde nesten, gelijk is aan die in gebied 3, met 13% gepepredeerde nesten. Het helpt ook niet om de predatie alleen te berekenen over de niet vertrapte nesten: de percentages gepepredeerde nesten worden dan immers respectievelijk 26 en 42. Onze conclusie moet zijn dat tabel-

len met elkaar uitsluitende percentages lotgevallen, zoals we die zo vaak zien (nog afgezien van principiële schattingsfouten), niet zonder meer met andere resultaten vergeleken kunnen worden en daarvoor dus betrekkelijk waardeloos zijn. Schattingen volgens Mayfield kunnen daarentegen wel onderling worden vergeleken.

Variabele dagelijkse overlevingskansen

De Mayfield-methode gaat ervan uit dat de dagelijkse overlevingskansen over de waarnemingsperiode constant is. Is dat niet het geval, dan kan men een gemiddelde kans berekenen, maar men loopt het risico dat de uitkomst beperkt bruikbaar is. Het kan bijvoorbeeld zijn dat de waarnemingsperiode niet representatief is voor het seizoen. Ook levert zo'n gemiddelde waarde foutieve resultaten op als men een effectvoorspelling voor een ingreep wil doen op een bepaald tijdstip. Men heeft dan de voor dat tijdstip geldende overlevingskansen nodig. Voor weidevogels is aangetoond dat de dagelijkse overlevingskansen voor predatie aan het begin en aan het eind van het seizoen lager is dan gedurende de piek, wanneer er de meeste nesten zijn (Beintema & Müskens 1987). In zo'n geval moet men het seizoen in stukken hakken en voor elke deelperiode een aparte waarde berekenen. Een probleem kan zijn dat men daarvoor erg veel gegevens nodig heeft.

Indien er in de nestelperiode verschillende fasen zijn waarvoor men verschillende dagelijkse overlevingskansen verwacht, moet men de gegevens voor deze perioden opsplitsen. Dit is bijvoorbeeld het geval bij het verschil tussen broedfase en kuikenfase in nesten van nestblijvers (Mayfield 1961, 1975). Bij weidevogels blijkt er een groot verschil te zijn tussen legfase en broedfase, waarbij de eieren tijdens de legfase een grotere kans lopen te verdwijnen dan daarna (Beintema & Müskens 1987).

Een extreem geval van variabele overlevingskansen wordt gevormd door eenmalige vernietigingsacties, zoals voor weidevogels bij maaien het geval is. De dagelijkse overlevingskansen ten aanzien van maaien is 1.0 op dagen waarop niet gemaaid wordt en 0.0 op dagen waarop dat wel het geval is. Daar is weinig onderzoek voor nodig. In dit geval is het niet goed om een gemiddelde waarde over het seizoen te berekenen. Bij het vergelijken van twee verschillende maaidata, die allebei nog vóór de eerste geboortedatum liggen en dus toch even desastreus zijn, zou de latere van de twee een hogere overlevingskansen te zien geven omdat er dan meer nestdagen worden gescoord. Om maaiverliezen aan te geven, moeten we toch teruggrijpen op percentages, maar dan alleen voor de dagen waarop wordt gemaaid. Men kan het maaiverlies dan uitdrukken als percentage van de op het moment van maaien aanwezige nesten. In principe geldt nog

Tabel 1. Simulatie van vier sets gegevens en de conclusies die een onderzoeker uit deze data zou kunnen trekken. Input: p = dagelijkse overlevingskans predatie, v = dagelijkse overlevingskansen vertrapping, H_e = verwacht broedsucces = $(p \times v)^{30}$. Output: 100 nesten, waarvan U uitgekomen, P gepepredeerd en V vertrap; H = werkelijk broedsucces. Conclusies bij onderzoek vanaf dag 15: H_o = ogenschijnlijk broedsucces, p_o = schatting van p volgens Mayfield, v_o = idem voor v . *Simulation of four data sets, and the possible conclusions of an investigator. Input: p = daily survival rate for predation, v = daily survival rate for trampling by cattle, H_e = expected hatching rate = $(p \times v)^{30}$. Output: 100 nests, with U hatched, P predated, and V trampled; H = real hatching rate. Conclusions from investigations started at day 15: H_o = apparent hatching rate, p_o = estimated p according to Mayfield, v_o = idem for v .*

gebied area	input input			output output				conclusies conclusions		
	p	v	H_e	U	P	V	H	H_o	p_o	v_o
1	0.99	1.00	0.740	74	26	0	0.740	0.822	0.991	1.000
2	0.98	1.00	0.545	52	48	0	0.520	0.667	0.981	1.000
3	0.99	0.95	0.159	18	13	69	0.180	0.305	0.993	0.952
4	0.98	0.95	0.117	10	25	65	0.100	0.222	0.982	0.949

steeds het probleem van de elkaar wederzijds uitsluitende verliespercentages, maar over het maaitijdstip gemeten zullen alle andere verliezen tezamen verwaarloosbaar klein zijn.

Het kan ook zijn dat de kans om te worden gepredeerd per nest verschilt, door individuele verschillen in de mate van bescherming. Dit kan ertoe leiden dat de minst beschermde nesten het eerst worden gepredeerd en de best beschermde het langst blijven liggen. Men vindt dan een in de loop van het seizoen toenemende dagelijkse overlevingskans, die tot valse conclusies aanleiding kan geven. Nog erger is het, als de nesten die voor de predator het moeilijkst zijn te vinden, ook door de onderzoeker eerder over het hoofd worden gezien, waardoor de steekproef eenzijdig uitvalt en een te hoge predatie te zien geeft. Het is overigens goed om op te merken dat dit verschijnsel niets heeft te maken met de Mayfield-methode of met welke andere bewerkingsmethode dan ook, omdat de fout al in de verzamelde gegevens zit.

De vraag of de onderzoeker door zijn aanwezigheid de kans op predatie verhoogt, kan worden opgelost door in het controleschema ook intervallen van één dag op te nemen en hiervoor een aparte p te berekenen, waarmee men de overige waarden kan corrigeren (Bart 1977). De veronderstelling is daarbij dat die verhoogde predatiekans alleen geldt voor de dag volgend op het controlebezoek. Een probleem is dat men voor het verkrijgen van voldoende nestdagen wel erg veel intervallen van een dag moet inbouwen.

Gedeeltelijke verliezen

In de nesten die ten slotte succes hebben, komen niet altijd alle eieren uit. Eieren kunnen onvruchtbaar zijn, ze kunnen breken, weggrollen of gestolen worden. Om de gedeeltelijke verliezen in het uiteindelijk broedsucces mee te nemen, maken sommige onderzoekers gebruik van eidagen in plaats van nestdagen, om zo te komen tot een dagelijkse

overlevingskans voor een ei. Dit is niet correct. Uitgangspunt bij de berekeningsmethode is dat de overlevingskansen van dag op dag en van nest tot nest onafhankelijk van elkaar zijn. Voor eieren is dat niet het geval. Kievitseieren hebben bijvoorbeeld de neiging in groepjes van vier te verdwijnen. Ook als een predator eerst één ei meeneemt, is de kans dat hij de dag daarop een tweede ei ophaalt sterk verhoogd. Walters (1988) loste het probleem op door alleen binnen de groep succesvolle nesten naast de p -waarde een aparte q -waarde te introduceren voor de dagelijkse overlevingskans van eieren of kuikens, in de veronderstelling dat binnen deze groep die kwestie van de afhankelijkheid niet zo sterk speelt. De totale overlevingskans wordt dan:

$$H = p^L \times q^L$$

of nog ingewikkelder als men onderscheid moet maken tussen verschillende fasen (leg-, broed-, kuikenfase). Walters (1988) voegt daarnaast nog een aparte correctiefactor toe voor eieren die niet uitkomen omdat ze onvruchtbaar zijn.

De midpoint assumption en het gebruik van voorkennis

Zoals Johnson (1979) zelf opmerkt, is de midpoint assumption in principe niet correct. Dat is te zeggen: eigenlijk moet men het midpoint niet halverwege de verstreken tijd kiezen, maar halverwege het aantal nesten dat tijdens de verstreken periode is verdwenen. Dat tijdstip is niet zonder meer vast te stellen. Bij een constante dagelijkse overlevingskans zal elke dag een vast percentage van de dan nog aanwezige nesten verdwijnen. In absolute aantallen zullen er in het begin dus meer nesten per dag verdwijnen dan later. Het aantal nog aanwezige nesten zal een logaritmisch aflopende curve te zien geven en de helft van het aantal verdwenen nesten zal weg zijn vóór 50% van de tijd verstreken is. De midpoint assumption geeft dus een overschatting van het aantal nestdagen en een overschatting van de dagelijkse overlevingskans.

Miller & Johnson (1978) vonden dat het beter was om het moment van verdwijnen te schatten op 40% van de verstreken tijd, maar in principe hangt dit moment af van de overlevingskans. Hoe lager die is, hoe verder dit tijdstip van 50% van de verstreken tijd zal afwijken. Ook wordt de fout die men maakt met de midpoint assumption, groter naarmate het interval tussen twee controles langer wordt. Als voorbeeld zijn in tabel 2 een aantal percentages van de verstreken tijd gegeven waarop 50% van de verdwenen nesten weg is, voor drie waarden van p en drie lengtes van het controle-interval. In de praktijk zal in veel gevallen de onzekerheid die voortkomt uit een te kleine steek-



Nest van Grutto, mei 1984, Schaalsmeerpolder NH (Joke E. Winkelman). Nest of Black-tailed Godwit *Limosa limosa*.

Tabel 2. Percentage van de verstreken tijd waarop 50% van waargenomen nestverliezen heeft plaatsgevonden, voor drie waarden van de dagelijkse overlevingskans p en drie waarden van het controle-interval I (dagen). Tussen haakjes: aantal dagen afwijking van midpoint assumption. *Percentage of time elapsed when 50% of all observed nests losses have taken place, for three values of the daily survival rate p , and three values for the length of the observation interval I (days). In parentheses: deviation from midpoint assumption (days).*

I	p					
	0.95		0.97		0.99	
10	43.7%	(0.6)	46.2%	(0.4)	48.8%	(0.1)
20	37.7%	(2.4)	42.5%	(1.5)	47.5%	(0.5)
30	32.4%	(5.3)	39.0%	(3.3)	46.2%	(1.2)

proef groter zijn dan de fout die men met de midpoint assumption maakt. Laten we even teruggaan naar de onderzoeker die op dag 15 en dag 35 door figuur 1 heen gaat. Met de midpoint assumption vond hij 1450 nestdagen. Met de 40% methode van Miller & Johnson (1978) zou hij de 35 verdwenen nesten niet op dag 10 van het controle-interval van 20 dagen hebben laten verdwijnen, maar op dag 8. Dat zou hem 70 nestdagen minder hebben opgeleverd en een dagelijkse overlevingskans van 0.9907 in plaats van 0.9911. Dit verschil is verwaarloosbaar klein ten opzichte van de spreiding die bij de steekproefgrootte hoort, zoals we later zullen zien (figuur 2).

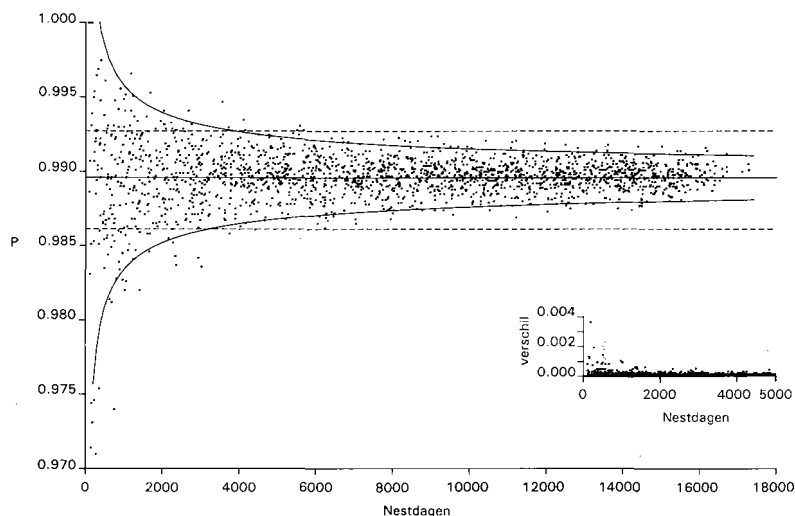
Onze onderzoeker heeft nog een fout gemaakt: hij heeft de midpoint assumption niet alleen losgelaten op de gepredeerde nesten, maar ook op de uitgekomen nesten. Daarvan had hij kunnen weten dat die op dag 25 (midpoint) of dag 23 (40% mid-

point) nooit uit hadden kunnen zijn. De vroegst mogelijke uitkomstdatum is immers per definitie dag 30! Hij had dus zijn midpoint moeten kiezen ergens tussen dag 30 en dag 35, laten we zeggen op dag 33. Dat levert per uitgekomen nest tien nestdagen meer op dan in de laatste berekening, en een dagelijkse overlevingskans van 0.9919, dat is nog steeds ruim binnen de spreiding die bij de steekproefgrootte hoort.

Voorkennis over uitkomstdata kan men halen uit eerder onderzoek. Ook kan men voor ieder gevonden nest de uitkomstdatum schatten met behulp van methoden om het bebroedingsstadium van eieren te bepalen (van Paassen *et al.* 1984). Het is echter nuttig om in te zien dat er in de bepaling van het aantal nestdagen een grote mate van tolerantie zit. Voor gepredeerde nesten blijft de midpoint assumption (of een modificatie daarvan) uiteraard gewoon van kracht.

Steekproefgrootte

Ten slotte een veel gehoorde vraag: hoeveel nesten moet ik vinden om een behoorlijke schatting van de dagelijkse overlevingskans te kunnen maken? Om dit te onderzoeken, heb ik nog eens een set gegevens bijeen gesimuleerd, maar nu van 10 000 nesten (een hele populatie), volgens dezelfde specificaties als voor figuur 1, maar met 100 keer zoveel nesten voor iedere startdatum. Hieruit heb ik 2000 keer een onderzoeker met verschillende vindkansen, variërend van 1% tot 10%, een setje nesten laten vinden op dag 15 en daaruit dan laten bepalen



Figuur 2. Variatie in de schatting van de dagelijkse overlevingskans p als functie van de steekproefgrootte (uitgedrukt in nestdagen). Getrokken lijnen: 95% betrouwbaarheidsinterval voor $p = 0.99$; stippellijnen: traject waarbinnen p een schatting van het broedsucces geeft met een nauwkeurigheid van 10%, als de broedduur 30 dagen bedraagt. Inset: verschil tussen p berekend met getelde nestdagen en met geschat aantal nestdagen. *Variation in estimated daily survival rate p as a function of sample size (expressed in nest days). Drawn lines: 95% confidence interval of $p = 0.99$; broken lines: range of p resulting in a 10% accurate estimate of the hatching rate, when the incubation period is 30 days. Inset: difference between p calculated using counted nest days and estimated number of nest days.*

op dag 35. De resultaten zijn weergegeven in figuur 2, uitgezet tegen het aantal nestdagen dat aan de waarnemingen ten grondslag ligt. De getrokken lijnen geven het 95% betrouwbaarheidsinterval weer van $p = 0.99$ als functie van het aantal nestdagen. Dit interval is gedefinieerd als het traject dat 1.96 maal de standaardafwijking (sd) ter weerszijden van het gemiddelde beslaat. De kans dat een waarneming binnen dit traject valt is 95%. In het onderhavige geval moet het betrouwbaarheidsinterval asymmetrisch zijn, omdat p nooit groter dan 1 kan zijn. Als p dicht bij 1 ligt kunnen naar beneden toe grotere fouten gemaakt worden dan naar boven. Om een asymmetrisch interval te berekenen is transformatie van de gegevens nodig. Dit kan op verschillende manieren, bijvoorbeeld door de logaritme van de gevonden waarden te nemen. Ik ga hier in dit verband niet op in; figuur 2 laat zien dat de asymmetrie pas een rol gaat spelen als p heel dicht bij 1 komt. Zie ook Walters (1988). De standaardafwijking kan berekend worden met de formule (Johnson 1979):

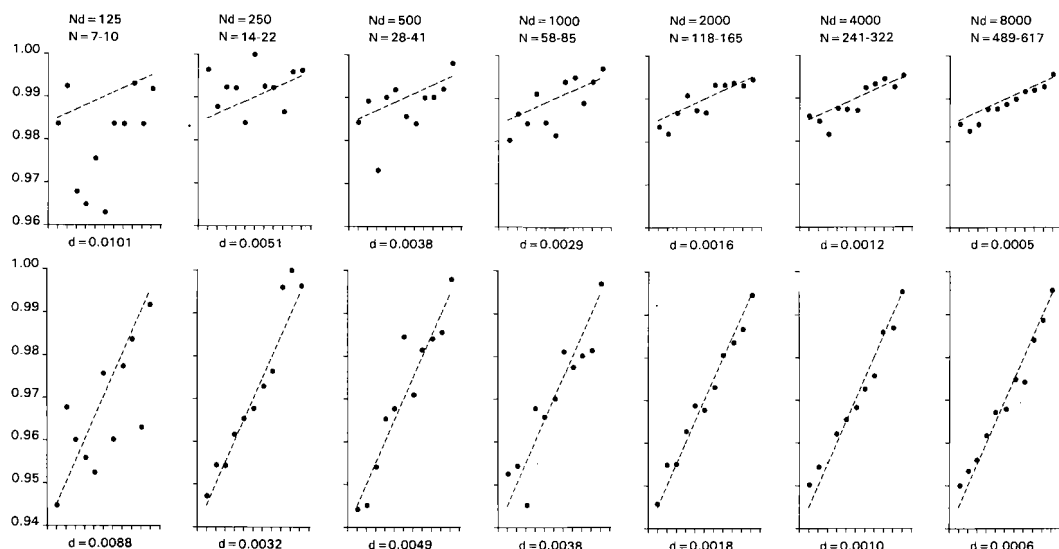
$$sd = \sqrt{((a-b) \times b/a^3)}$$

Walters (1988) geeft een alternatieve formule, die dezelfde uitkomst geeft. De horizontale stippellijnen geven het traject aan waarbinnen p moet vallen om bij een ligduur van 30 dagen de uitkomst H binnen 10% nauwkeurig te schatten. Om die nauwkeurigheid te halen is dus een steekproef van 4000 nestdagen nodig. Onze onderzoeker heeft daar doorgaans zo'n 300 nesten voor nodig.

Om nog eens te onderstrepen hoe onbelangrijk

de fout is die men introduceert door het aantal nestdagen te schatten (midpoint assumption en dergelijke) in plaats van te tellen, heb ik onze onderzoeker in die 2000 steekproeven ook het aantal nestdagen precies laten tellen. Wat voor verschil dat oplevert in de schatting van p is in figuur 2 weergegeven in een insetje (zelfde schaal), alleen voor minder dan 5000 nestdagen. Daarboven loopt dit verschil steeds verder terug, tot waarden rond de 0.0001.

Het 95% betrouwbaarheidsinterval geeft het scheidend vermogen aan als we twee waarden van p met elkaar willen vergelijken. Hoe groter het verschil dat we willen aantonen, hoe kleiner de steekproef waarmee we kunnen volstaan. Ook is het van belang of men twee situaties wil vergelijken of meer. Dit is geïllustreerd in figuur 3. Hiervoor heb ik 22 populaties gesimuleerd van elk 10 000 nesten, met verschillende dagelijkse overlevingskansen, in twee series van elf. In de eerste serie (zeven maal gebruikt voor de bovenste reeks in figuur 3) liepen de dagelijkse overlevingskansen op van 0.985 tot 0.995 met stappen van 0.001, in de tweede (onderste reeks in figuur 3) van 0.945 tot 0.995 in stappen van 0.05. Deze waarden liggen op de stippellijntjes in de figuur. In elk van deze 22 populaties werd onze onderzoeker zeven maal losgelaten, om voor zeven steekproefgroottes (gerekend naar aantal nestdagen) p te berekenen. Figuur 3 laat zien dat we een verschil van 0.001 bij 8000 nestdagen (deelfiguur rechtsboven) nog steeds niet met zekerheid kunnen vaststellen: punt 2 geeft een lagere uitkomst dan punt 1; tussen punt 4 en 5 wordt geen verschil gevonden. Bij 4000 nest-



Figuur 3. Nauwkeurigheid en steekproefgrootte (Nd = steekproefgrootte in nestdagen voor elk punt, N = aantal nesten dat daarvoor nodig was; stippellijn: verwachte waarden, d = gemiddelde afwijking van de verwachte waarde). Accuracy and sample size (Nd = sample size in nest days, for each point, N = number of nests needed for that; broken line: expected values, d = average deviation from expected value).

Jonge Scholekster, 24 mei 1989, Zaanstreek (A. C. Zwaga). *Oystercatcher Haematopus ostralegus*.



dagen of minder is de helft van dergelijke paarsgewijze vergelijkingen al fout (elke serie van elf geeft ons tien paren van aangrenzende punten). Ook bij een aan te tonen verschil van 0.005 is bij 8000 nestdagen nog geen zekerheid (vergelijking van punt 7 en 8 in deelfiguur rechtsonder geeft een foutieve uitkomst), maar we zien dat we bij 2000 nestdagen al negen van de tien keer goed zitten. Willen we een hele serie situaties vergelijken, dan kunnen we met minder waarnemingen per situatie volstaan: bij kleine verschillen komt de trend bij 500 nestdagen (per situatie: het hele onderzoek beslaat dan nog steeds 5500 nestdagen) tevoorschijn, bij grote verschillen al bij veel minder nestdagen.

Het scheidend vermogen (95% betrouwbaarheidsinterval) hangt niet alleen af van het aantal nestdagen, maar ook van de waarde van p zelf. Bij lagere p -waarden is de nauwkeurigheid geringer. Weet men van te voren wat voor waarde van p men ongeveer denkt te vinden en hoeveel nestdagen men denkt te kunnen halen, dan kan men uit deze p en a in de eerste formule van Mayfield berekenen welke b daarbij hoort en dan via de formule van Johnson de nauwkeurigheid schatten die men zal behalen. Beschikt men over klassieke broedsuccesgegevens, dan kan men daaruit een eerste ruwe schatting van p maken met de methode van Green (1989), die gebaseerd is op de wetmatigheid dat de overschatting door de klassieke methode toeneemt met afnemend broedsucces (vergelijk tabel 1).

Het aantal nestdagen dat men nodig heeft, hangt

dus af van de eisen die men stelt en van de verwachte resultaten. Als vuistregel zou men kunnen hanteren dat men per proefsituatie minstens 1000 nestdagen nodig heeft. Hoeveel nesten daarvoor nodig zijn hangt af van de maximale controleduur (die mede bepaald wordt door de broedduur) en de overlevingskans (hoe sneller de nesten verdwijnen, hoe minder nestdagen er gemiddeld per nest worden gescoord). Vooronderzoek is dus erg belangrijk, ook om de juiste voorkennis te kunnen gebruiken bij het schatten van het aantal nestdagen. Duidelijk is dat de onderzoeker er verstandig aan doet zijn controle-intervallen zo lang mogelijk te kiezen (met bijvoorbeeld inderdaad slechts één controle per nest) en de daardoor vrijkomende tijd te besteden aan het vergroten van zijn steekproef.

Summary

This paper demonstrates why the classical "standard method" of calculating nesting success (percentage of nests found hatching) is wrong, and why the Mayfield (1961, 1975) method (calculating the daily survival rate p using $p = a/(a+b)$, where a = total exposure in nest days and b = number of nests lost) is not only right, but also the only way to make different studies comparable, when more than one cause of nest loss is operating. This was demonstrated by means of computer simulation of nest losses in a population, and simulating activities of investigators collecting data in these populations. Figure 1 gives one simulated data set, table 1 shows the possible conclusions of an investigator comparing four sets with different properties.

This paper also discusses the consequences of survival

rates not being constant, partial losses within nests, the methods of estimating the number of nest days, and the accuracy of the method in relation to sample size (fig. 2). In order to achieve maximum accuracy, the investigator is strongly advised to maximize his number of nest days, by minimizing his number of visits to nests found, and use his time to find new nests instead. Even over very long intervals between two visits, the error introduced by estimating the number of nest days (how to decide when nests have disappeared during the interval) is negligible as compared to the error caused by sample size.

A priori knowledge is important to estimate nest days when using very long intervals between checks, and can be used to estimate the expected accuracy for a certain sample size. For expected values of p and a one can calculate b from Mayfield's formula, and then use Johnson's (1979) formula $sd = \sqrt{((a-b) \times b / a^3)}$ for the standard deviation of p . Thus, one can estimate which differences can be detected when a certain sample size is used, or what sample size will be needed to detect a certain difference.

Literatuur

- BART J. 1977. Impact of human visitations on avian nesting success. *Living Bird* 16: 187-192.
- BEINTEMA A. J. & MÜSKENS G. J. D. M. 1987. Nesting success of birds breeding in Dutch agricultural grasslands. *J. appl. Ecol.* 24: 743-758.
- GREEN R. E. 1989. Transformation of crude proportions of nests that are successful for comparison with Mayfield estimates of nest success. *Ibis* 131: 305-306.

- JOHNSON D. H. 1979. Estimating nest success: the Mayfield method and an alternative. *Auk* 96: 651-661.
- MAYFIELD H. 1961. Nesting success calculated from exposure. *Wilson Bull.* 73: 255-261.
- 1975. Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bull.* 87: 456-466.
- MILLER H. W. & JOHNSON D. H. 1978. Interpreting the results of nesting studies. *J. Wildl. Manage.* 42: 471-476.
- VAN PAASSEN A. G., VELDMAN D. H. & BEINTEMA A. J. 1984. A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl* 35: 173-178.
- SNOW D. W. 1955. The breeding of Blackbird, Song Thrush and Mistle Thrush in Great Britain, Part III. Nesting success. *Bird Study* 2: 169-178.
- WALTERS J. 1988. Broedgegevens van de Ekster *Pica pica*. *Limosa* 61: 33-39.
- WILLIS E. O. 1981. Precautions in calculating nest success. *Ibis* 123: 204-207.

Albert J. Beintema, DLO-Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, Postbus 9201, 6800 HB Arnhem

Aanvaard voor opname 4 mei 1992