

Vogelwarte 47, 2009: 45 – 53
© DO-G, IFV, MPG 2009

Grundlagen der Bestandserfassung und Folgerungen für die Datenerfassung und -analyse in großräumigen Monitoringprogrammen

Marc Kéry, Hans Schmid und Niklaus Zbinden

Kéry M, Schmid H & Zbinden N 2009: Foundations of bird surveys and implications for the collection and analysis of data in large-scale monitoring programs. *Vogelwarte* 47: 37-45

Large-scale monitoring programs represent a two-level, nested sampling scheme: first, a spatial sample of quadrats or other study sites is selected, within which a second sample, of individuals, occupied quadrats or species, is chosen. To produce meaningful numbers, a monitoring program ought to be based on a spatial probability sample, otherwise the inferences obtained may be biased with respect to the desired statistical population about which one wants to learn something. Moreover, all bird counts and detection-nondetection records (misleadingly also called “presence-absence data”) are binomial random variables, much like the flip of a coin. The binomial distribution is the theoretical basis of all animal or plant surveys and explains and predicts all of their most salient features: 1. repeated counts C vary automatically, even under identical conditions; 2. on average, a count amounts to a proportion p of true population size N , where p is the detection probability, and 3. any comparison between two or more counts represents the simultaneous comparison of the associated true population size N and of the detection probability p . For instance, a temporal trend in counts may be due to a genuine trend in the underlying population size or to a trend in detection probability or to a combination of the two. Any direct interpretation of counts always implies one of two assumptions, either that of $p = 1$ or that of $p < 1$ constant. It is useful to think about the genesis of bird counts in a hierarchical way. In a first random process, the true population sizes are generated. In a second random process, the actual counts are generated conditional on these true population sizes and on detection probability. For inference about the underlying true population size free from distorting effects of the observation process, extra information is required, which usually comes as distance information or as repeated observation of a system within a period of closure. Then, distance sampling and capture-recapture methods can be used to estimate true population size or true distributions, corrected for imperfect detection. During the past few years, we have used data from the Swiss breeding bird survey MHB to experiment with, adapt and develop several such methods of the capture-recapture type. Here, we review these briefly, describe some of our key findings and provide pointers to more specific work. These methods correct counts and detection-nondetection data for the binomial observation error inherent in all bird observations. We believe that use of these methods is hard to avoid in a monitoring program if absolute population size or the absolute extent of distributional ranges, corrected for imperfect detection, are required, or if one needs to correct for “dangerous patterns” in detection probability, for instance time trends in p .

✉ MK, HS & NZ: Schweizerische Vogelwarte, CH-6204 Sempach, Schweiz. E-Mail: marc.kery@vogelwarte.ch

1. Einleitung

Monitoringprogramme stellen immer Stichprobenerhebungen aus Populationen dar. Damit die resultierende Stichprobe in Bezug auf die statistische Gesamtpopulation, also z. B. jene eines Landes, interpretierbar bleibt oder wird, müssen die zwei grundlegenden Prinzipien der Bestandserfassung beachtet werden (Yoccoz et al. 2001; Kéry 2008b, 2008d; Kéry & Schmidt 2008; Nichols & Williams 2006): (1) Räumliche Stichproben und (2) Binomiale Zählungen.

Das **Prinzip der räumlichen Stichprobe** besagt, dass nur bei definiert zufälliger Wahl der Probeflächen die Stichprobe im Durchschnitt repräsentativ für das ganze Land ist. „Definiert zufällig“ bedeutet rein zufällig, geschichtet zufällig, adaptiv zufällig (siehe einschlägige Lehrbücher über Stichprobenerhebungen, z. B. Thompson 2002).

In der Praxis mögen zwar Abweichungen vom Ideal der zufälligen Stichprobe in vielen Fällen unumgänglich sein. Man muss sich aber bewusst sein, dass man mit

jedem Kompromiss zu Gunsten der praktischen Realisierbarkeit riskiert, dass die untersuchte Stichprobe an Flächen nicht mehr für die gewünschte statistische Grundgesamtheit, z. B. die ganze Schweiz oder für das ganze Bundesland Schleswig-Holstein, aussagekräftig ist. Im schlimmsten Fall lässt sich gar keine Grundgesamtheit mehr eruieren, für welche die effektiv untersuchte Stichprobe informativ ist. Bei nicht zufälliger Flächenauswahl kann man zwar grundsätzlich versuchen, den räumlichen „Selection Bias“ hinterher durch statistische Modelle zu eliminieren. Das bedingt aber, dass die wesentlichen Faktoren, bezüglich welcher die Stichprobe von der Grundgesamtheit abweicht und nach denen hinterher dann gewichtet werden kann, bekannt sind. Das ist eine schwierige Aufgabe.

Das **Prinzip der binomialen Zählungen** besagt, dass nur ein Anteil p aller vorhandenen Vögel (N) auch effektiv beobachtet wird, so dass Vogelzählungen Z , wenn es keine Doppelzählungen gibt, immer binomial ver-

teilte Zufallsgrößen sind. Das kann man auch so schreiben: $Z \sim \text{Bin}(N, p)$. Bei dieser Beschreibung des Beobachtungsprozesses, welcher die Zählungen Z generiert, entspricht N dem realen lokalen Bestand, und p kann als Antreffwahrscheinlichkeit (auch Beobachtbarkeit oder „Detection Probability“) bezeichnet werden.

Die anschaulichste Analogie zu Vogelzählungen sind Münzwürfe. Der Fall einer Bestandsaufnahme auf einer von 16 Grünfinken besiedelten Probefläche, von denen jeder eine 40-prozentige Chance hat, gesehen oder gehört zu werden, kann durch folgendes Bild illustriert werden: Alle 16 Grünfinken werfen nacheinander dieselbe gezinkte Münze, die in 40% der Fälle mit Kopf nach oben landet, und nur jene Grünfinken, die Kopf werfen, werden auch gesehen. In der Praxis werfen natürlich nicht alle Vögel dieselbe Münze. Vielmehr wird die Antreffwahrscheinlichkeit p von vielerlei Faktoren beeinflusst. Dennoch ist es für ein grundsätzliches Verständnis des Beobachtungsprozesses nützlich, sich diesen zunächst so einfach als möglich vorzustellen. Zusätzliche Komplexität wie ein variables p kann in die Analysemethoden durchaus eingebaut werden und ändert die grundsätzlichen Dinge nicht.

Übrigens beachte man, dass das hier beschriebene Konzept von Bestandserhebungen Doppelzählungen ausschließt: Wenn diese häufig sind, wie vielleicht beim Zählen großer Vogelschwärme oder bei Bestandsaufnahmen einer Art mit großer Revierdichte oder sehr mobilen Individuen (Hänfling), so entsprechen die Zählungen nicht einer einfachen binomialen Zufallsgröße, sondern man kann sie sich als die Summe von zwei binomialen Prozessen vorstellen. Der erste beschreibt das Übersehen vorhandener Vögel („falsch-negativer Irrtum“), der zweite das „Sehen nicht vorhandener Vögel“ („falsch-positiver Irrtum“), also z. B. die Beobachtung von Vögeln, die bereits gezählt wurden oder von solchen der Art B, die irrtümlich als Art A bestimmt werden. Doppelzählungen werden bei der konventionellen Interpretation von Vogelzählungen überhaupt nicht berücksichtigt. Doch auch mit formalen Analysemethoden ist ihre Behandlung schwierig und wurde erst in jüngster Zeit zum Forschungsobjekt (siehe z. B. Royle & Link 2006 für Site-Occupancy-Modelle mit falsch-positiven Irrtümern). Es ist zu erwarten, dass hier in Zukunft Fortschritte erzielt werden, doch vorderhand sollte man sich merken, dass Systeme mit vielen Doppelzählungen nicht mit den hier vorgestellten Methoden analysiert werden sollten und ehrlicherweise im Moment weitgehend formal uninterpretierbar bleiben.

2. Grundlegende Eigenschaften von Vogelzählungen

Die Analogie des Münzwurfs verdeutlicht folgende zentrale Eigenschaften von Bestandserhebungen in ausgezeichneter Weise:

(1) Vogelzählungen besitzen sozusagen eine „eingebaute Streuung“, d. h. wiederholte Zählungen streuen **auch unter identischen Bedingungen** fast immer (Kéry 2008b, c, d). Vogelzählungen können nur in folgenden drei Ausnahmefällen in Wiederholungen immer gleich sein: wenn $N = 0$, also wenn es gar nichts zu zählen gibt, wenn $p = 0$, also wenn die Vögel unsichtbar/unhörbar sind, oder wenn $p = 1$, also wenn man wirklich jeden Vogel immer sieht.

(2) Obwohl man über eine einzelne Zählung wenig Bestimmtes aussagen kann, wissen wir sehr viel über den sogenannten Erwartungswert einer Bestandserhebung, also das durchschnittliche Verhalten von vielen, wiederholten Zählungen. Das statistische Modell der Binomialverteilung besagt nämlich, dass Zählungen im Durchschnitt gleich $N \times p$ betragen, also dass wir im obigen Grünfinkenbeispiel $16 \times 0,4 = 6,4$ Finken zählen werden. Ohne Doppelzählungen kann die Zählung auch maximal gleich dem wirklichen Bestand sein; also wird man die wirklichen Bestände in der Natur häufig unterschätzen.

Auch das Ausmaß der „eingebauten Streuung“ ist bekannt: Eine binomial verteilte Zufallsgröße, also z. B. eine Vogelzählung, streut mit einer Standardabweichung gleich $\sqrt{N \times p \times (1 - p)}$, also im Grünfinkenbeispiel mit $\sqrt{16 \times 0,4 \times (1 - 0,4)} = 1,96$.

Maximal wird die Streuung (und werden somit auch die Differenzen zwischen wiederholten Vogelzählungen) bei gegebener Bestandsgröße N bei $p = 0,5$. Minimal wird die Streuung (bei gegebenem N) bei $p = 0$ oder $p = 1$, und die Streuung ist beispielsweise bei $p = 0,1$ genau gleich groß wie bei $p = 0,9$. Daraus kann man erkennen, dass die Streuung wiederholter Zählungen allein kein geeignetes Mass für deren Qualität sein kann.

(3) Schließlich ist beim Vergleich von zwei oder mehr Zählungen Vorsicht geboten. Weil jede einzelne Zählung sowohl durch den Bestand N als auch durch die Antreffwahrscheinlichkeit p bestimmt wird, werden auch Unterschiede zwischen beobachteten Zählungen, z. B. Trends oder Dichteunterschiede zwischen Habitaten, auf Unterschiede in den realen Beständen N , der Antreffwahrscheinlichkeit p oder auf beides gemeinsam zurückzuführen sein. Das bedeutet, dass ein Zeittrend in Zählungen zustande kommen kann durch einen realen Bestandstrend, durch einen Trend in der Antreffwahrscheinlichkeit oder durch eine Kombination von beidem.

3. Die zwei Annahmen beim direkten Interpretieren von rohen Zählergebnissen

Die direkte Interpretation von rohen Zählergebnissen geschieht also immer unter einer der beiden folgenden Annahmen: Wenn Zählungen als direkt gleich dem

absoluten Bestand interpretiert werden, so setzt das die Annahme $p = 1$ voraus, d. h. dass jeder einzelne vorhandene Vogel immer gezählt wird. Wenn Zählungen hingegen nur als Maß für den „relativen“ Bestand angesehen werden (z. B. für eine Aussage wie „in Habitat A gibt es mehr Individuen als in Habitat B“), so beruht diese Interpretation auf der Annahme $E(p) = \text{konstant}$ ($E = \text{Erwartungswert}$), d. h., sie verlangt, dass die Antreffwahrscheinlichkeit der untersuchten Vögel im Durchschnitt über alle gewünschten Vergleichsdimensionen konstant ist (Kéry & Schmid 2004, 2006; Kéry 2008 b, c, d; Kéry & Schmidt 2008).

Diese Annahmen werden sowohl in der ornithologischen Praxis als auch in der ökologischen Forschung zwar fast universell gemacht, sind aber doch bei genauer Betrachtung recht einschränkend: Es gibt viele Situationen, in denen wir uns vorstellen können, dass wir nicht immer alle Vögel auch sehen oder hören (also $p < 1$) oder dass ein untersuchter Faktor (z. B. Zeit für Trends, Raum für geografische Unterschiede oder Habitate usw.) nicht nur den Bestand N , sondern eben auch unser Zählvermögen (also die Antreffwahrscheinlichkeit p) beeinflusst (vgl. z. B. Hochachka & Fiedler 2008). Sofern in einem Monitoringprogramm reale Bestände (N) geschätzt werden sollen oder die direkte Interpretation von Zählungen (Z) gegenüber möglichen verfälschenden Einflüssen durch die Antreffwahrscheinlichkeit p abgesichert werden soll, so müssen adäquate Designs und Analysen verwendet werden, um N und p separat zu schätzen.

4. Biologischer Prozess und Beobachtungsprozess

Bei der Betrachtung von Vogelzählungen müssen wir daran denken, dass sie immer aus zwei hierarchisch geschichteten Zufallsprozessen stammen. Der erste Zufallsprozess ist sozusagen die Natur oder die Biologie, wodurch die wahren Bestände N_{it} und ihre Muster in Raum (indiziert mit i) und Zeit (indiziert mit t) generiert werden. An N_{it} sind wir normalerweise interessiert. Beispielsweise möchten wir wissen, ob N_{it} mit der Zeit zu- oder abnimmt. Das ist die klassische Frage in jedem Monitoringprogramm. N_{it} können wir aber nur in seltenen Fällen wirklich fehlerfrei beobachten. Vielmehr steht sozusagen ein zweiter Zufallsprozess, eben der binomiale Beobachtungsprozess, zwischen der biologischen Realität und uns. Der Beobachtungsprozess „verwandelt“ die wahren Bestände N_{it} dann gewissermaßen in unsere Beobachtungen, also z. B. die Zählung Z_{it} an Ort i zum Zeitpunkt t .

5. Extrainformation zur separaten Modellierung von biologischem und Beobachtungsprozess

Vogelzählungen oder -vorkommensbeobachtungen entstammen immer diesem zweistufigen, hierarchischen

Prozess, ob wir ihn wahrnehmen oder nicht. Um aufgrund von Vogelzählungen Rückschlüsse auf die wahren Bestände oder das wahre Vorkommen zu machen, die nicht durch allfällige im Beobachtungsprozess generierte Muster verzerrt sind, benötigen wir Extrainformation. Damit können wir den Beobachtungsprozess separat vom biologischen Prozess modellieren. Ein gängiges Mittel, um Information über die Antreffwahrscheinlichkeit p separat von jener über den Bestand N zu erhalten, stellen kurzfristig wiederholte Aufnahmen dar, so wie sie im Schweizer „Monitoring Häufige Brutvögel“ (MHB) durchgeführt werden (Schmid et al. 2004). Sie erlauben die Verwendung von Modellen aus der Familie der Fangwiederfang-Statistik zur Schätzung der realen Abundanz N , d. h. korrigiert für die Antreffwahrscheinlichkeit p . Ebenso können aus solchen Daten die echte Verbreitung einer Art, korrigiert für allfälliges Übersehen, sowie die Anzahl vorkommender Arten, korrigiert für übersehene Arten, geschätzt werden. In den vergangenen Jahren haben wir solche neuen Analysemethoden getestet und stellen sie im Folgenden ganz kurz vor.

6. Beispiele aus dem „Schweizer Brutvogelmonitoringprogramm“

Das MHB (Schmid et al. 2004; siehe auch Kéry 2008c; Kéry & Royle 2008a, b, eingereicht; Kéry et al. 2005, 2008; Kéry & Schmid 2004, 2006; Kéry & Schmidt 2008; Royle & Kéry 2007; Royle et al. 2005, 2007b) ist das „neue“ Schweizer Brutvogelmonitoring und wurde 1999 gestartet. Es erfasst die häufigen und „mittelhäufigen“ Brutvogelarten auf 267, in systematisch-zufälliger Weise über die Schweiz verteilte, 1 km² grosse Probeflächen mittels 2 bis 3 Revierkartierungen zwischen Mitte April und Mitte Juli auf 1 bis 9 (Mittel 5) km langen Transekten. Kerneigenschaften der im MHB gewonnenen Daten in statistischer Hinsicht sind die Wiederholung sowohl in räumlicher (267 Quadrate) als auch in zeitlicher Hinsicht (außer in alpiner Stufe 3 wiederholte Aufnahmen pro Brutsaison). Wenn man eine so genannt geschlossene Population einer Art im Aufnahmezeitraum innerhalb jedes Jahres annehmen kann (also: „die Zahl, Lage und Besetzung aller Reviere bleibt konstant“ bzw. „ein Quadrat bleibt über die gesamte Brutzeit entweder besetzt oder unbesetzt“), so können Techniken aus der Fangwiederfang-Statistik (vgl. z. B. Williams et al. 2002) verwendet werden, um Bestände oder Verbreitung einzelner Arten oder die Zahl aller vorkommender Arten, korrigiert für das Übersehen von Revieren, Quadraten mit Vorkommen oder vorkommenden Arten berechnet werden.

Im MHB besitzen wir drei Arten von Extrainformation, um Bestand, Verbreitung oder auch Artenzahl korrigiert für den Beobachtungsprozess zu schätzen.

1. Wiederholte „Präsenz-Absenz“-Beobachtungen: In Form einer Zahlenreihe wie 1-0-1 können wir für

jede Begehung festhalten, ob eine Art festgestellt wurde (1) oder nicht (0). Solche Zahlen sollten eigentlich präziser als „Detection-Nondetection“-Beobachtungen bezeichnet werden, da mangels perfekter Beobachtung eine Null ja eben nicht dasselbe ist wie eine wirkliche Absenz der Art. Unter der Annahme einer „geschlossenen Population“, also dass ein Quadrat während einer Brutzeit entweder immer besetzt oder immer unbesetzt bleibt, steckt in diesen „Detection-Nondetection“-Beobachtungen Information über den Beobachtungsprozess. Dieser ist relevant für die Schätzung der wirklichen Verbreitung einer Art, korrigiert für den Beobachtungsprozess.

- 2. Wiederholte Zählungen der Reviere oder einzelner Individuen:** Für jede Art und jede Begehung können wir festhalten, wie viele der Papierreviere festgestellt wurden. Beispielsweise würde die Zahlenreihe 4-3-7 bedeuten, dass von einer Art bei der ersten Begehung 4 Reviere, bei der zweiten 3 und bei der dritten 7 festgestellt wurden. Dabei muss es sich nicht um Papierreviere handeln, man kann auch direkt mit den Anzahl Feststellungen (z.B. bei Punktstoppzählungen) so verfahren. Bei diesem Datenformat benötigen wir die Information der Identität des einzelnen Papierreviers nicht, d. h., wir wissen nicht, ob oder wieviele der 3 bei der zweiten Begehung festgestellten Reviere oder Individuen bereits unter den 4 bei der ersten Begehung festgestellten waren. Wiederum müssen wir bloß eine geschlossene Population annehmen, d. h., dass die Anzahl Reviere (oder Individuen) in der Probefläche während des Aufnahmezeitraums innerhalb einer Brutzeit konstant sei.
- 3. Wiederholte individuelle Feststellungen von Revieren oder Individuen:** Für jede Art und jedes Papierrevier (oder in einzelnen Fällen auch jedes Individuum) können wir feststellen, bei welcher Begehung es registriert wurde. Das liefert uns Daten vom klassischen „Fangwiederfang-Typ“, auch wenn physisch kein Fangerereignis vorliegt. Beispielsweise können die Beobachtungsdaten für die zwei gefundenen Papierreviere der Goldammer in einem bestimmten Quadrat in einem Jahr in Form von sogenannten „Fanggeschichten“ so zusammengefasst werden: 1-1-1 und 0-0-1. Das bedeutet, dass das erste Papierrevier bei allen drei Begehungen, das zweite hingegen nur bei der dritten Begehung registriert wurde.

Im Folgenden werden wir kurz verschiedene Methoden skizzieren, welche diese Art von Extraintormation über den Beobachtungsprozess verwenden, um Bestand oder Verbreitung korrigiert für die Antreffwahrscheinlichkeit zu schätzen.

Die Annahme der geschlossenen Population

Diese auf den ersten Blick sehr restriktive Annahme ist in Wirklichkeit nicht dermaßen kritisch. Natürlich gibt

es spät ankommende Langstreckenzieher und natürlich gibt es Ausfälle, Revieraufgaben, -verschiebungen und -neugründungen innerhalb der Brutzeit. Ersteres, also spätere Ankunft einer Art, kann recht einfach behandelt werden, nämlich genau gleich wie bei der klassischen Revierkartierung: Begehungen vor einem artspezifisch gewählten, kritischen Datum, an welchem der größte Teil einer Population normalerweise erst angekommen ist, werden einfach aus der Analyse ausgeschlossen. Für weiteres hingegen kann man nicht so einfach korrigieren: Wenn bei einer Art innerhalb der Saison viel Dynamik in den Revieren herrscht, so sind unsere Methoden der Abundanzschätzung für sie eigentlich nicht anwendbar. Gerechterweise muss man allerdings auch anmerken, dass für solche Arten möglicherweise gar keine Methode existiert, um für die Bestände verlässlich einen Index zu berechnen. Solche Arten sind strikt genommen vielleicht überhaupt nicht kartierbar.

Hierarchische Genese und Analyse der MHB-Beobachtungen

Die Vogelzählungen im MHB sind hierarchisch entstanden, nämlich durch die gekoppelten biologischen und Beobachtungsprozesse. Moderne statistische Methoden erlauben nun, diese Hierarchie auch bei der Analyse der resultierenden Daten ganz natürlich zu berücksichtigen. So ist das in jüngster Zeit stark aufkommende Konzept der hierarchischen statistischen Modelle (vgl. Royle & Dorazio 2006, 2008) wunderbar geeignet, um Daten wie jene aus dem MHB zu interpretieren, d. h. zu analysieren. Hierarchische Modelle haben den Vorteil, dass komplexe Systeme wie beispielsweise die Entstehung von Vogelzählungen in eine Serie von voneinander abhängigen Subsystemen zerlegt werden. Diese Kompartimentalisierung bringt sowohl rechnerische Vorteile also auch den großen heuristischen Vorteil, dass ein System so einfacher verstanden werden kann. Umgekehrt zwingt einen die hierarchische Formulierung von Modellen fast automatisch zu einem saubereren, weil mehr mechanistischem Denken über ein System (Kéry 2008 d).

Hierarchische Modelle können zwar sowohl mit bayesianischer als auch mit klassischer Statistik analysiert werden (Royle & Dorazio 2008), doch ist ihre Implementierung in der bayesianischen Statistik vielfach einfacher und „natürlicher“. Wir arbeiten daher meist mit dem bayesianischen Statistikpaket WinBUGS (Spiegelhalter et al. 2003), ohne allerdings sogenannte informative Prior-Verteilungen zu verwenden. Stattdessen verwenden wir sogenannte vage oder nicht-informative Prior-Verteilungen. Dadurch erhalten wir Parameterschätzungen, die sehr ähnlich oder identisch mit den sehr verbreiteten Maximum Likelihood-Schätzungen werden.

Innerhalb einer Brutsaison kann jede Beobachtung im MHB X_{it} mit Raum i und Zeit t indexiert werden. Wir formulieren dann ein hierarchisches Modell für

diese Beobachtung und schätzen die Parameter sowohl des biologischen als auch des Beobachtungsprozesses. X kann dabei eine Präsenz-Absenz-Beobachtung oder eine Revierzählung darstellen.

Schätzung von Abundanz (Bestand)

Wir können die Bestände mit zwei Arten von Modellen schätzen, entsprechend dem Vorliegen von Datentyp 2 oder 3; siehe oben. Wir beschreiben zunächst das „Binomial Mixture“-Modell (auch N-mixture-Modell; Royle 2004), womit Abundanz aus räumlich und zeitlich wiederholten Zählungen ohne Benutzung der (revier-)individuellen Identität geschätzt werden kann.

Das Modell beschreibt die wiederholten Zählungen durch ein hierarchisches Generalised linear model (GLM; McCullagh & Nelder 1989) und kann auch als Generalised linear mixed model (GLMM) oder als State-space-Modell bezeichnet werden:

Biologischer Prozess:

$$N_i \sim Poi(\lambda_i) \quad (1)$$

Beobachtungsprozess:

$$Z_{it} | N_i \sim Bin(N_i, p_{it}) \quad (2)$$

Erstens wird die räumliche Variation des wahren Bestands (N_i) ganz einfach durch eine Poissonverteilung mit Parameter λ_i beschrieben, genauso wie beispielsweise im Programm TRIM (<http://www.ebcc.info/trim.html>). Zweitens folgen, gegeben eine bestimmte Realisierung des biologischen Prozesses (d. h., gegeben Bestand N_i), die Beobachtungen (Z_{it}) dieser konstanten Population einer Binomialverteilung mit sogenannter „Trial Size“ N_i und Erfolgsparameter (also Antreffwahrscheinlichkeit) p_{it} . Das Binomial Mixture-Modell stellt also ganz einfach eine in eine Poissonregression geschachtelte logistische Regression dar. Entsprechend seinem GLM-Charakter sind auch alle üblichen Erweiterungen möglich. Beispielsweise können mittels einer Link-Funktion Effekte von Kovariablen eingeführt werden und so deren Einfluss getestet oder korrigiert werden, oder es kann für Überdispersion oder zeitliche Abhängigkeit in den Beständen korrigiert werden, genauso wie im Programm TRIM.

Dieses Modell kann im Maximum Likelihood-Modus sowohl in den gratis Windows-Programmen MARK (<http://welcome.warner-cnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm>) und PRESENCE (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software.html>) als auch im Statistikpaket R (für R-Code siehe Kéry et al. 2005; Royle & Dorazio 2008) angepasst werden. Es kann auch bayesianisch gefittet werden (Kéry 2008 a). Weitere Anwendungsbeispiele finden sich u. a. in Royle et al. (2005), Royle & Dorazio (2006) und Webster et al. (2008).

Zur Illustration haben wir dieses Modell mit WinBUGS an alle 156 im MHB zwischen 2004 und 2006 nachgewiesenen Arten einzeln angepasst. Bei 39 Arten erhielten wir numerisch keine Konvergenz. Dabei handelte es sich vor allem um (sehr) seltene Arten, und die hier präsentierten Ergebnisse stammen von den restlichen 117 Arten. Die Schätzungen der artweisen, mittleren, **individuenbezogenen** Antreffwahrscheinlichkeit bei einer einzelnen Revierkartierung im MHB mitsamt ihrer Standardfehler sind in Abb. 1 der Größe nach geordnet aufgetragen. Sie variieren von ca. 20 % bis ca. 80 %, und ihr Mittelwert von 47 % ist durch die schraffierte Linie dargestellt. Bezogen auf die gesamte im MHB bearbeitete Vogelgemeinschaft ist dieser Mittelwert aber eine Überschätzung, da die Rechnungen vor allem bei seltenen und daher wohl auch schwerer findbaren Arten nicht klappten.

Das Hauptprodukt des Binomial Mixture-Modells, eben die Schätzungen der mittleren Dichten, wird hier nicht dargestellt. Hingegen sehen wir, dass die bestandsrelevante Antreffwahrscheinlichkeit p bei den meisten Arten deutlich unter 1 fällt und dass sich die Arten stark unterscheiden. Je nachdem wieviel $p < 1$ ist, werden rohe Zählergebnisse die Bestände stärker oder weniger stark unterschätzen. Ebenso sollten rohe Zählergebnisse von Arten mit unterschiedlicher Antreffwahrscheinlichkeit nicht miteinander verglichen werden, da sonst gewissermaßen Äpfel mit Birnen verglichen werden.

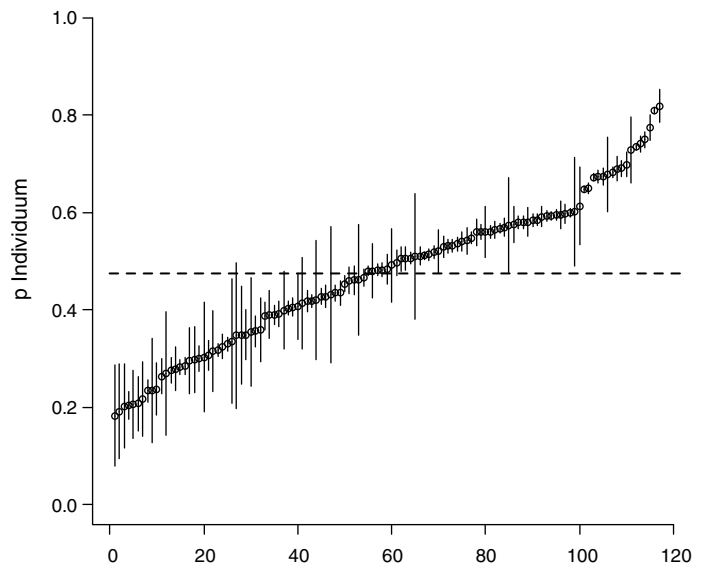


Abb. 1: Geschätzte, mittlere, revierbezogene Antreffwahrscheinlichkeit p (mit 1 SE) pro Begehung von 117 Vogelarten im Schweizer MHB, berechnet mit Hilfe des Binomial mixture-Modells aus den Daten 2004 bis 2006. Der Mittelwert von 47 % ist durch die gestrichelte Linie dargestellt. – engl. Abb.-Legende

Die meisten Monitoringprogramme zielen auf das Eruieren zeitlicher Trends ab. Kann man das Binomial mixture-Modell an mehrjährige Daten anpassen und Trends berechnen? Ja, das kann man eigentlich recht einfach. Für ein Beispiel aus dem holländischen Reptilienmonitoring siehe Kéry et al. (eingereicht) und für ein anderes aus dem MHB Kéry & Royle (eingereicht).

Bei der vorangehenden Analyse haben wir die individuelle Identität der Papierreviere nicht berücksichtigt, also die MHB-Daten nur im Format des Datentyps 2 anstelle von 3 (siehe oben) analysiert. Die Daten von Typ 3 sollten eigentlich in Form der Summe aller Papierreviere etwas mehr Information über die wahren Bestände enthalten, aber diese Extainformation wird vom Binomial mixture-Modell nicht verwendet. Eine Variation des Binomial mixture-Modell, das Multinomial mixture-Modell, verwendet die Daten direkt im Format der revierbezogenen Fanggeschichten, also als Datentyp 3 (Royle et al. 2007b; Webster et al. 2008; Kéry & Royle, eingereicht) und modelliert die Anzahl der Fanggeschichten jeder Ausprägung, also z.B. die Anzahl Reviere mit Geschichte 1-1-1, 1-1-0, 1-0-1, 0-1-1, usw. Die einzige Veränderung gegenüber dem Binomial mixture-Modell besteht darin, dass das Submodell für den Beobachtungsprozess nun multinomial und nicht mehr binomial ist. Die sogenannten Zellhäufigkeiten der Multinomialverteilungen sind eine Funktion der Antreffwahrscheinlichkeit p_{it} in Quadrat i und bei Begehung t . Es wäre auch möglich, jedes Revier einzeln zu indizieren und dann Kovariableninformation auf dem Niveau jedes Reviers in die Analyse einzuführen, z.B. die genaue Tageszeit, Wetterparameter oder das Habitat. Und auch das Multinomial mixture-Modell kann für mehrere Jahre formuliert werden, um direkt einen Bestandstrend zu berechnen (Kéry & Royle, eingereicht).

Erste Vergleiche zwischen dem Binomial und dem Multinomial mixture-Modell (Webster et al. 2008; Kéry & Royle, eingereicht) an empirischen Daten haben gezeigt, dass die Präzision der Schätzungen beim Multinomial mixture-Modell wie erwartet besser ist. In den geprüften Beispielen war allerdings dieser Gewinn recht gering. Da die Rechenzeit beim komplexeren Multinomial mixture- gegenüber dem Binomial mixture-Modell aber manchmal um ein Vielfaches erhöht ist, dürfte das einfachere Binomial mixture-Modell in vielen Fällen genügen.

Eine individuenbezogene Antreffwahrscheinlichkeit kleiner als 1 ist an sich noch nicht so Besorgnis erregend, wenn man wirklich nur an Bestandstrends, nicht jedoch an den absoluten Beständen interessiert ist. Erste Resultate (hier nicht dargestellt) zeigen aber, dass bei einigen Arten bereits im kurzen Zeitraum von 2004 bis 2008 zwar geringe, aber doch signifikante Trends in p messbar waren. Für ein Monitoringprogramm mit Fokus auf Trends ist das ein starkes Argument zugunsten

von Analysemethoden wie eben das Binomial oder das Multinomial mixture-Modell. Mit diesen Modellen kann für jedes Jahr eine eigene Antreffwahrscheinlichkeit p berechnet werden und somit für Zeittrends im Beobachtungsprozess korrigiert werden (Kéry et al. eingereicht; Kéry & Royle, eingereicht).

Schätzung von Vorkommen (Verbreitung)

Eigentlich ist jedes Modell der Bestände auch ein Verbreitungsmodell, da eine funktionale Abhängigkeit der Verbreitung vom Bestand gegeben ist durch die Beziehung $P(\psi_i) = P(N_i \geq 1)$. Sie bedeutet, dass die Vorkommenswahrscheinlichkeit ψ_i an Ort i gleich der Wahrscheinlichkeit ist, dass der Bestand N am Ort i 1 oder mehr beträgt. Daher kann jedes räumliche Abundanzmodell auch als Verbreitungsmodell ausgedrückt werden (vgl. Royle et al. 2005, 2007b).

Häufig ist es jedoch so, dass man keine Zähl- oder Revier-Fanggeschichtendaten (also solche vom oben genannten Typ 2 oder 3) besitzt, sondern bestenfalls wiederholte „Detection-Nondetection-Daten“ (irreführend oft auch als „Präsenz-Absenz-Daten“ bezeichnet). Um in diesem Fall das Vorkommen oder die Verbreitung ψ einer Art korrigiert für eventuell nicht perfekte Antreffwahrscheinlichkeit p zu modellieren, verwendet man sogenannte „Site-Occupancy-Modelle“ (MacKenzie et al. 2002, 2003, 2006; Royle & Kéry 2007; Kéry & Schmidt 2008).

Völlig analog zum Binomial mixture-Modell beschreibt das Site-occupancy-Modell wiederholte Detection-Nondetection-Daten durch ein hierarchisches GLM, genauer gesagt durch eine hierarchische logistische Regression. Die erste logistische Regression beschreibt das un- oder nur teilweise beobachtete wirkliche Vorkommen, und die zweite logistische Regression die von der ersten abhängigen, eigentlichen Beobachtungen.

Biologischer Prozess:

$$z_i \sim \text{Bernoulli}(\psi_i) \quad (1)$$

Beobachtungsprozess:

$$x_{it} | z_i \sim \text{Bernoulli}(z_i \times p_{it}) \quad (2)$$

Im Submodell 1 für den biologischen Prozess wird das effektive Vorkommen einer Art am Ort i , z_i durch einen Bernoulliprozess beschrieben. Eine Bernoulliverteilung ist einfach eine Binomialverteilung mit „Trial Size“ gleich 1, entsprechend einem einzigen Wurf einer Münze. Die Münze landet mit $P(\text{Kopf}) = \psi$ mit Kopf nach oben. Bei Kopf wird z_i gleich 1 und die Art kommt vor. Wenn die Münze mit Zahl nach oben landet, so ist z_i gleich 0 und die Art kommt nicht vor. Das ist das Modell der logistischen Regression; sie ist ein Standardmodell, um Verbreitungen zu modellieren. Das Site-Occupancy-Modell berücksichtigt aber die Tatsache, dass eine Art nicht an jedem Ort, an dem sie vorkommt, effektiv auch gesehen wird, dass also eine Beobachtung an Orten mit $z_i = 1$ auch Null sein kann. Daher wird

der Beobachtungsprozess im Submodell 2 hierarchisch und abhängig von der Realisierung des biologischen Prozesses (also $z_i = 1$ oder $z_i = 0$) durch einen oder mehrere, zusätzliche Münzwurfe modelliert. Wiederum unter Ausschluss von falsch-positiven Irrtümern beträgt die Wahrscheinlichkeit, eine Art an einem Ort festzustellen, an dem sie vorkommt (also $z_i = 1$), gleich ihrer Antreffwahrscheinlichkeit p_{it} am Ort i bei Begehung t . An einem Ort, an dem die Art nicht vorkommt (also $z_i = 0$), ist die Wahrscheinlichkeit sie zu beobachten dagegen gleich Null.

Man beachte übrigens die unterschiedliche Interpretation der Antreffwahrscheinlichkeit in den Modellen für die Abundanz und für das Vorkommen. In den Abundanzmodellen (Binomial und Multinomial mixture) ist p die Wahrscheinlichkeit, ein im Quadrat vorhandenes Individuum oder Revier zu erkennen; die Antreffwahrscheinlichkeit ist also individuumbezogen. Im Site-occupancy-Modell ist p hingegen die Wahrscheinlichkeit, eine Art in einem Quadrat, in dem sie vorkommt, wahrzunehmen. Die Antreffwahrscheinlichkeit im Site-occupancy-Modell ist quadratzugeordnet und bezieht sich auf alle im Quadrat vorkommenden Individuen. Daraus ergibt sich auch, dass die quadratzugeordnete Antreffwahrscheinlichkeit im Site-occupancy-Modell immer auch wesentlich von der lokalen Bestandsdichte abhängt. Das ist nicht etwa ein „Fehler“ der Site-occupancy-Modelle, sondern ist unvermeidlich immer so, beispielsweise auch in Atlasstudien. Ja, man kann die Variation der quadratzugeordneten Antreffwahrscheinlichkeit zwischen Quadraten sogar verwenden, um eine Schätzung der mittleren Bestandsdichte zu erhalten, siehe Royle und Nichols (2003).

Auch im Site-occupancy-Modell sind alle üblichen GLM-Erweiterungen wie etwa die Einführung von Kovariablen mittels einer Link-Funktion leicht möglich. Außerdem kann das Site-occupancy-Modell ebenfalls im Maximum-Likelihood-Modus sowohl in den gratis Windows-Programmen MARK und PRESENCE (s.o.) als auch im Statistikpaket R (für R-Code siehe Royle & Dorazio 2008) angepasst werden. Es kann ebenfalls bayesianisch gefittet werden; siehe Royle & Kéry (2007) und Kéry & Schmidt (2008) für Beispiele des Gebrauchs von Programm WinBUGS (Spiegelhalter et al. 2003).

Zur Illustration haben wir in Kéry & Schmidt (2008) das Site-Occupancy-Modell in WinBUGS an alle im MHB zwischen 2001 und 2004 nachgewiesenen Arten einzeln angepasst. Bei 28 Arten erhielten wir keine Konvergenz, und auch hierbei handelte es sich vorab um seltene oder in extrem wenigen Quadraten beobachtete Arten. Die präsentierten Resultate stammen von 128 Arten. In Abb. 2 ist die mittlere, quadratzugeordnete Antreffwahrscheinlichkeit dieser Arten bei einer einzelnen Begehung

im MHB im Zeitraum 2001 bis 2004 in aufsteigender Reihenfolge dargestellt. Wir sehen, dass sie von etwa 7 bis fast 100 % variierte und im Mittel über die 128 Arten mit Schätzungen 64 % betrug. Wiederum dürfte dieser Mittelwert eine Überschätzung darstellen relativ zur Grundgesamtheit aller Schweizer Brutvogelarten, denn es waren vor allem die sehr seltenen und daher wohl auch schwer nachweisbaren Arten, bei denen die Rechnungen nicht konvergierten.

Bei der Trendschätzung von Beständen kann nur ein variables p die Zählungen verfälschen (siehe oben), nicht aber z. B. ein konstantes p von 80 %. Interessanterweise ist das bei der Verbreitungsschätzung anscheinend anders: hier kann vermutlich auch ein konstantes $p < 1$ zu Verfälschungen in den beobachteten Trends führen, sofern nicht mit Methoden wie dem site-Occupancy-Modell dafür korrigiert wird. Gu & Swihart (2004) und MacKenzie et al. (2006, S. 34–35) haben gezeigt, wie sich eine quadratzugeordnete Antreffwahrscheinlichkeit $p < 1$ auf die Schätzungen von Kovariablenbeziehungen z. B. mit dem Habitat auswirkt. Sie untersuchten, wie die Schätzung der Steigung in einem Regressionsmodell durch ein konstantes $p < 1$ verfälscht wird. Sie fanden eine Verzerrung der Schätzungen in Richtung von Null, d. H. sowohl Zu- als auch Abnahmen wurden in ihrem Ausmass unterschätzt. Da ein Trend eigentlich nichts weiter als die Steigung einer Zeitkovariable darstellt, müsste man eigentlich davon ausgehen, dass diese Verfälschungen auch bei Trendschätzungen in der Verbreitung vorkommen (entgegen den Texten von Kéry 2008 c oder Kéry & Schmidt 2008), wenn nicht mit einem Site-Occupancy-Modell nach $p < 1$ korrigiert wird. Um sich Gewiss-

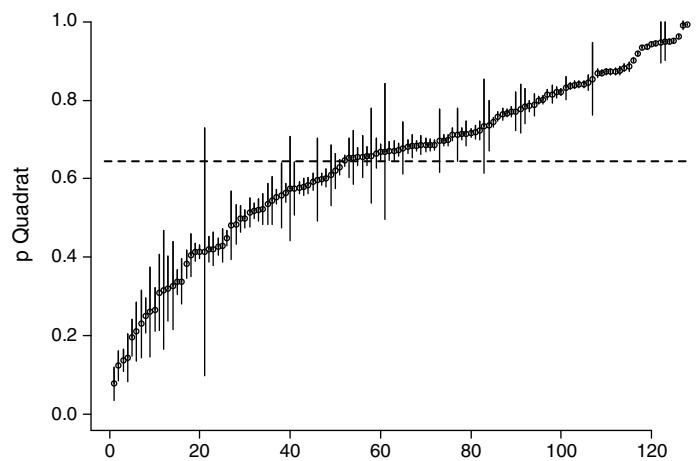


Abb. 2: Geschätzte, mittlere, quadratzugeordnete Antreffwahrscheinlichkeit p (mit 1 SE) pro Begehung von 128 Vogelarten im Schweizer MHB, berechnet aus den Daten 2001 bis 2004. Der Mittelwert von 64 % ist durch die gestrichelte Linie dargestellt. – Engl. [Abbildungslegende](#)

heit darüber zu verschaffen, wären aber Simulationsstudien angebracht.

Zusätzlich zeigen unsere Analysen von MHB-Daten über mehrere Jahre (2001 bis 2007; hier nicht dargestellt) auch im Falle der Verbreitungsschätzung, dass bei fast einem Viertel der Arten geringfügige, aber signifikante Zeittrends in p bereits über diesen kurzen Zeitraum messbar waren (siehe auch Hochachka & Fiedler 2008). Für die Praxis heisst das, dass man bei der konventionellen Analyse von längeren Zeitreihen von „Präsenz-Absenz-Daten“ ohne Korrektur nach p durchaus gefasst sein muss, falsche Trends vorgespiegelt zu bekommen.

Auch das Site-occupancy-Modell kann man für mehrere Jahre formulieren und dabei direkt Verbreitungstrends korrigiert für die Antreffwahrscheinlichkeit berechnen. Voraussetzung dafür ist, dass von jedem Jahr von mindestens einem Teil der Quadrate wiederholte Beobachtungen aus einem Zeitraum vorliegen, in welchem die Population als geschlossen angenommen werden kann. Noch viel interessanter ist aber die dynamische Version des Modells, bei der die Veränderung in der Vorkommenswahrscheinlichkeit von einem Jahr auf das nächste als Funktion von Aussterbens- und Kolonisierungsraten ausgedrückt wird (MacKenzie et al. 2003; Royle & Kéry 2007). Das erlaubt auch Einblicke in die „Populationsdynamik“ der Verbreitung. Dieses dynamische Site-occupancy-Modell ist gewissermaßen genau ein Metapopulationsmodell, aber eben eines, das Beobachtungsfehler explizit zulässt.

Eine weitere wichtige Erweiterung des Site-occupancy-Modells für eine einzelne Art stellt das Multi-Species-Site-Occupancy Modell von Dorazio & Royle (2005; siehe auch Dorazio et al. 2006; Royle et al. 2007a), worin die Artenzahl an einem Ort natürlicherweise als die Summe der Anzahl vorkommender Arten ausgedrückt wird, wobei das Vorkommen jeder Art eben wiederum für mögliches Übersehen korrigiert wird. Dieses Modell stellt eine sehr interessante Erweiterung für diese in der Naturschutzarbeit so wichtige Größe dar. Für weitere Beispiele siehe Kéry & Royle (2008 a, b) und Kéry et al. (2008).

7. Schlussfolgerung

Zusammenfassend kann man sagen, dass die Binomialverteilung das „Grundgesetz der Bestandserhebungen“ darstellt und dass sich aus ihr alle wichtigen Eigenschaften von Zählungen ableiten lassen. Neue Auswertemethoden vom Typ der Fangwiederfang-Statistik im weiteren Sinne erlauben es, genau für diese binomialen „Beobachtungsfehler“ zu korrigieren. Wenn bei Monitoringprogrammen absolute Bestandsgrößen vonnöten sind oder wenn man für „gefährliche Muster“ in der Antreffwahrscheinlichkeit (z. B. Zeittrends in p) korrigieren möchte, so kommt man an Methoden wie den hier illustrierten eigentlich nicht vorbei.

Dank. Wir danken allen freiwilligen Mitarbeitern des Schweizerischen Brutvogelmonitoringprogramms MHB und dem Editor für wertvolle Verbesserungsvorschläge.

8. Zusammenfassung

Großräumige Monitoringprogramme stellen eine zweistufige Stichprobe dar: Zuerst wird eine räumliche Stichprobe ausgewählt und danach eine Stichprobe an beobachteten Individuen, besetzten Flächen oder Arten. Damit die in Monitoringprogrammen gewonnenen Zahlen interpretierbar bleiben, muss die räumliche Stichprobe „definiert zufällig“ erfolgen, ansonsten können Verfälschungen auftreten. Außerdem muss beachtet werden, dass Zählungen und Vorkommensbeobachtungen („Präsenz-Absenz-Daten“) binomiale Zufallsgrößen sind, ganz analog zum Wurf einer Münze. Die Binomialverteilung stellt sozusagen das „Grundgesetz der Bestandserhebung“ dar und besagt, dass Zählungen (Z) erstens auch unter identischen Bedingungen automatisch streuen, und dass sie zweitens im Durchschnitt einem Anteil p der vorhandenen Bestände N entsprechen, wobei p die Antreffwahrscheinlichkeit darstellt. Drittens beinhaltet ein Vergleich zwischen zwei oder mehr Zählungen immer gleichzeitig einen Vergleich der Bestände N und der Antreffwahrscheinlichkeit p . Das bedeutet, dass ein Zeittrend in Zählungen zustande kommen kann durch einen realen Bestandstrend, durch einen Trend in der Antreffwahrscheinlichkeit oder durch eine Kombination von beidem. Eine direkte Interpretation von Zählungen impliziert immer die Annahme, dass $p = 1$ oder dass p konstant sei. Es ist nützlich, sich die Entstehung von Vogelzählungen hierarchisch, d. H. mehrstufig vorzustellen: In einem ersten Schritt entstehen die wahren Bestände und im zweiten die Zählungen in Abhängigkeit der Bestände und der Antreffwahrscheinlichkeit p . Extrainformation ist nötig, um die wahren Bestände korrigiert für p zu schätzen. Diese Extrainformation besteht in der Regel aus Distanzinformation oder aus wiederholten Beobachtungen, woraus Distance-Sampling- und Fangwiederfang-Methoden die echten Bestände oder das wahre Vorkommen zu schätzen vermögen. In den vergangenen Jahren haben wir im Schweizer Brutvogelmonitoringprogramm MHB mehrere Analyseverfahren vom Fangwiederfang-Typ getestet und stellen diese und unsere Befunde zusammenfassend kurz vor. Diese Methoden korrigieren für den binomialen „Beobachtungsfehler“, der allen Vogelzählungen und Vorkommensbeobachtungen inhärent ist. Wir glauben, dass man an Methoden wie den hier illustrierten eigentlich nicht vorbei kommt, wenn bei Monitoringprogrammen absolute Bestandsgrößen vonnöten sind oder wenn man für „gefährliche Muster“ in der Antreffwahrscheinlichkeit, z. B. Zeittrends in p , korrigieren möchte.

9. Literatur

- Gu W & Swihart RK 2004: Absent or undetected? Effects of non-detection of species occurrence on wildlife-habitat models. *Biol. Cons.* 116: 195–203.
- Hochachka WM & Fiedler W 2008: Trends in trappability and stop-over duration can confound interpretations of population trajectories from long-term ringing studies. *J. Ornithol.* 149: 375–391.

- Kéry M 2008a: Estimating abundance from bird counts: binomial mixture models uncover complex covariate relationships. *Auk* 125: 336–345.
- Kéry M 2008b: Principles of bird surveys. In: Voříšek P, Klvaňová A, Wotton S & Gregory RD (Hrsg) A best practice guide for wild bird monitoring schemes. First edition: 62–65. CSO/RSPB, Prag und Sandy.
- Kéry M 2008c: Grundlagen der Bestandserfassung am Beispiel von Vorkommen und Verbreitung. *Ornith. Beob.* 105: 353–386.
- Kéry M 2008d: The first question in Ecology: How many are there? Habilitationsschrift, Universität Zürich, Zürich.
- Kéry M & Royle JA 2008a: Hierarchical Bayes estimation of species richness and occupancy in spatially replicated surveys. *J. Appl. Ecol.* 45: 589–598.
- Kéry M & Royle JA 2008b: Inference about species richness and community structure using species-specific occupancy models in the national Swiss breeding bird survey MHB. In: Thomson DL, Cooch EG, & Conroy MJ (Hrsg) Modeling demographic processes in marked populations: 639–656. Series: Environmental and Ecological Statistics, Vol. 3, Springer.
- Kéry M & Royle JA. Hierarchical modeling and estimation of abundance in metapopulation designs. Eingereicht.
- Kéry M, Royle JA & Schmid H 2005: Modeling avian abundance from replicated counts using binomial mixture models. *Ecol. Appl.* 15: 1450–1461.
- Kéry M, Royle JA & Schmid H 2008: Importance of sampling design and analysis in animal population studies: A comment on Sergio et al. *J. Appl. Ecol.* 45: 981–986.
- Kéry M & Schmid H 2004: Monitoring programs need to take into account imperfect species detectability. *Bas. Appl. Ecol.* 5: 65–73.
- Kéry M & Schmid H 2006: Estimating species richness: Calibrating a large avian monitoring program. *J. Appl. Ecol.* 43: 101–110.
- Kéry M & Schmidt BR 2008: Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Comm. Ecol.* 9: 207–216.
- Kéry M, Soldaat L, van Strien A, Zuiderwijk A, Dorazio RM & Royle JA Trend estimation in populations with imperfect detection. Eingereicht.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Hines JE, Knutson MG & Franklin AB 2003: Estimating site occupancy, colonization and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84: 2200–2207.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA & Langtimm CA 2002: Estimating site occupancy rates when detection probability rates are less than one. *Ecology* 83: 2248–2255.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Hines JE & Bailey LL 2006: Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier, San Diego.
- McCullagh P & Nelder JA 1989: Generalized linear models. Zweite Ausgabe. Chapman & Hall/CRC, London.
- Nichols JD & Williams BK 2006: Monitoring for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 668–673.
- Royle JA 2004: N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics* 60: 108–115.
- Royle JA & Dorazio RM 2006: Hierarchical models of animal abundance and occurrence. *J. Agric., Biol. Envir. Stat.* 11: 249–263.
- Royle JA & Dorazio RM 2008: Hierarchical modeling and inference in ecology: The analysis of data from populations, metapopulations and communities. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Royle JA, Dorazio RM & Link WA 2007a: Analysis of multinomial models with unknown index using data augmentation. *J. Comp. Graph. Stat.* 16: 67–85.
- Royle JA & Kéry M 2007: A Bayesian state-space formulation of dynamic occupancy models. *Ecology* 88: 1813–1823.
- Royle JA, Kéry M, Gautier R & Schmid H 2007b: Hierarchical spatial models of abundance and occurrence from imperfect survey data. *Ecol. Mono.* 77: 465–481.
- Royle JA & Link WA 2006: Generalized site occupancy models allowing for false positive and false negative errors. *Ecology* 87: 835–841.
- Royle JA & Nichols JD 2003: Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology* 84: 777–790.
- Royle JA, Nichols JD & Kéry M 2005: Modeling occurrence and abundance of species with imperfect detection. *Oikos* 110: 353–359.
- Schmid H, Zbinden N & Keller V 2004: Überwachung der Bestandsentwicklung häufiger Brutvögel in der Schweiz. Schweizerische Vogelwarte, Sempach, Schweiz.
- Spiegelhalter D, Thomas A & Best NG 2003: WinBUGS User Manual, Version 1.4. MCR Biostatistics Unit, Cambridge.
- Thompson SK 2002: Sampling. Wiley, New York.
- Yoccoz NG, Nichols JD & Boulinier T 2001: Monitoring biological diversity in space and time. *Trend Ecol. Evol.* 16: 446–453.
- Webster RA, Pollock KH & Simons TR 2008: Bayesian spatial modeling of data from avian point count surveys. *J. Agric., Biol. Envir. Stat.* 13: 121–139.
- Williams BK, Nichols J, & Conroy MJ 2002: Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego.