

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE  
PÓS-GRADUAÇÃO EM OCEANOGRAFIA BIOLÓGICA

**ABUNDÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO DA BALEIA  
JUBARTE (*Megaptera novaeangliae*) NA  
COSTA DO BRASIL**

**HELOISE PAVANATO JULIÃO**

Dissertação ou Tese apresentada ao  
Programa de Pós-graduação em  
Oceanografia Biológica da Universidade  
Federal do Rio Grande, como requisito  
parcial à obtenção do título de MESTRE.

Orientador: Paul Gerhard Kinas

**RIO GRANDE**

**Março 2013**

## AGRADECIMENTOS

Quero agradecer ao Programa de Pós-graduação em Oceanografia Biológica e a FURG por toda a assistência durante os dois anos de mestrado. Agradeço também ao CNPq pela bolsa de mestrado.

Agradeço ao Instituto Baleia Jubarte pela oportunidade de realizar esse projeto em parceria. À Márcia e ao Léo por serem super solícitos e atenciosos comigo, pela oportunidade de participar dos sobrevôos, pelo convívio e aprendizado, muito obrigada. Agradeço também à todo o pessoal do IBJ de Caravelas que me acolheu muito bem. Agradeço à Inês Serrano e ao Milton Marcondes pelo auxílio nas avistagens e aos pilotos Tariga e Alexandre pelo bom humor que conduziram os sobrevôos.

À Veracel Celulose que financiou os sobrevôos e a PETROBRAS S.A. que patrocina o IBJ. À Cetacean Society International e a Yaqu Pacha pelo apoio financeiro.

Agradeço ao pessoal do IMEF por estarem sempre disponíveis a ajudar.

Agradeço de forma especial e muito sincera ao meu orientador, o professor Kinas. Obrigada por ser um ótimo orientador - sempre muito presente e muito paciente, pela confiança em mim depositada, pela força e otimismo com que tratou esse trabalho e pelas palavras sempre confortantes e motivadoras. Obrigada por ter me ensinado muito mais que Bayesiana nestes anos...

Quero agradecer ao Edu, Luciano e Alexandre pelos comentários, sugestões, críticas e perguntas que contribuíram e muito para este trabalho.

Agradeço ao Rodrigo Sant'Ana pela ajuda nos mapas e funções espaciais no R. Ao grupo do R-br que sempre me tira dúvidas de dias em minutos!

Aos colegas e amigos do (ou que já fizeram parte) Laboratório de Estatística Ambiental: Flavinha, Baila, Juliano, Aline, Fernando, Jony, Roberta, Liana, Andréa e, em especial, a minha amiga Ana. Obrigada por todos esses anos de convívio e aprendizado, pelas ajudas em muitas horas - desde medições de transectos a intermináveis conversas estatísticas e “baleísticas”, passando pelo cafézinho, mate e confraternizações.

Aos meus amigos, por fazerem minha vida no Cassino mais feliz. Às amigas “novas” de mestrado e doutorado: Florência, Micheli, Laís, Thaís, Bá e Laurinha, obrigada pela alegria que trouxeram! À Lumi, Dédi, Nayara, Bruno, Ju e Kel por fazerem parte da minha vida. Ao Colors e Piauí que, além da amizade especial, me ajudaram em termos práticos do trabalho. À Cata, Nessa, Elefante e Amirga-Elisa por serem meus grandes amigos, obrigada por tudo.

À Léa e a Carmen, pela paz que me trazem.

Ao meu pai e minha mãe, pelo apoio incondicional, minha eterna gratidão. Aos meus queridos amigos desde sempre, obrigada sempre.

Por último quero agradecer às “jujubas”! Seres maravilhosos capazes de motivar a conservação de todo um ambiente em que se inserem através da pesquisa realizada por muitas pessoas. Tive a sorte de ser uma delas...

## ÍNDICE

Resumo .....	1
Abstract .....	2
1. INTRODUÇÃO .....	3
1.1 A espécie de estudo .....	7
1.2 Objetivo .....	9
1.2.1 Geral .....	9
1.2.2 Específicos .....	9
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	10
2.1 Área de estudo .....	10
2.2 Sobrevoos .....	13
2.3 Estimativa de Abundância .....	14
2.4 Distribuição .....	16
2.4.1 Aquisição de dados .....	16
2.4.2 Análise .....	18
3. SÍNTESE DOS RESULTADOS .....	24
3.1 Abundância .....	26
3.2 Distribuição .....	27
4. DISCUSSÃO .....	45
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	53
5.1 Geral .....	53
5.2 Abundância .....	53
5.3 Distribuição .....	54
5.4 Sugestão de estudos futuros .....	55
REFERÊNCIAS .....	57
APÊNDICE 1 .....	76
APÊNDICE 2 .....	83

## Resumo

População é a unidade fundamental da conservação e sua forma mais simples de monitoramento envolve a amostragem temporal regular para a determinação do status populacional. Uma das populações de baleia jubarte do Hemisfério Sul utiliza a costa do Brasil entre maio e dezembro para se reprodução e criação dos filhotes. Esta população, denominada “estoque reprodutivo A” pela Comissão Internacional da Baleia, tem mostrado sinais de recuperação após um marcado declínio devido a caça e um longo período de moratória. Esta população se concentra principalmente no Banco dos Abrolhos (BA), onde águas calmas e quentes parecem constituir um hábitat ideal. Este estudo teve o objetivo de estimar o tamanho da população de jubartes para o ano de 2011, bem como prever a distribuição de grupos na costa brasileira. O método de amostragem de distâncias foi implementado, e modelos hierárquicos Bayesianos foram propostos para estimar a abundância. Modelos auto-regressivos condicionais foram aplicados para prever a densidade em células de 0.5° de latitude e longitude. O tamanho da população foi estimado em 10,160 baleias (Cr.I.95%=6,607-17,692). As maiores densidades foram encontradas entre o Banco dos Abrolhos e a Baía de Todos os Santos (BA). Os resultados sugerem que o aumento populacional acarreta a expansão da população para além do Banco dos Abrolhos.

Palavras-chave: *Megaptera novaeangliae*, Estoque Reprodutivo A, Tamanho Populacional, Densidade, Ocorrência, Modelos Preditivos, Modelagem Hierárquica Bayesiana, Variáveis Oceanográficas.

## Abstract

Population is the fundamental unit of conservation and its simplest monitoring tool involves regular sampling over time for population assessing status. One of the Southern Hemisphere humpback whale populations winters at the Brazilian coast typically from May to December where breeding and calving occur. This population, labeled as “breeding stock A” by International Whaling Commission, has shown signs of recovery after the long period of whaling. The goal of this study was to estimate the population size of humpback whales up to 2011, and predict group distribution along the Brazilian coast. Distance sampling methods were implemented and hierarchical Bayesian models were proposed to estimate abundance. Conditional auto-regressive models were used to predict the density in a lattice of  $0.5^\circ$  of latitude and longitude. Population size was estimated at 10,160 whales (Cr.I.95%=6,607-17,692). Highest densities were predicted to occur between Abrolhos Bank and Todos os Santos Bay (BA). The results suggest that the population increase leads to a population expansion beyond Abrolhos Bank.

Key-words: *Megaptera novaeangliae*, Breeding Stock A, Population Size, Density, Occurrence, Predictive Models, Bayesian Hierarchical Modelling, Oceanographic Variables.

## 1. INTRODUÇÃO

População é a unidade fundamental da conservação, e o primeiro alvo do manejo e diretrizes políticas que visam fornecer proteção a grupos de indivíduos que se encontram em declínio ou em baixos números, ou ainda aqueles em ameaça de extinção. Definida a unidade populacional, a próxima etapa da biologia da conservação consiste em determinar o tamanho e a viabilidade da população de interesse (Dyke et al., 2008).

Após as tomadas de ações de manejo necessárias, a forma mais simples de monitoramento de uma população envolve a realização de amostragem temporal regular para a determinação do status populacional (Dyke, 2008). O status da população pode ser compreendido através da história de vida da espécie, recursos requeridos, interações inter-específicas, efeitos das condições ambientais e parâmetros demográficos básicos - taxa de nascimento e emigração, e taxa de mortalidade e imigração (Cappuccino e Price, 1995). Os parâmetros demográficos que descrevem a dinâmica populacional são, em sua maioria, advindos de séries temporais de abundância total ou relativa (Ranta et al., 2006).

Além do status populacional, a estruturação espacial de uma população é uma importante informação para orientar ações de manejo e a biologia da conservação (Ranta et al., 2006). Espacialmente, algumas condições podem ser reconhecidas como ótimas ao nível em que o desempenho dos indivíduos seja o melhor (Begon et al., 2006). A medida de importância de um hábitat é, por sua vez, baseada na suposição de que a seleção está ligada à reprodução e à sobrevivência (Garshelis, 2000).

Frequentemente, as condições ótimas de hábitat são medidas através de alguma propriedade individual, como uma ação enzimática, ou a nível populacional, como a taxa de reprodução (Begon et al., 2006).

Deste modo, a persistência ou recuperação de uma população pode ser analisada em conjunto com a distribuição no espaço: populações com pequenas taxas de crescimento tendem a se agregarem em ambientes ideais, enquanto que populações cujas taxas de crescimento são elevadas tendem a se dispersarem mais a partir das condições ideais, evitando assim competição por recursos (denso-dependência) (Holt e Barfield, 2010).

Em geral, os mamíferos marinhos apresentam alta mobilidade, com tendência a se distribuírem em grandes áreas (Acevedo-Gutiérrez, 2009), inviabilizando, portanto, experimentos individuais controlados para avaliação de condições ideais. Em campo, preferências de hábitat podem ser inferidas a partir de padrões observados de uso do ambiente, com possíveis particionamentos e variação na disponibilidade de recursos (Garshelis, 2000). Por isso, a maioria dos estudos não permite evidenciar relações causais entre fatores e a distribuição e abundância das populações, se restringindo à obtenção de correlações quantitativas que indicam potenciais preferências de hábitat (Acevedo-Gutiérrez, 2009). Além disso, a resposta também depende da natureza do preditor ambiental e do processo ecológico associado (Austin, 2007). Mesmo assim, a disponibilidade de dados e o conhecimento de potenciais variáveis ambientais motivam o desenvolvimento de modelos que predizem os padrões da distribuição (Redfern et al., 2006).



Neste contexto, a maioria dos estudos de uso de hábitat tenta explicar a distribuição e abundância de mamíferos marinhos em relação a fatores bióticos ambientais e abióticos. Dois importantes fatores que influenciam a distribuição de uma espécie são a disponibilidade de alimento e o risco de predação (Acevedo-Gutiérrez, 2009). A disponibilidade de presas, direta ou indiretamente (e.g., aspectos que influenciam esta disponibilidade), é o fator mais utilizado para explicar a distribuição dos mamíferos marinhos (e.g. Cañadas et al., 2002; Moore et al., 2002; Moore e Laidre, 2006; Cañadas e Hammond, 2008; Greg e Trites, 2008; Santora et al., 2010; Bailey e Thompson, 2010; Dalla Rosa et al., 2012).

Alguns estudos, no entanto, têm foco na relação entre variáveis ambientais e a distribuição dos indivíduos sob a perspectiva do sucesso reprodutivo, seja em relação às condições de reprodução ou ao benefício dos filhotes. Por exemplo, na Nova Zelândia, “creches” de golfinhos escuros (*Lagenorhynchus obscurus*) são encontradas em águas mais rasas, enquanto que seus predadores (tubarões e orcas, *Orcinus orca*) se distribuem em águas mais profundas (Weir et al., 2008).

Para cetáceos que particionam áreas geográficas para realizar atividades de forrageamento e reprodução (e.g., *Balaenidae* e *Balaenopteridae*), duas hipóteses principais são levantadas para explicar a demanda fisiológica da migração – ou escolha da área de reprodução. A primeira se baseia em estratégias energéticas para conservação de energia, com o objetivo de aumentar o sucesso reprodutivo, na qual o deslocamento para regiões tropicais e subtropicais de altas temperaturas tem papel importante nos primeiros estágios de desenvolvimento do filhote. A segunda foca na evasão dos

filhotes das áreas de risco de predação em altas latitudes, onde estariam mais suscetíveis a ataques de orcas (Corkeron e Connor, 1999; Clapham, 2001; Ford e Reeves, 2008; Steiger et al., 2008).

Corroborando estas hipóteses, Elwen e Best (2004) apontam que a baleia franca austral (*Eubalaena australis*) se concentra em áreas que fornecem mais proteção contra ondas e ventos, e de fundos sedimentares com suave declividade, sendo que pares de fêmeas e filhotes ocupam áreas mais próximas da costa e mais rasas. Para a baleia franca do norte (*Eubalaena glacialis*), Keller et al. (2006) demonstraram que existe um limite térmico na distribuição da população, tanto superior quanto inferior, na área reprodutiva da Geórgia e nordeste da Flórida.

Além do efeito ambiental, a distribuição dos indivíduos pode ser dependente de uma série de processos biológicos em diferentes níveis. As características da história de vida dos indivíduos, incluindo a reprodução, o territorialismo e a dispersão podem gerar agregação ou mesmo lacunas na distribuição (Latimer et al., 2006). Os misticetos possuem uma estrutura social que é baseada em grupos pequenos e instáveis, cuja composição e dinâmica varia com a espécie e com a estratégia reprodutiva adotada por esta (Clapham et al., 2000). Assim, a preferência de hábitat é resultado da complexa interação entre padrões comportamentais, requerimentos biológicos e condições ambientais (Erst e Rosenbaum, 2003).

## 1.1 A espécie de estudo

A baleia jubarte *Megaptera novaeangliae* é uma espécie cosmopolita e migratória que tipicamente passa o verão, parte da primavera e outono forrageando em altas latitudes e que utiliza águas tropicais e subtropicais durante o inverno para reprodução e criação dos filhotes nos primeiros meses de vida (Clapham, 2000; Dawbin, 1956, 1966; Mackintosh, 1965).

A Comissão Internacional Baleeira (IWC) reconhece sete áreas reprodutivas no Hemisfério Sul e seis áreas de alimentação no Oceano Austral (IWC, 1998). A população de interesse, conhecida como “estoque reprodutivo A” (daqui em diante tratada como estoque A), corresponde àquela que se reproduz na costa do Brasil e que se alimenta ao leste do mar da Escócia, em torno das ilhas Geórgia do Sul e Sandwich do Sul (Stevick et al., 2006; Zerbini et al., 2006, 2011a; Engel et al., 2008; Engel and Martin, 2009).

Milhares de jubartes foram caçadas em toda sua área de distribuição, especialmente no Hemisfério Sul, sendo o principal alvo da caça ilegal pela União Soviética até 1972 (Yablokov et al., 1998). Assim, muitas populações de jubartes foram reduzidas a 10% de seus tamanhos originais (Clapham et al., 1999). Após o término da caça, as populações começaram o processo de recuperação, oportunizando a realização de amostragens com o objetivo de monitorar seus crescimentos ao longo do tempo (Zerbini et al., 2010). A maioria das populações do Hemisfério Sul mostra sinais de recuperação (Bannister and Hedley, 2001; Clapham et al., 1999; Findlay et al., 1994; Findlay et al.,

2011; Flórez-González, 1991; Paterson et al., 1989; Paterson and Paterson, 1994), incluindo o estoque A (Zerbini et al., 2011b; Ward et al., 2011).

A primeira estimativa de abundância do estoque A, conduzida em 1995 usando-se métodos de marcação-recaptura, resultou em uma população de 1,634 indivíduos (IC90%=1,379–1,887) (Kinas e Bethlem, 1998). Dados empíricos e modelos de abundância sugerem que esta população vem aumentando (e.g. Freitas et al., 2006; Andriolo et al., 2010; Ward et al., 2011; Zerbini et al., 2011b). Apesar do aumento, a estimativa de 25,000 indivíduos pré-caça de Zerbini et al. (2011b) se encontra distante do tamanho populacional estimado atualmente de 9,330 indivíduos (IC95%=7,185–13,214) (Wedekin et al., 2010). Além disso, questões relativas ao parâmetro de crescimento populacional ( $r$ ) permanecem abertas devido à incerteza associada às estimativas de abundância.

As áreas de reprodução da jubarte são geralmente associadas a ambientes recifais, ilhas e áreas costeiras (Dawbin, 1956; Whitehead e Moore, 1982). O padrão encontrado para o Estoque A é similar, sendo documentada uma maior ocupação no Banco dos Abrolhos (Martins et al., 2001; Andriolo et al., 2006, 2010).

Estes fatos podem estar vinculados à distribuição da espécie na área reprodutiva. Rasmussen et al. (2007) concluíram que a distribuição dos indivíduos no hemisfério sul se limita a águas com temperatura variando entre 21.1° e 28.3°C. Johnston et al. (2007) indicam que águas mais rasas que 200 m predizem mais de 60% da distribuição na área reprodutiva do Havaí. Erst e Rosenbaum (2003) e Félix e Haase (2005) concluíram que pares de fêmeas com filhote preferem águas rasas comparados a outros grupos sociais

na baía de Antongil (Madagascar) e na costa do Equador, respectivamente. Para o estoque A, Martins et al. (2001) e Zerbini et al. (2004) concluíram, com base em amostragem no Banco dos Abrolhos e Nordeste do Brasil, respectivamente, que pares de fêmeas com filhote ocorrem em águas mais rasas que outros grupos.

Dado este panorama, o presente estudo tem por hipóteses:

- (a) A abundância de baleias jubarte para o ano de 2011 é maior que as abundâncias estimadas em anos anteriores, evidenciando a recuperação do estoque A;
- (b) O possível aumento da população leva a um aumento da intensidade de ocupação (densidade) para além do Banco dos Abrolhos;
- (c) As áreas de maior densidade de filhotes possuem características de águas calmas e quentes, fornecendo condições ideais para o estágio inicial de desenvolvimento destes;
- (d) Grupos com filhotes e outros grupos sociais particionam a distribuição dentro da área reprodutiva.

## 1.2 Objetivo

### 1.2.1 Geral

Estimar a abundância e prever a distribuição espacial da baleia jubarte em sua área de reprodução na costa do Brasil para o ano de 2011.

### 1.2.2 Específicos

1.2.2.1 Desenvolver metodologia Bayesiana hierárquica para estimar o tamanho da população de jubartes a partir do método de amostragem de distâncias;

1.2.2.2 Comparar a metodologia padrão atual (software *Distance*) com a parametrização proposta;

1.2.2.3 Inferir crescimento populacional e aumento de ocupação em macro-regiões (estratos ou blocos);

1.2.2.4 Relacionar o efeito de variáveis ambientais e oceanográficas com a distribuição dos grupos, avaliando-se quais são importantes no que se refere à intensidade de ocupação;

1.2.2.5 Obter o efeito da correlação espacial entre os grupos de jubarte e sua influência sobre a densidade.

1.2.2.6 Comparar a distribuição de grupos sociais.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Área de estudo

A área de estudo compreendeu a plataforma e talude continental desde o estado do Sergipe ( $10^{\circ}8'S$ ) até o estado do Rio de Janeiro ( $23^{\circ}12'S$ ) cobrindo a isóbata de 500 m, alcançando a isóbata de 1000 m em alguns pontos (*Figure 1*, Apêndice 2). A área coberta abrange a Plataforma Nordeste-Leste brasileira e uma pequena porção da Plataforma Sudeste e talude continental respectivo a cada plataforma.

A Plataforma Nordeste-Leste é caracterizada pela complexidade do relevo, derivado de atividades vulcânicas e tectônicas intensas. Até Belmonte (15°45'S) a plataforma estreita-se gradativamente, apresentando extensão média de 50 km (Lessa e Cirano, 2004; Zembruski et al., 1977). Um amplo alargamento da plataforma, originado de vulcões e subseqüente formações biogênicas (Fainstein e Summerhayes, 1982), ocorre no Banco Royal Charlotte e Banco dos Abrolhos, alcançando 110 km e 200 km de extensão (Zembruski et al., 1977). O talude continental subseqüente a Plataforma Nordeste-Leste apresenta largura média de 30 km e profundidade média de 2000 m. A partir de Vitória, a plataforma volta a se estreitar até Cabo de São Tomé (22°S), considerado o limite sul da Plataforma Continental Leste (Zembruski et al., 1977). Nesta região o talude é gradativamente mais largo e menos abrupto. A partir daí, a orientação da linha de costa muda de direção NE-SO para L-O, e a plataforma continental passa a ser conhecida como Plataforma Sudeste. Esta plataforma apresenta extensão média de 80 km e topografia suave, com profundidade de quebra variando entre 120 e 180 m (Castro e Miranda, 1998).

De maneira geral, a sedimentação da Plataforma Nordeste-Leste é dominada por carbonatos biogênicos (Melo et al., 1975), exceto em áreas adjacentes às desembocaduras dos rios São Francisco, Jequitinhonha e Doce, onde predominam os sedimentos terrígenos (Summerhayes et al., 1977; Barreto e Summerhayes, 1975). Esta característica, somada às baixas profundidades, possibilitou o desenvolvimento de comunidades de recifes de coral ao longo de toda a plataforma; dentre estas o complexo recifal dos Abrolhos é considerado a maior e mais rica área de recifes de coral do

Atlântico Sul (Leão, 1999; Castro e Pires, 2001). O complexo de recifes se encontra a uma profundidade média de 25 m, limitado ao sul pela desembocadura do rio Doce (19°40'S) (Laborel, 1970).

Na Plataforma Sudeste, a sedimentação carbonática tem limite em Cabo Frio; ao sul, a contribuição de areia e lama toma importância a medida que a plataforma torna-se mais extensa, podendo causar ou promover o acúmulo de sedimento (Rocha et al., 1977).

A feição característica de toda a região é a Corrente do Brasil (CB). A CB possui fluxo superficial junto a quebra da plataforma, em direção ao sul, a partir de 10°S - 14°S (Rodrigues et al., 2007) ao longo da costa da América do Sul, até encontrar a Corrente das Malvinas em torno de 36°S, quando se afasta da costa (Talley et al., 2011). Até 20°S, a CB transporta, basicamente, Água Tropical (AT) – quente e salina; a partir daí, recebe influência da Água Central do Atlântico Sul (ACAS), tornando-se mais profunda e com maior capacidade de transporte a medida que a latitude aumenta (Silveira et al., 2000).

No Banco dos Abrolhos, os ventos - predominantemente de leste durante o inverno - originam os processos sub-inerciais que controlam as correntes na região, uma vez que os recifes em franja e ilhas agem como uma barreira ao transporte de Ekman (Lessa e Cirano, 2006). A maré, influenciando a CB, também exerce controle sobre a direção e a intensidade das correntes superficiais da região (Meyerhöf e Marone, 1996). A presença de swell é marcante no inverno, tendo direção predominante de sudoeste, com período entre 10 e 12 s (Cabral et al., 2001).



A Plataforma Sudeste interna é dominada pela Água Costeira (AC), enquanto que a plataforma externa ainda sofre influência da AT e ACAS a distâncias entre 80 e 120 km da linha de costa (Castro e Miranda, 1998; Silveira, 2000). A região está sujeita a eventos de ressurgência, principalmente durante o verão, com a penetração da ACAS trazendo águas frias e ricas em nutrientes à plataforma interna (Castro e Miranda, 1998). As ressurgências de Cabo de São Tomé e Cabo Frio são induzidas pelo vento e condições batimétricas, e são intensificadas por vórtices (Calado et al., 2010). Durante o inverno a circulação é forçada pelas frentes frias vindas de sul, trazendo ventos de sudoeste, que forçam a inversão das correntes, passando a apresentarem fluxos para norte mais frequentes (Castro e Miranda, 1998).

## 2.2 Sobrevoos

A amostragem foi realizada entre 26 de agosto e 13 de setembro de 2011 durante o pico de abundância de jubartes na costa do Brasil (Martins et al., 2001; Morete, 2003). Transectos paralelos e em zig-zag foram percorridos com uma aeronave de asas altas (Aerocommander) provida de janelas-bolha a uma altitude de 152.40 m e velocidade de 10 nós (56.59 m/s).

As avistagens foram feitas por dois observadores posicionados do lado direito e esquerdo da aeronave, na qual quatro observadores rotacionavam entre posições de observação, anotação e descanso. A cada avistagem de indivíduos ou grupos o ângulo de declinação do observador foi medido com um clinômetro, sempre que um grupo se encontrava perpendicular a aeronave. A posição geográfica de cada avistagem foi

registrada, bem como o tamanho e composição de grupo (adultos e fêmeas com filhotes), e pista de detecção (aérea, corpo ou borriço). Variáveis com potencial efeito sobre a probabilidade de detecção - escala Beaufort, cobertura de nuvens, reflexo do sol e visibilidade - foram registradas no início de cada transecto.

### 2.3 Estimativa de Abundância

Distâncias perpendiculares às transecções foram calculadas a partir da altura da aeronave e dos ângulos de declinação medidos. Truncou-se as distâncias correspondentes aos ângulos menores ou iguais a 3° devido a dificuldade em obter medidas acuradas.

Análises de amostragem de distâncias utilizando-se estimativas de máxima verossimilhança são geralmente conduzidas no software *Distance* (Buckland et al., 2001; Borchers et al., 2002; Thomas et al., 2009). No presente estudo utilizou-se uma parametrização alternativa, baseada em formulação hierárquica e análise Bayesiana através do esquema de aumento de dados (Royle & Dorazio, 2008, p. 234-235).

Assumiu-se  $n$  como o número total de grupos, sendo  $x_i$  as distâncias perpendiculares referentes a cada avistagem  $y_i = 1$ . O esquema de aumento de dados consiste em expandir as  $M - n$  avistagens para um elevado valor de  $M$ , com  $x_i = \text{NA}$ , definido como valores ausentes, e  $y_i = 0$  para grupos  $i = (n + 1), \dots, M$  não detectados. A probabilidade de detecção dos grupos foi definida pela função de detecção meia-normal  $p(x_i) = \exp(-x_i^2(\sigma^{-2}))$ .

Para cada um dos  $M$  grupos no esquema de aumento de dados, a variável  $w_i$  foi inserida para representar a ocorrência de grupos. Assumiu-se que  $w_i$  é uma variável aleatória independente com distribuição Bernoulli *Bern* ( $\psi$ ), onde  $\psi$  é a probabilidade que um grupo da superpopulação  $M$  tem de fazer parte da população real de jubartes. Desse modo, o número total de grupos é dado por  $N = \sum_{i=1}^M w_i$ .

O número total de indivíduos se torna  $N_p = \sum_{i=1}^M w_i \cdot s_i$ , onde  $s_i$  é o número médio de indivíduos estimados através de uma distribuição de Poisson deslocada. Finalmente, inserindo-se a razão entre área total ( $A$ ) e área amostrada ( $a$ ), a abundância é estimada por  $N_p = \sum_{i=1}^M (w_i \cdot s_i) \cdot A/a$ .

Inseriu-se três modificações na estimativa de Royle & Dorazio (2008):

- (1) Incorporação de covariáveis na função de detecção, modelando-se o  $\log(\sigma_i)$  pelo efeito linear das covariáveis escala Beaufort (1 a 4), cobertura de nuvens (%), tipo de pista de avistagem (aérea, corpo e borrifo), observador (total de 5) e visibilidade (ruim, regular, boa e excelente).
- (2) Incorporação de covariável na probabilidade de ocorrência de grupos  $\psi_i$  para avaliar efeito dos estratos, definidos em Andriolo et al. (2010), sobre a ocupação.
- (3) Incorporação da probabilidade de detecção em cima da transecção  $g(0)$ , utilizando-se a média 0.67 e desvio padrão 0.15 (Andriolo et al., 2006).

Todas as covariáveis foram expandidas para entrar no esquema de aumento de dados por reamostragem. Estimativa Bayesiana dos parâmetros foi conduzida através de métodos Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) (Carlin and Louis, 2000;

Ellison, 2004; Gelman et al., 1995). Prioris pouco informativas foram utilizadas para todos os parâmetros. Modelos com diferentes covariáveis foram testados; o ajuste dos modelos foi medido através do Critério de Informação de Desvio (DIC) (Spiegelhalter et al., 2002).

Comparou-se os resultados dos modelos hierárquicos Bayesianos com modelos similares no *Distance*, examinando-se as abundâncias estimadas e os coeficientes de variação (CVs).

## 2.4 Distribuição

As predições foram conduzidas sobre uma grade de resolução de 0.5° de latitude por 0.5° de longitude. A resolução, apesar de grosseira, é consistente com a magnitude dos movimentos da baleia jubarte dentro da área reprodutiva do litoral brasileiro (Zerbini, com. pess.).

### 2.4.1 Aquisição de dados

As variáveis ambientais e oceanográficas utilizadas foram: altura significativa de onda, distância da linha de costa, distância do Arquipélago de Abrolhos, batimetria, distância dos principais estuários, temperatura superficial do mar e velocidade modular do vento.

Os dados de altura significativa de onda (m) e velocidade do vento ( $\text{ms}^{-1}$ ) são derivados do altímetro Jason-1 Near-Real Time Significant Wave Height. Os dados são produzidos e distribuídos pela AVISO (<http://.aviso.oceanobs.com>), como parte do segmento de processamento Ssalto. O conjunto de dados possui resolução de 1° de

latitude por 1° de longitude. A grade do presente estudo foi completada com os valores que pertenciam a cada grau.

Dados de batimetria (m) foram obtidos pela base de dados global ETOPO-1 com resolução de 1 arco-minuto, disponíveis em <http://ngdc.noaa.gov/mgg/global/global>. Como a resolução da batimetria é mais fina que a grade foi necessário agrupar os dados para se obter uma medida por célula. Utilizou-se a média dos valores que se encontravam nos limites de cada célula. Em algumas células as médias resultaram em valores acima do nível do mar (i.e., altitude ao invés de batimetria), devido a uma grande porção da célula estar localizada no continente. Nestas células, utilizou-se o menor valor disponível abaixo do nível do mar, que compreendeu a profundidade na área adjacente ao continente.

A distância Euclidiana do Arquipélago de Abrolhos foi calculada a partir das coordenadas geográficas de cada célula da grade ao ponto médio da coordenada geográfica do arquipélago (17°58'S, 38°42'O). A distância dos principais estuários da Plataforma Nordeste-Leste e Plataforma Sudeste (Schettini, com. pess.) foi utilizada como proxy da visibilidade ou turbidez da coluna d'água, considerando-se que próximo aos estuários a turbidez é mais acentuada. A distância Euclidiana entre as células e os estuários dos rios Paraíba do Sul (21°37'S, 41°O), Doce (19°39'S, 39°48'O), Jequitinhonha (15°51'S, 38°51'O) e São Francisco (10°30'S, 36°23'O) foram calculadas, armazenando-se apenas a distância mínima com respeito a cada célula. A distância Euclidiana da linha de costa foi calculada como a distância entre as células da

grade e as células em que se encontram a linha da costa, armazenando-se a distância mínima.

Valores de temperatura superficial do mar (TSM) (°C), referentes aos dias em que os sobrevoos foram conduzidos, foram obtidos através do espectrorradiômetro MODIS a bordo do satélite Aqua. As imagens Level-3 com resolução de 9km utilizadas são disponibilizadas em <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>. Fez-se uma média dos valores diários, e, tal qual a batimetria, foi obtida a média da TSM em cada célula. Devido a cobertura de nuvens, o valor de TSM em uma célula ficou ausente. Para preencher esta lacuna, fez-se uma predição através de análise Bayesiana, utilizando-se como preditores lineares a latitude e a latitude ao quadrado.

Os mapas das covariáveis estão disponíveis no Apêndice 1.

#### 2.4.2 Análise

A estimativa da densidade relativa para a área de estudo se baseou em modelos auto-regressivos condicionais (CAR), os quais permitem inserir efeitos de auto-correlação espacial (Besag, 1974). No caso das baleia jubarte, a escolha dos modelos CAR é bastante satisfatória por duas razões: relaciona a densidade de indivíduos ou grupos com variáveis ambientais e oceanográficas, e insere a componente de correlação espacial entre os grupos. Além disso, por causa da estrutura condicional explícita, é conveniente a implementação de modelos CAR em cenários hierárquicos Bayesianos (Gelfand et al., 2003).

Diferentes análises foram conduzidas no intuito de avaliar possível partição de grupos sociais na distribuição. A primeira análise foi conduzida com todos os grupos avistados e na segunda análise foram considerados apenas os grupos que continham filhotes – pares de fêmeas e filhote ou trios de fêmeas, escorte e filhote.

(1) Total de grupos

Assumiu-se que  $y(s_j)$  corresponde as localizações geográficas  $s$  do grupo avistado  $j$  de jubartes. Dentro dos limites de  $0.5^\circ$  de latitude por  $0.5^\circ$  de longitude, se definiu  $Y_i$  como sendo o somatório do número de grupos  $y(s_j)$  que pertencem a célula  $i$ .

$$Y_i = \sum_{j \in i} y(s_j)$$

Do mesmo modo, o esforço por célula  $i$  é dado pelo somatório dos comprimentos (milhas náuticas) dos transectos a cada  $0.5^\circ$  de latitude por  $0.5^\circ$  de longitude.

$$Esforço_i = \sum_{l \in i} comprimento(transecto_l), \text{ para } l = 1, 2, 3, \dots, 69.$$

A relação entre a distribuição das jubartes com as variáveis ambientais e oceanográficas é descrita como  $Y_i \sim Poisson(\lambda_i)$ , onde é possível modelar quaisquer efeitos desejados sobre o  $\log(\lambda_i)$ .

$$Y_i \sim Poisson(\lambda_i)$$

$$\log(\lambda_i) = \beta_0 + \sum_{w=1}^W \beta_w covariável_{w,i} + \rho_i + \log(Esforço_i), \text{ para } w = 1, \dots, W,$$

onde  $W$  é o número total de covariáveis incluídas no modelo.

O componente  $\rho_i$  se refere, simplificadaamente, ao efeito randômico de cada célula  $i$ , que contabiliza a correlação espacial dos grupos. Especificamente, no segundo nível do modelo,  $\rho_i$  é condicionado aos efeitos das células vizinhas  $\rho_j$  através de uma distribuição auto-regressiva. Optou-se por utilizar a distribuição Gaussiana para esta estrutura, dada por:

$$\rho_i | \rho_j \sim \text{Normal} \left( \frac{\sum_{j \in \delta_i} a_{ij} \rho_j}{a_{i+}}, \frac{\sigma_\rho^2}{a_{i+}} \right) \quad j \neq i$$

Onde  $a_{i+}$  denota o número total de células vizinhas de  $i$  (i.e. que fazem fronteira), e  $a_{ij} = 1$  se a célula  $i$  e  $j$  fazem fronteira, caso contrário  $a_{ij} = 0$ . A variância condicional  $\sigma_\rho^2$  é um hiper-parâmetro.

Como mostra o esquema abaixo, definiu-se  $\rho_i$  sob a influência da ocupação de oito células vizinhas próximas. Para as células cujas fronteiras leste são continentais o número de células vizinhas é menor; para as células que fazem fronteira com regiões oceânicas não-amostradas, aumentou-se a grade para que estas também tivessem oito vizinhos, evitando-se assim os efeitos de borda (Lim et al., 2007).

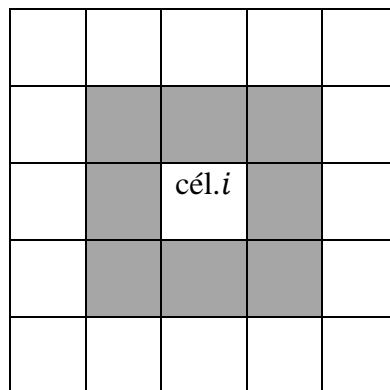


Figura 1. Esquema de vizinhos sob a influência de uma célula da grade de estudo.



Deste modo, no primeiro nível do modelo trabalha-se somente com as células referentes as observações, i.e, onde houve esforço de amostragem. No segundo nível trabalha-se com mais células, uma vez que a correlação espacial é estimada mesmo para células onde o esforço foi nulo. Esta estrutura de dependência espacial possibilita investigar a contribuição dos efeitos randômicos mesmo em células que não foram amostradas, acomodando lacunas e intensidades irregulares na amostragem (Gelfand et al., 2003).

Os parâmetros a serem estimados são:  $\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_w, \sigma_\rho$ , e derivados  $\rho_i$  e  $\lambda_i$ .

O índice de densidade foi calculado como a média da densidade padronizada por milha náutica por célula  $\mu_i$  como segue:

$$\text{índice} = \frac{\mu_i}{\sum \mu_i} \cdot \hat{N}, \text{ para } i = 1, \dots, \text{número total de células},$$

onde  $\hat{N}$  é o número de grupos estimado em 3.1.

O índice de densidade estimado foi usado para se estimar a probabilidade relativa de haver ao menos um grupo por célula. Essa probabilidade é descrita por:

$$\text{pr}(ocupação)_i = 1 - \text{pr}(ocupação = 0)_i = 1 - e^{-\text{índice}_i}$$

Esta probabilidade de ocupação é considerada relativa, pois trata-se da probabilidade referente à densidade dependente da padronização do esforço e do tamanho da população estimado. Por isso, os valores absolutos não tem significado que pode ser interpretado, e sim, sua relação com os demais.

(2) Grupos com filhote

Assumiu-se que  $Y_i$  (referente a primeira análise) corresponde ao número total de grupos detectados por célula, e que  $c_i$  representa o número de grupos avistados na célula  $i$  que contém filhotes. O número de grupos com filhotes entre os grupos avistados em  $i$  é dado, então, por  $c_i \sim Bin(Y_i, p_i)$ .

A probabilidade de ocorrência de filhotes nos grupos, por sua vez, pode estar relacionada às variáveis ambientais e oceanográficas de acordo com:

$$\log\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) = \alpha_0 + \sum_{w=1}^W \alpha_w covariável_{w,i} + \rho_i, \text{ para } w = 1, \dots, W,$$

onde  $W$  é o número total de covariáveis incluídas no modelo.

Similar a primeira análise,  $\rho_i$  é responsável pela relação espacial entre os grupos, sendo estimado como os demais parâmetros desconhecidos  $\alpha_0, \alpha_1, \dots, \alpha_w$  e  $\sigma_\rho$ , e derivado  $p_i$ .

Os parâmetros desconhecidos das duas análises foram estimados através da inferência Bayesiana usando-se métodos MCMC (Carlin and Louis, 2000; Ellison, 2004; Gelman et al., 1995). Prioris pouco informativas foram definidas para todos os parâmetros (Tabela 1).

Tabela 1. Prioris definidas para os modelos de todos os grupos e de grupos com filhote.

$\tau$  (precisão) é o inverso da variância de  $\rho$ ;  $\beta_w$  e  $\alpha_w$  são os coeficientes das variáveis explanatórias.

Parâmetros	Todos os grupos	Parâmetros	Grupos com filhote
$\tau$	<i>Gamma</i> (0.5,0.0005)	$\tau$	<i>Gamma</i> (0.5,0.0005)
$\beta_0$	<i>Flat</i>	$\alpha_0$	<i>Flat</i>
$\beta_w$	<i>Normal</i> (0,0.01)	$\alpha_w$	<i>Normal</i> (0,0.01)

A seleção de covariáveis que indicam efeitos importantes sobre ambas análises foi feita pelos seguintes passos: (a) teste de correlação entre covariáveis, evitando-se incluir juntas aquelas que apresentam colineariedade; (b) modelo com todas as covariáveis; (c) modelo excluindo-se uma covariável por vez (primeiro critério: posterior cobriu o zero; segundo critério: média da posterior mais próxima de zero) até modelo nulo (d) avaliação do Critério de Informação de Desvio (DIC, Spiegelhalter et al., 2002), dado por:

$$DIC = \widehat{D} + 2pD,$$

onde  $\widehat{D}$  é a deviança média posterior e  $pD$  é o número efetivo de parâmetros, e Erro Quadrático Médio Predito (MSPE, Gelfand e Gosh, 1998) dos modelos para comparação dos ajustes. O MSPE é definido por:

$$MSPE = \frac{1}{M} \sum_{m=1}^M (Y_i - \tilde{Y}_i)^2, \text{ para } M = G \times i,$$

onde  $G$  é o número de iterações MCMC salvas. O mesmo se aplica para  $c_i$ . Preferiu-se utilizar o MSPE quando os modelos apresentaram  $pD$ s negativos (i.e. deviança média

posterior > deviância das médias posteriores) – casos em que o DIC não é um bom critério de seleção de modelos (Spiegelhalter et al., 2002).

Por fim, comparou-se os modelos de melhor ajuste com Modelos Lineares Generalizados (GLM) similares, através do DIC e MSPE.

Os efeitos da auto-correlação espacial foram diferenciados dos efeitos estimados pelas variáveis ambientais e oceanográficas para o modelo de densidade de todos os grupos de jubarte de melhor ajuste. O efeito das variáveis ambientais e oceanográficas (tratado como efeito oceanográfico) foi predito fixando-se a média das distribuições posteriores de cada coeficiente e utilizando-se os valores de cada covariável em cada célula, sem o intercepto ( $\beta_0$ ). Após, foi calculada a diferença entre o efeito espacial ( $\rho_i$ ) e o efeito oceanográfico.

### 3. SÍNTESE DOS RESULTADOS

Um total de 443 grupos de jubartes foram avistados, com tamanho de grupo variando de 1 a 6 indivíduos. A posição dos transectos e das avistagens está apresentada na Figura 2.

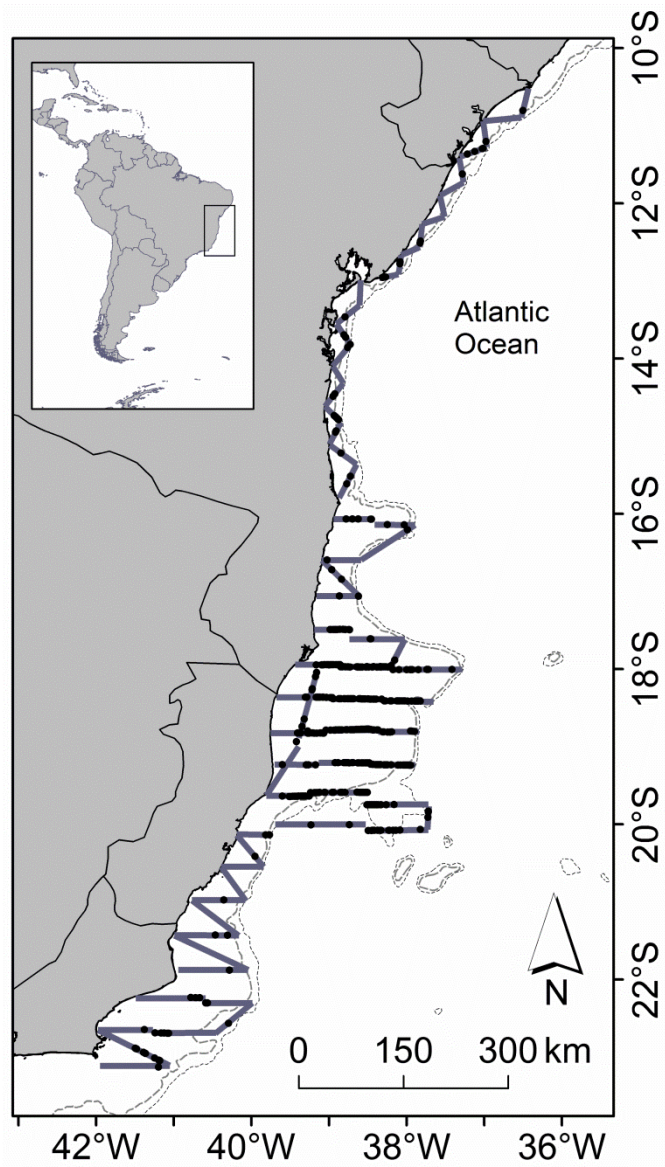


Figura 2. Localização dos transectos (cinza) e dos grupos de baleia jubarte avistados (pontos pretos), compreendendo a área de reprodução do Brasil a partir do Sergipe (10°8'S) até o Rio de Janeiro (23°12'S). As isóbatas de 200 m e 1000 m estão indicadas.

### 3.1 Abundância

A diferença na probabilidade de ocorrência entre os estratos não diferiu significativamente, nem o tamanho de grupo estimados pelos diferentes modelos. O modelo com efeito da cobertura de nuvens (3) apresentou o melhor ajuste (menor DIC), seguido pelos modelos com efeito da escala Beaufort (2), nulo (1) e pista de avistagem (3). No entanto a abundância média estimada pelos modelos não diferiu significativamente, alcançando uma diferença máxima de 172 indivíduos. O sumário da distribuição posterior dos parâmetros para os sete modelos ajustados pode ser vista na *Table 1* (Apêndice 2).

Como os modelos acima são indistinguíveis perante o DIC (diferença mínima recomendada de 10), optou-se por gerar uma distribuição de mistura entre os modelos mais prováveis (i.e. menores deviâncias, Gelman et al., 2004). O modelo mais provável foi o modelo com efeito da pista de avistagem (4). Esta distribuição resultou em tamanho de população de 10,160 indivíduos (I.Cr.95%=6,607-17,692; CV=0.321) (Ver *Figure 2*, Apêndice 2).

No software *Distance*, o modelo com efeito da pista de avistagem (4) foi indicado como melhor ajuste pelo Critério de Informação de Akaike (AIC) (Ver *Table 3*, Apêndice 2). A população estimada foi de 14,315 indivíduos (I.C.95%=8,257-24,818; CV=0,287).

Os CVs dos modelos Bayesiano e padrão são similares e os intervalos de credibilidade e confiança do tamanho populacional foram bastante sobrepostos.

### 3.2 Distribuição

O somatório do número de grupos a cada 0.5° de latitude e longitude, bem como o esforço de amostragem, resultaram em 71 células. Na Figura 3, 4 e 5 estão apresentados o mapa do esforço (milhas náuticas), o mapa do número de grupos avistados e o mapa do número de filhotes avistados, respectivamente. As células incluídas para se evitar os efeitos de borda podem ser visualizadas no mapa do esforço, onde  $\text{Esforço}_i=0$ .

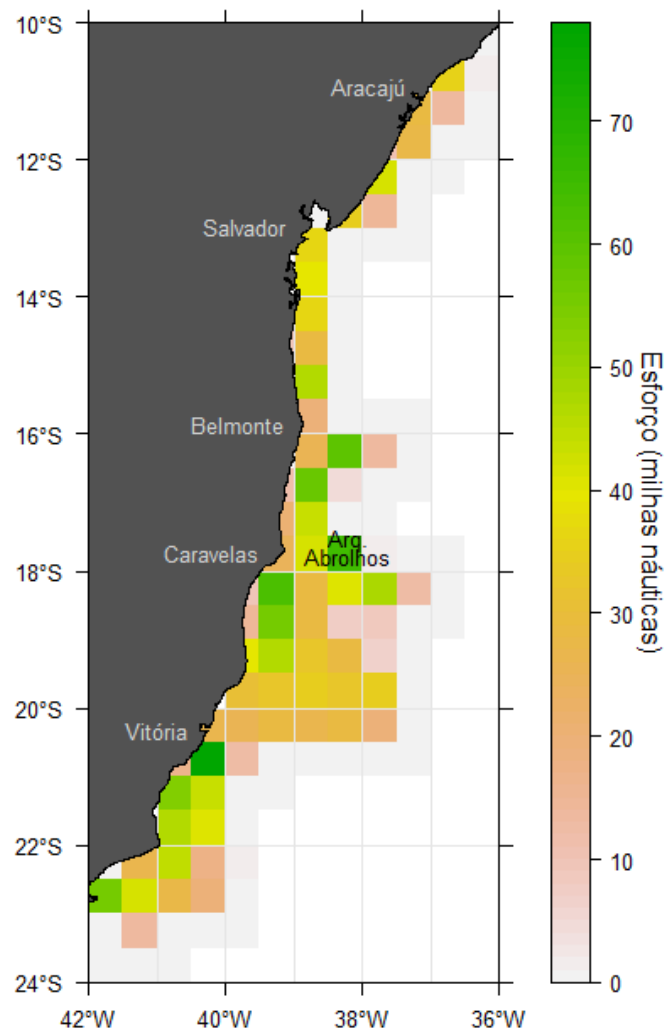


Figura 3. Esforço por célula em milhas náuticas.

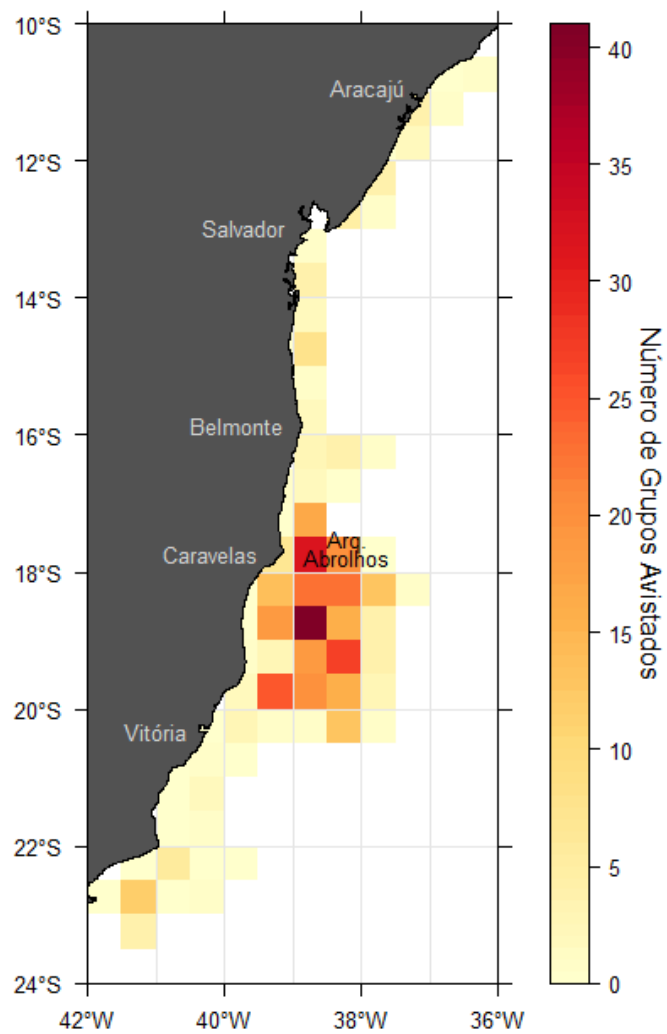


Figura 4. Número total de grupos avistados por célula.



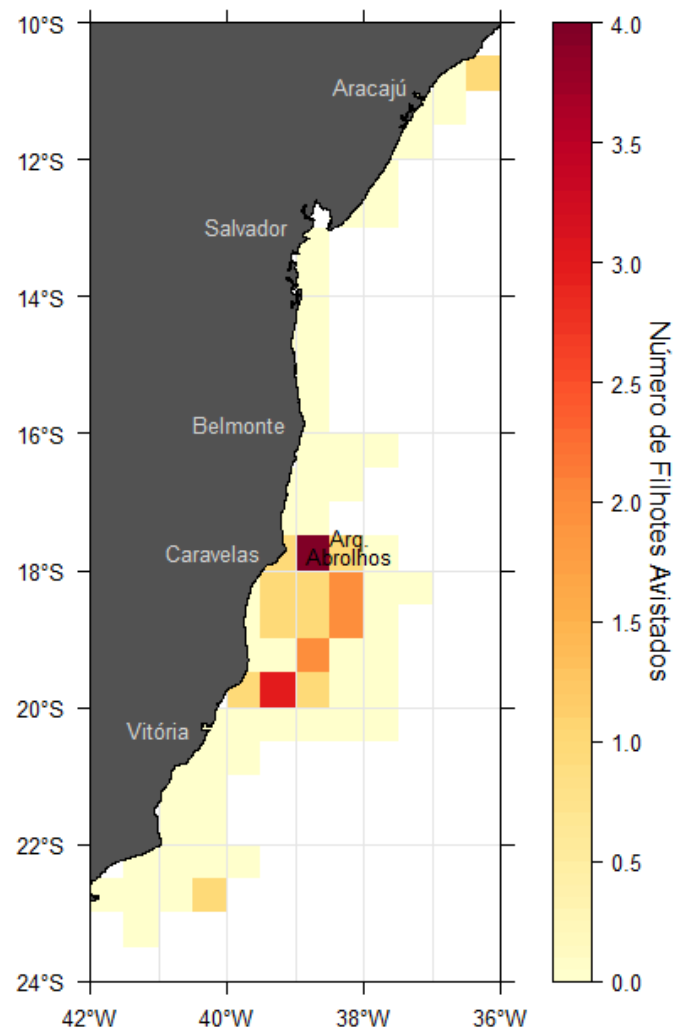


Figura 5. Número de filhotes avistados por grupo por célula.

As variáveis altura significativa de onda e intensidade de vento, e distância Euclidiana da linha de costa e batimetria apresentaram correlações significativas de 0.8 e -0.7, respectivamente, e por isso não foram incluídas juntas nos modelos.

Os modelos de densidade de grupos de baleia jubarte (análise 1) com diferentes combinações das variáveis explanatórias e respectivos pD, deviância, DIC e MSPE estão apresentados na Tabela 2.

Tabela 2. Modelos referentes a análise 1 (todos os grupos de baleia jubarte), com diferentes combinações de variáveis explanatórias e respectivos pDs, deviâncias, DICs e MSPEs. O melhor ajuste pelo MSPE e DIC está indicado em negrito.

Modelo	pD	Deviância	DIC	MSPE
tsm + tsm2 + dabrolhos + dcosta + dcosta2 + destuario + onda	-961.5	253.8	-708.2	0.3933270
tsm + tsm2 + dabrolhos + dcosta + dcosta2 + destuario + vento	-839.6	253.5	-585.7	0.3961132
tsm + tsm2 + dabrolhos + zm + zm2 + destuario + onda	-3446.0	253.9	-3192.0	0.3962893
tsm + tsm2 + dabrolhos + zm + zm2 + destuario + vento	-484.7	253.8	-230.8	0.4031132
tsm + tsm2 + dabrolhos + dcosta + dcosta2 + onda	-801.7	253.7	-548.5	0.4013208
tsm + dabrolhos + dcosta + dcosta2 + onda	-1380.0	253.9	-1127.0	0.3908679
<b>dabrolhos + dcosta + dcosta2 + onda</b>	<b>-3976.0</b>	<b>252.7</b>	<b>-3723.0</b>	<b>0.3886289</b>
dabrolhos + dcosta + onda	-1185.0	252.7	-932.5	0.3981509
dabrolhos + onda	-1295.0	252.9	-1041.0	0.3919686
onda	-977.3	253.7	-723.8	0.3938365
nulo	0.9	253.6	255.0	0.4087736

tsm = temperatura superficial do mar; tsm2 = temperatura superficial do mar ao quadrado; dabrolhos = distância do Arquipélago de Abrolhos; dcosta = distância da linha de costa; dcosta2 = distância da linha de costa ao quadrado; zm = batimetria média; zm2 = batimetria média ao quadrado; destuario = distância de estuário; onda = altura significativa de onda; vento = intensidade de vento.

Na análise 1, o modelo de melhor ajuste selecionado através do DIC e do MSPE incluiu as covariáveis distância da linha de costa, distância da linha de costa ao quadrado, distância do Arquipélago de Abrolhos e altura significativa de onda. O efeito destas variáveis sobre a densidade de grupos está apresentada na Figura 6. Evidenciada pelo

efeito quadrático, a densidade máxima foi atingida a uma distância Euclidiana da linha de costa de 1. Tomando a batimetria média nas células cuja distância foi ótima a profundidade variou de 65 a quase 3,000 m. O efeito da distância do Arquipélago de Abrolhos foi positivo, mostrando que o aumento da distância refletiu o incremento da densidade de grupos. Efeito negativo sobre a densidade foi produzido pela altura significativa de onda.

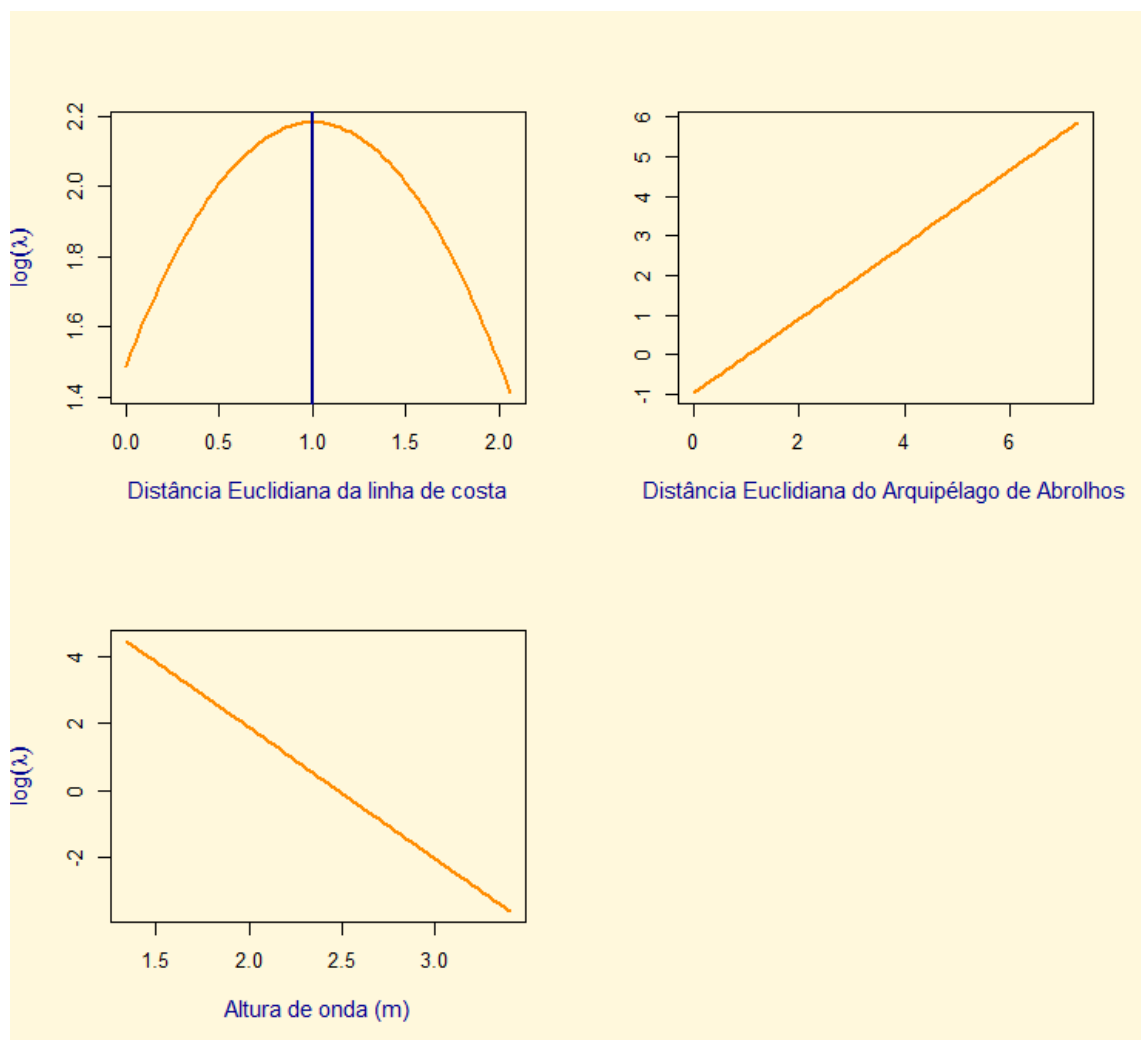


Figura 6. Efeito médio das variáveis explanatórias sobre o logarítmo da densidade. As variáveis apresentadas foram selecionadas pelo modelo de melhor ajuste, análise 1 (todos os grupos).

O resultado do GLM (i.e. mesmo modelo desconsiderando o efeito da auto-correlação espacial) apresentou  $DIC = 886$  e  $MSPE = 2.791881$ , o que mostra um decaimento preditivo considerável em relação a todos os modelos CAR.

O mapa do índice de densidade média predita pelo modelo de melhor ajuste pode ser visto na Figura 7. De modo geral, as maiores densidades se concentraram no Banco dos Abrolhos, no Banco Royal Charlotte, na área costeira próxima a Salvador (BA) e no norte do estado do Sergipe. As células que apresentaram densidades mais elevadas se encontram na latitude entre os estados do Sergipe e Alagoas, Belmonte (BA), Caravelas (BA) e no Banco dos Abrolhos. As menores densidades foram estimadas ao sul de Vitória (ES) e entre a Baía de Todos os Santos (BA) e Sergipe.

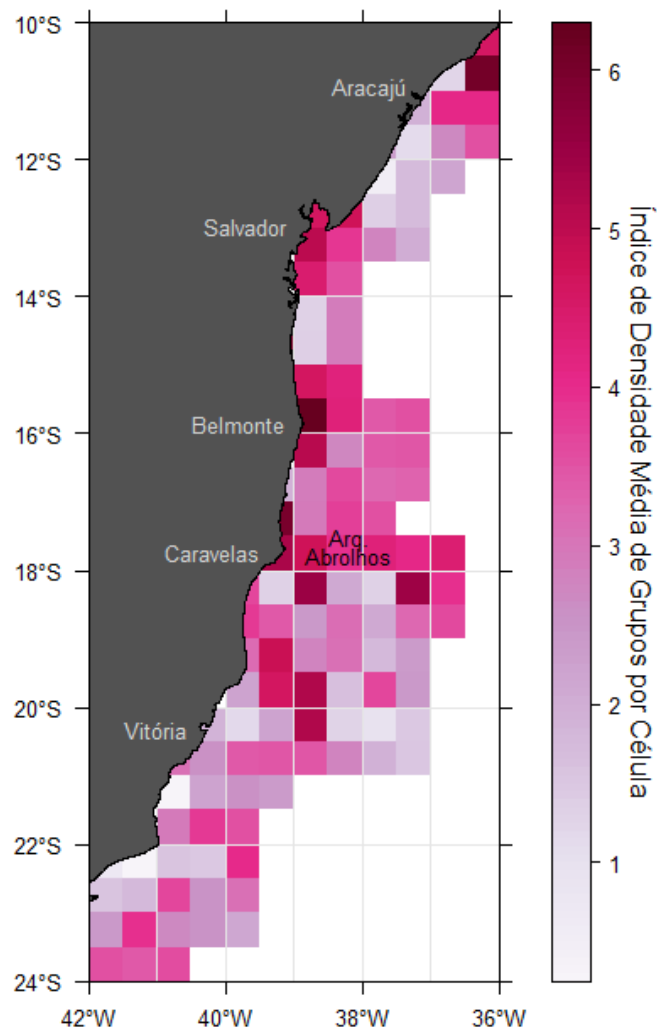


Figura 7. Índice de densidade média de grupos de baleia jubarte predita pelo modelo de melhor ajuste, referente à análise 1 (todos os grupos).

A probabilidade relativa de ocupação está apresentada na Figura 8. A área de estudo como um todo foi bastante homogênea quanto a ocupação. A grande maioria das células apresenta altas probabilidades relativas; probabilidades mais baixas são encontradas no estado do Rio de Janeiro.

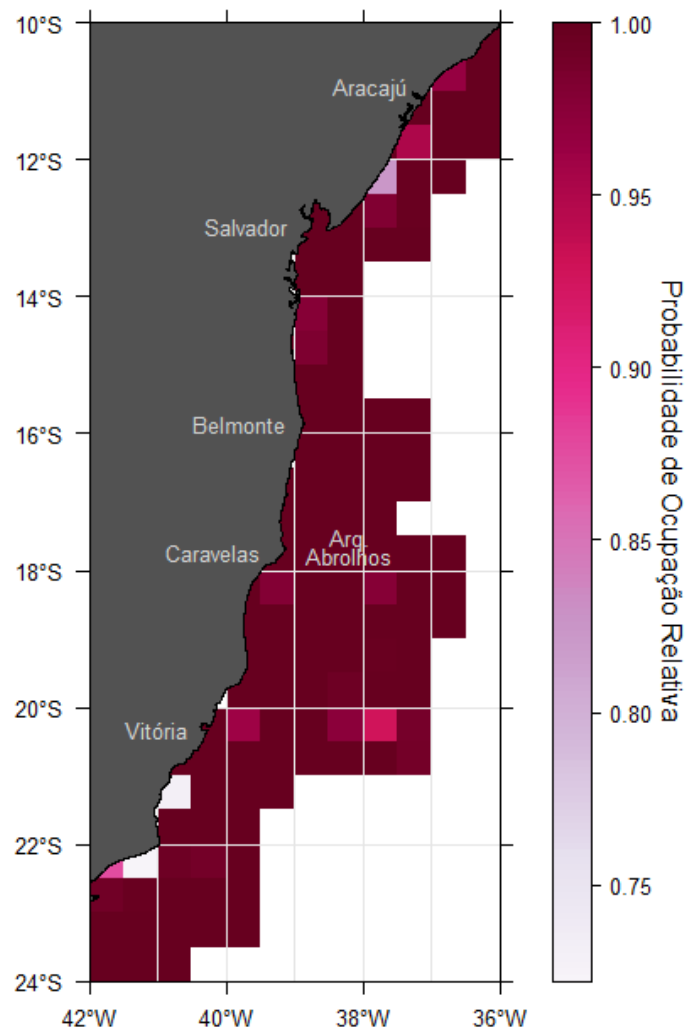


Figura 8. Probabilidade relativa de ocupação predita pelo modelo de melhor ajuste, referente a análise 1 (todos os grupos de baleia jubarte).

A estimativa média da auto-correlação espacial entre grupos de baleia jubarte está apresentada na Figura 9, onde  $\rho_i < 0$  indica contribuição negativa da vizinhança sobre a densidade da célula;  $\rho_i > 0$  indica contribuição positiva da vizinhança sobre a densidade da célula;  $\rho_i = 0$  indica ausência de correlação com as células vizinhas.

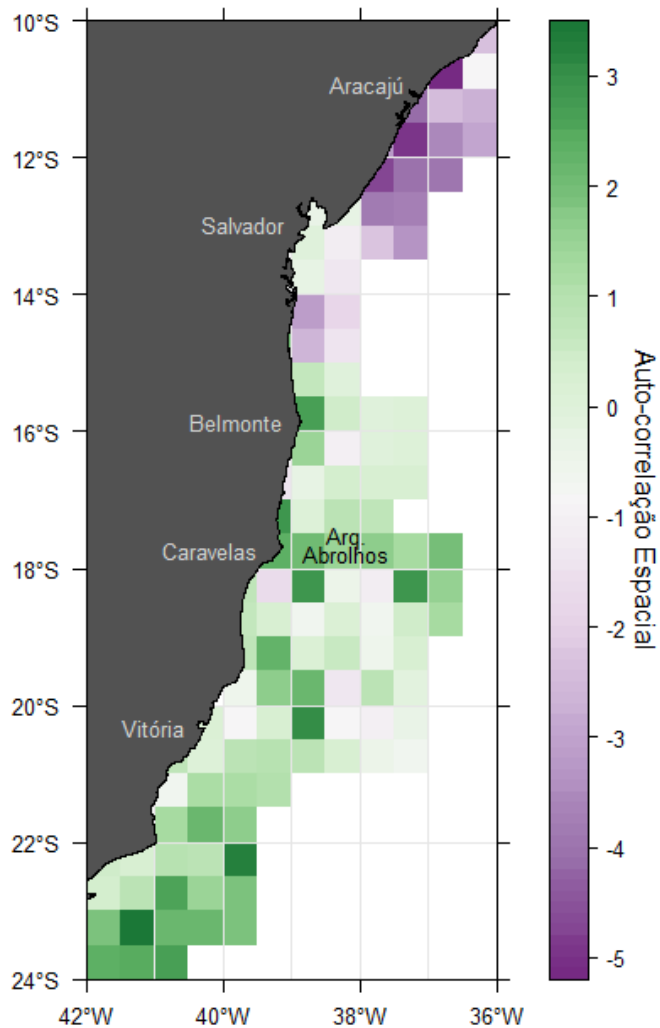


Figura 9. Efeito espacial  $\rho_i$  entre grupos de baleia jubarte com filhotes. Valores positivos indicam correlação espacial positiva; valores negativos indicam correlação espacial negativa; valores próximos a zero indicam ausência de correlação.

A Figura 10 mostra a diferença entre a estimativa média dos efeitos espaciais e oceanográficos. A diferença entre os efeitos foi marcante na Plataforma Nordeste e Sudeste: na primeira prevalece o efeito oceanográfico ( $pr(diferença < 0) = 1$ ), na

segunda prevalece o efeito da auto-correlação espacial ( $pr(diferença > 0 = 1)$ ); na plataforma Leste a  $pr(diferença > 0 = 0.66)$ , evidenciando um padrão não definido, mas com tendência ao predomínio de efeito da auto-correlação. A Figura 11 mostra a relação entre estes efeitos, sendo possível inferir que cada efeito é importante a medida que o outro tende a zero, ou seja, quando o efeito oceanográfico descreve mais a variação da densidade, o efeito espacial tem pouca importância e vice-versa.

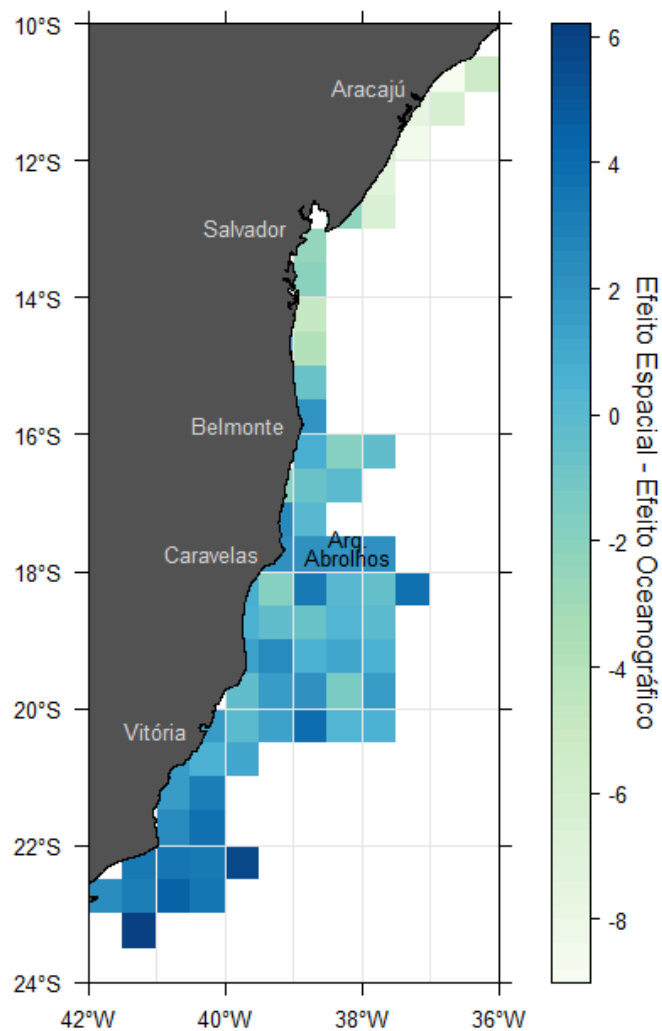




Figura 10. Diferença entre os efeitos espacial e oceanográfico sobre a densidade de grupos. Valores positivos indicam prevalência do efeito espacial; valores negativos indicam prevalência do efeito oceanográfico; valores próximos a zero indicam mesma explicabilidade de ambos.

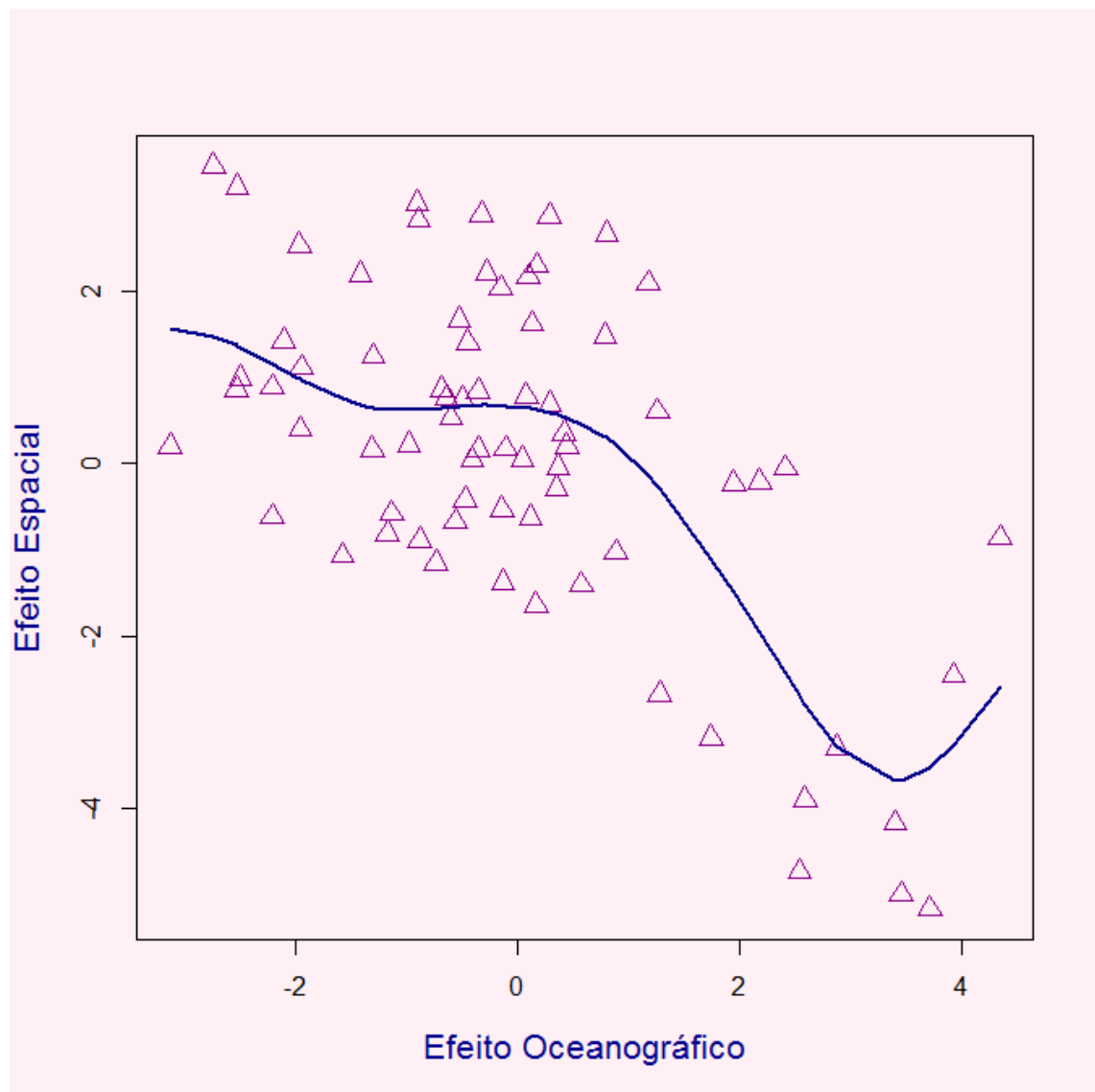


Figura 11. Relação entre os efeitos espacial e oceanográfico sobre a densidade de grupos. Os triângulos representam os efeitos por célula; a linha azul mostra a relação suavizada entre ambos.

Os modelos de ocorrência de filhotes (análise 2) com diferentes combinações das variáveis explanatórias e respectivos pD, deviancia, DIC e MSPE estão apresentados na Tabela 3.

Tabela 3. Modelos referentes a análise 2 (somente grupos com filhotes), com diferentes combinações de variáveis explanatórias e respectivos pDs, deviancias, DICs e MSPEs.

Os melhores ajustes pelo MSPE e DIC estão indicados em negrito.

Modelo	pD	Deviance	DIC	MSPE
tsm + tsm2 + dabrolhos + dcosta + dcosta2 + onda + destuario	6.8	76.7	83.3	0.01541509
tsm + tsm2 + dabrolhos + dcosta + dcosta2 + vento + destuario	6.0	77.4	83.5	0.01642767
tsm + tsm2 + dabrolhos + zm + zm2 + onda + destuario	7.5	72.9	80.4	0.01341509
<b>tsm + tsm2 + dabrolhos + zm + zm2 + vento + destuario</b>	<b>6.9</b>	<b>72.8</b>	<b>79.5</b>	<b>0.01311950</b>
tsm + tsm2 + zm + zm2 + vento + destuario	6.5	71.4	77.8	0.01492453
<b>tsm + tsm2 + zm + zm2 + vento</b>	<b>0.8</b>	<b>71.2</b>	<b>72.3</b>	<b>0.01361635</b>
tsm + tsm2 + zm + vento	4.6	70.6	75.2	0.01535849
tsm + zm + vento	3.8	73.0	76.8	0.01442138
zm + vento	2.7	71.7	74.5	0.01473585
zm	2.0	70.9	73.0	0.01398113
nulo	0.4	72.3	72.9	0.01455975

tsm = temperatura superficial do mar; tsm2 = temperatura superficial do mar ao quadrado; dabrolhos = distância do Arquipélago de Abrolhos; dcosta = distância da linha de costa; dcosta2 = distância da linha de costa ao quadrado; zm = batimetria média; zm2 = batimetria média ao quadrado; destuario = distância de estuário; onda = altura significativa de onda; vento = intensidade de vento.

Na análise 2, o modelo de melhor ajuste pelo DIC incluiu as variáveis explanatórias TSM, TSM ao quadrado, batimetria, batimetria ao quadrado e intensidade de vento; já o modelo selecionado pelo MSPE incluiu além destas a distância do Arquipélago de Abrolhos e a distância de estuários. Como nesta análise os pDs produzidos foram positivos, optou-se por realizar a inferência sobre o modelo de menor DIC. O resultado do GLM (i.e. mesmo modelo desconsiderando o efeito da auto-correlação espacial) apresentou  $DIC = 80.6$  e  $MSPE = 0.01444025$ , mostrando um decaimento preditivo em relação ao melhor modelo, mas em linha com os demais ajustes.

O efeito das variáveis explanatórias do modelo de melhor ajuste podem ser visualizadas na Figura 12. Em relação a TSM, a probabilidade mínima de ocorrência é atingida em torno de 24°C. O efeito da batimetria teve efeito positivo sobre a probabilidade: profundidades mais baixas se mostraram preferidas às mais altas, com ótimo em 100 m. Um efeito negativo sobre a probabilidade pode ser observado para a intensidade de vento, refletindo altas probabilidades em módulos fracos.

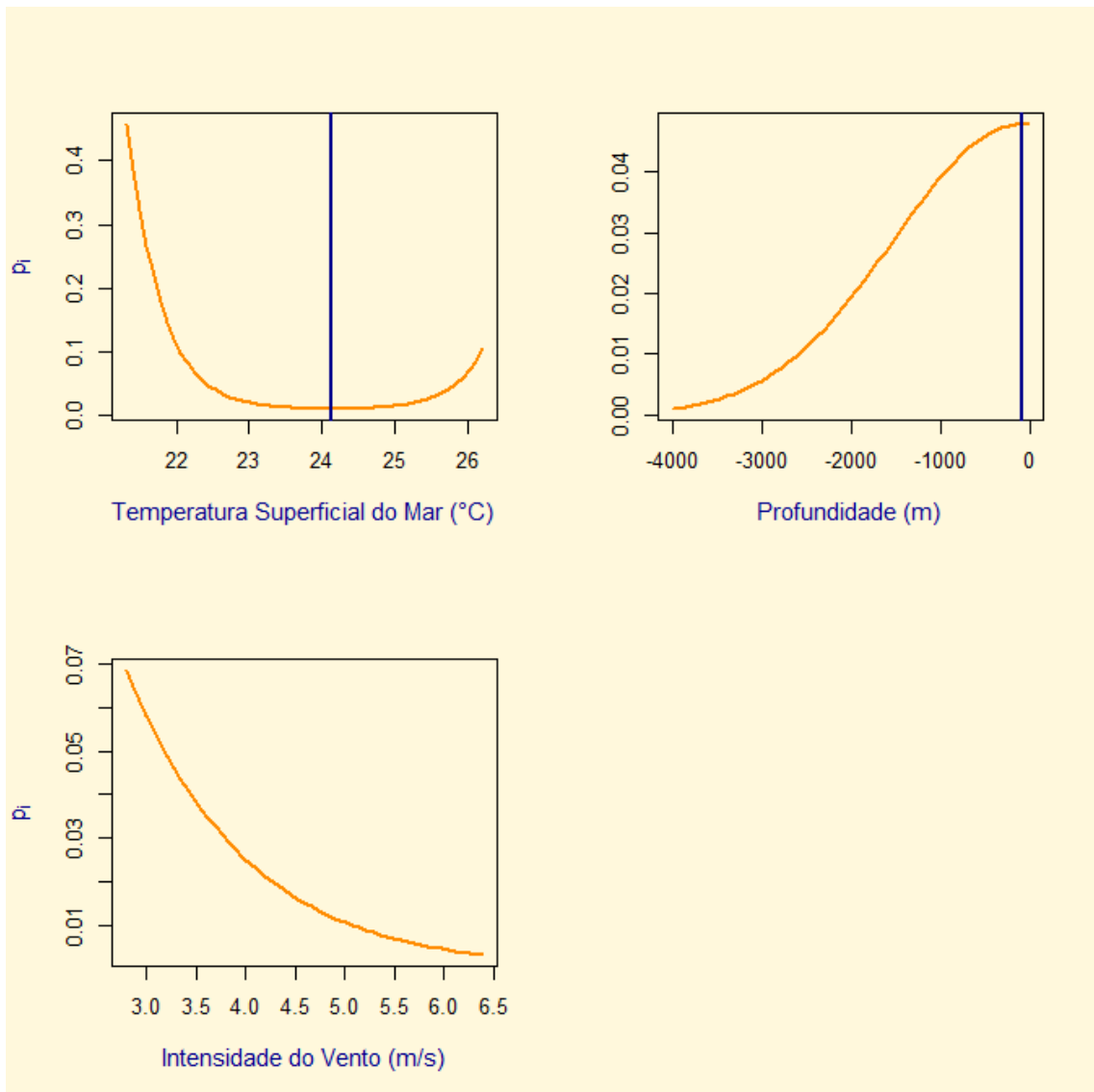


Figura 12. Efeito médio das variáveis explanatórias sobre a probabilidade de ocorrência de filhotes nos grupos avistados. As variáveis apresentadas foram selecionadas pelo modelo de melhor ajuste pelo DIC, análise 2 (grupos com filhote).

O número esperado de grupos com filhote está apresentado na Figura 13. As predições diferentes de zero se concentram entre o sul do Banco dos Abrolhos e Salvador (BA), se

restringindo a Plataforma Leste. O máximo esperado se encontra entre o Banco dos Abrolhos e o Banco Royal Charlotte.

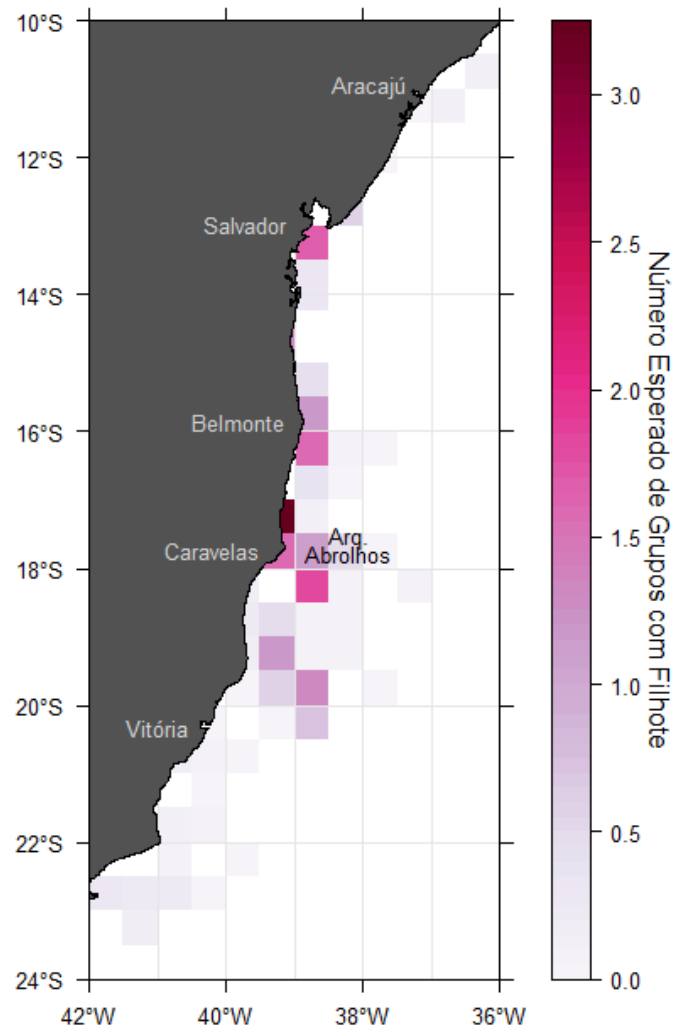


Figura 13. Número de grupos com filhote predito pelo modelo de melhor ajuste através do DIC, referente a análise 2 (grupos com filhote).

A estimativa média da auto-correlação espacial sobre a ocorrência de grupos com filhote está apresentada na Figura 14. Similar ao efeito espacial da densidade de todos os grupos,  $\rho_i < 0$  indica correlação negativa entre a vizinhança e a célula;  $\rho_i > 0$  indica correlação positiva entre a vizinhança e a célula;  $\rho_i = 0$  indica ausência de correlação. De modo geral a auto-correlação é próxima de zero em todas as células, sendo positiva ao sul do Banco dos Abrolhos.

A relação entre o efeito espacial e oceanográfico não apresentou padrão definido, sugerindo que existe uma relação positiva entre os efeitos espaciais positivos e oceanográficos negativos.

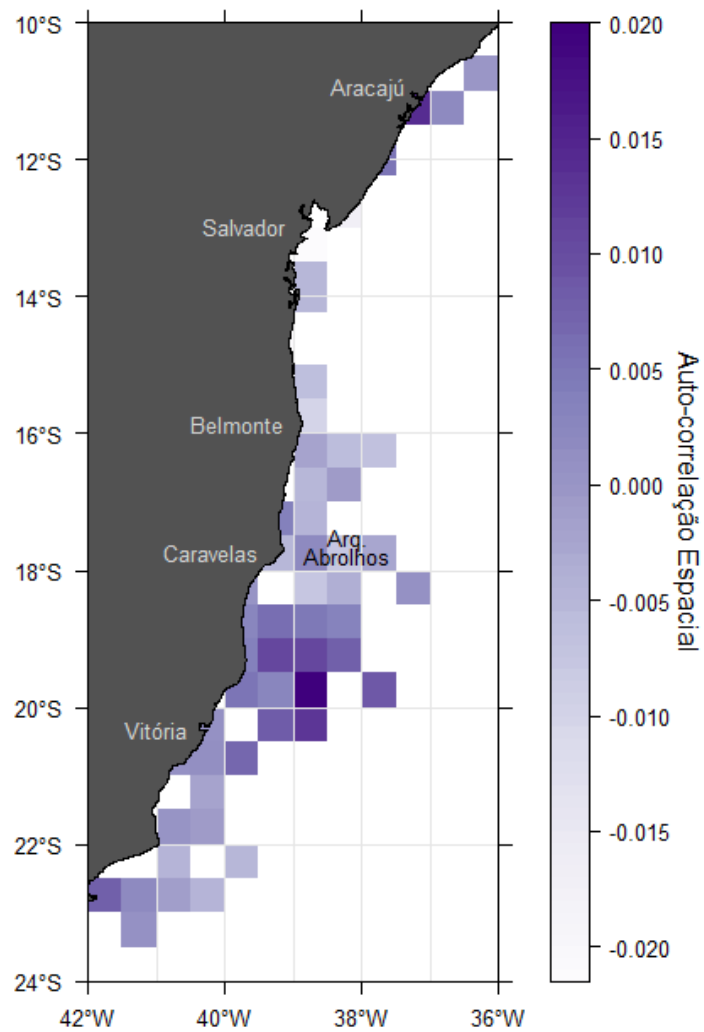


Figura 14. Efeito espacial  $\rho_i$  sobre a ocorrência de grupos com filhote. Valores positivos indicam correlação espacial positiva; valores negativos indicam correlação espacial negativa; valores próximos a zero indicam ausência do efeito.

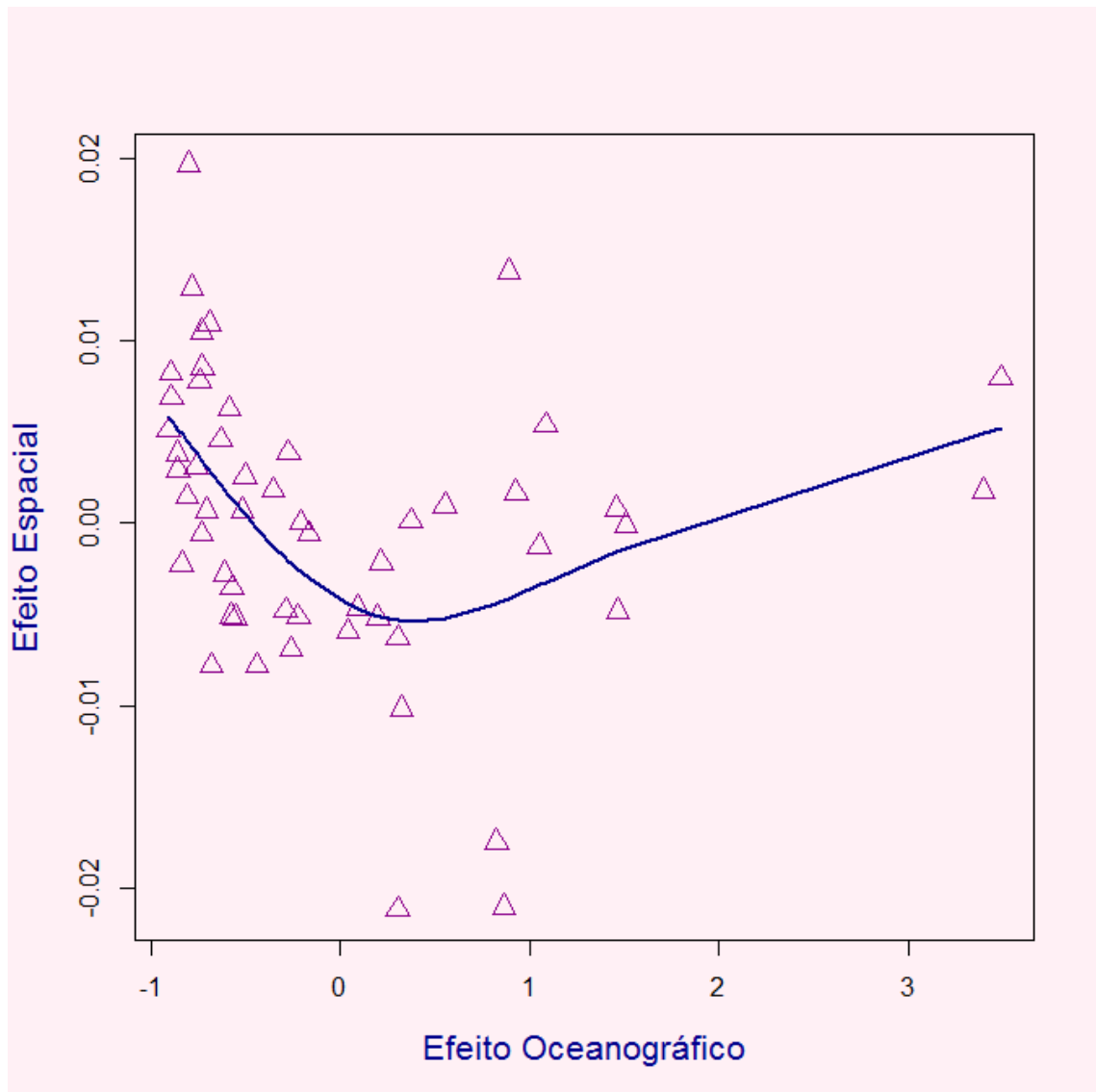


Figura 15. Relação entre os efeitos espacial e oceanográfico sobre a probabilidade de ocorrência de grupos com filhotes nos grupos avistados. Os triângulos representam os efeitos por célula; a linha azul mostra a relação suavizada entre ambos.



#### 4. DISCUSSÃO

(Referente aos Resultados 3.2. A discussão de 3.1 é apresentada no Apêndice 2).

A predição da distribuição ou uso de hábitat se baseou em modelos que combinam distintos componentes que refletem a variabilidade observada nos dados, incluindo intensidade de amostragem variável, auto-correlação espacial e efeitos ambientais e oceanográficos. A não inclusão de todos os componentes pode ser satisfatória de um ponto de vista investigativo, porém, inferências preditivas podem ser prejudicadas se o processo de densidade ou ocupação sofre mais influências que àquela que pode ser explicada pelos efeitos da adequação ao ambiente (Guisan e Zimmermann, 2000; Guisan et al., 2006; Latimer et al., 2006). O padrão de correlação espacial implica que observações de células próximas entre si tenham comportamento similar em relação às distantes. Os resultados do presente estudo sugerem que o padrão espacial possui efeitos tão importantes quanto os efeitos do ambiente na densidade e na ocupação.

Em predições ecológicas, modelos auto-regressivos condicionais já foram aplicados para dados de presença/ausência de vegetação e animais terrestres, e contagens de aves (Latimer et al., 2006; Carroll et al., 2010; Lichstein et al., 2002). Redfern et al. (2006) sugerem que modelos auto-regressivos constituem técnicas potenciais para modelagem de cetáceos. Aqui, dados de presença/ausência e número de avistagens de grupos de baleia jubarte foram modelados usando-se uma estrutura condicional auto-regressiva Gaussiana sob a influência de oito vizinhos para contabilizar os efeitos espaciais em cada célula. Esta estrutura pode ser alterada para que vizinhos de segunda, terceira, etc.

ordem exerçam influência sobre uma célula  $i$  através de uma função de decaimento de  $w$ , atribuindo-se pesos mais suaves a medida que a distância aumenta. A escolha feita parece ser suficiente devido à baixa resolução de  $0.5^\circ$  da grade de estudo.

A diferença entre os efeitos da auto-correlação espacial e oceanográfico sobre a densidade foi bastante marcada: na Plataforma Nordeste predominou a adequação ambiental, sugerindo que a maior parte da variação da densidade na região é explicada do ponto de vista oceanográfico. Na Plataforma Sudeste predominou o efeito da auto-correlação espacial, sugerindo que as células da região são muito parecidas entre si com respeito à densidade. Na Plataforma Leste, o efeito da auto-correlação apresentou leve predomínio sobre o efeito ambiental, mas ambos parecem ser importantes na região (Figura 10). Fazendo-se um paralelo destas constatações com a densidade predita, verifica-se que as maiores densidades estão onde há pouca prevalência de um efeito sobre o outro (Plataforma Leste), e que, onde os efeitos foram isolados (Plataforma Nordeste e Sudeste), a densidade tende a ser baixa (Figura 7). É possível que haja um sinergismo entre os efeitos, pois os processos biológicos podem gerar padrões espaciais (Latimer et al., 2006; Dormann et al., 2007). Para a jubarte na área reprodutiva este parece ser o caso.

Desde que a defesa por recursos alimentares é ausente e a predação é, provavelmente, mínima, a estrutura da população é condicionada pela estratégia adotada para a reprodução. A estratégia reprodutiva da espécie é controlada por um sistema de acasalamento poligínico em que os machos buscam posições relativas de dominância sobre as fêmeas. Os machos cantores podem permanecer sozinhos para atrair cópulas e

provavelmente manter distância de outros machos, ou podem procurar ativamente uma fêmea madura e escoltá-la, formando pares ou trios quando esta é acompanhada pelo filhote. Ou, ainda, os machos podem formar coalizões para competir pelo posto de escorte principal (Winn & Reichley, 1985; Clapham, 2000), podendo apresentar comportamento agressivo (Tyack & Whitehead, 1982). Machos que não conseguem competir com sucesso em conflitos diretos podem adotar uma estratégia de dispersão (Rosenbaum et al., 2009) para áreas de baixa densidade com poucas parceiras, mas também com poucos competidores (Clapham, 2000). Desse modo, a estrutura agregada na área reprodutiva facilita a seleção do parceiro pelos dois sexos, e parece ser o mecanismo que explica a auto-correlação espacial na Plataforma Leste.

O modelo de densidade ajustado incluiu as variáveis explanatórias distância do Arquipélago de Abrolhos, distância da costa, distância da costa ao quadrado e altura de onda (Figura 6). O efeito ótimo da distância da costa e o efeito negativo da altura de onda estão de acordo com os conhecimentos acerca das preferências da espécie nas áreas reprodutivas, onde proximidades a ilhas e sistemas recifais, e águas calmas caracterizam as regiões de maiores concentrações de animais (Whitehead & Moore, 1982; Johnston et al., 2007; Clapham; 2009). É documentada para a área reprodutiva do Brasil uma maior concentração de grupos no Banco dos Abrolhos (Martins et al., 2001; Andriolo et al. 2006; Andriolo et al., 2010). A densidade predita corrobora os estudos anteriores, no entanto, prevê, através do efeito positivo da distância do Arquipélago de Abrolhos (norte do Banco dos Abrolhos), que áreas distantes (e.g. SE) são tão densas quanto este. A ocupação do norte do Banco até a Praia do Forte (BA) já foi verificada

por Rossi-Santos et al. (2008), sugerindo que está área tem sido reocupada. No entanto, esta relação não tem sentido ecológico, já que todos os estudos anteriores mostram que altas densidades estão nos arredores do arquipélago.

O modelo de ocorrência de grupos com filhote de melhor ajuste selecionou as variáveis explanatórias TSM, TSM ao quadrado, batimetria, batimetria ao quadrado e intensidade do vento. Os efeitos da batimetria e intensidade do vento (Figura 12) foram os esperados e estão de acordo com outros estudos, onde águas rasas e calmas parecem ser importantes habitats para grupos com filhotes (Martins et al., 2001; Erst & Rosenbaum, 2003; Morete et al., 2003; Féliz & Haase, 2005; Morete et al., 2007).

No modelo, a variabilidade das variáveis explanatórias batimetria e vento (Apêndice 1) parecem explicar por completo as observações no Banco dos Abrolhos. Por sua vez, os coeficientes da TSM e seu termo quadrático levam em consideração os dados extremos do Sergipe e do Rio de Janeiro, produzindo um efeito exatamente contrário ao esperado. A inferência sobre este efeito sugere que temperaturas em torno de 21°C proporcionam a maior ocorrência de filhotes, enquanto que um mínimo ocorre em torno dos 24°C. Biologicamente, altas temperaturas proporcionam benefícios aos filhotes, já que a energia usada para produção de calor em altas latitudes pode ser revestida em crescimento em baixas latitudes (Corkeron e Connor, 1999). Desse modo, o mesmo se esperaria dentro das áreas reprodutivas tropicais: maiores temperaturas preferidas às menores. Excluindo-se as duas avistagens extremas, o resultado converge em um ótimo de TSM de 25°C (Figura 16), temperatura média do Banco dos Abrolhos (Apêndice 1). Apesar desta TSM ser muito próxima do máximo na região amostrada (26°C), é

interessante notar que todos os efeitos convergem para explicar o porquê do maior número observado de filhotes estar no Banco dos Abrolhos. É pouco provável que os filhotes prefiram uma temperatura de 25°C a 26°C, mas um ótimo neste valor evidencia que o hábitat ideal para os filhotes não contempla apenas altas temperaturas, mas também consiste em áreas rasas e de ventos fracos. Apesar disso, os maiores valores esperados se concentraram, além do Banco dos Abrolhos, ao sul deste e a norte até a Baía de Todos os Santos (BA). O número esperado de grupos com filhote é o produto entre o número de grupos avistados  $y_i$  e a probabilidade de que um grupo também tenha um filhote  $p_i$ , ou seja, se repetíssemos o mesmo desenho amostral e se avistássemos o mesmo número de grupos, espera-se que o número de ocorrência de filhotes seja igual ao predito.

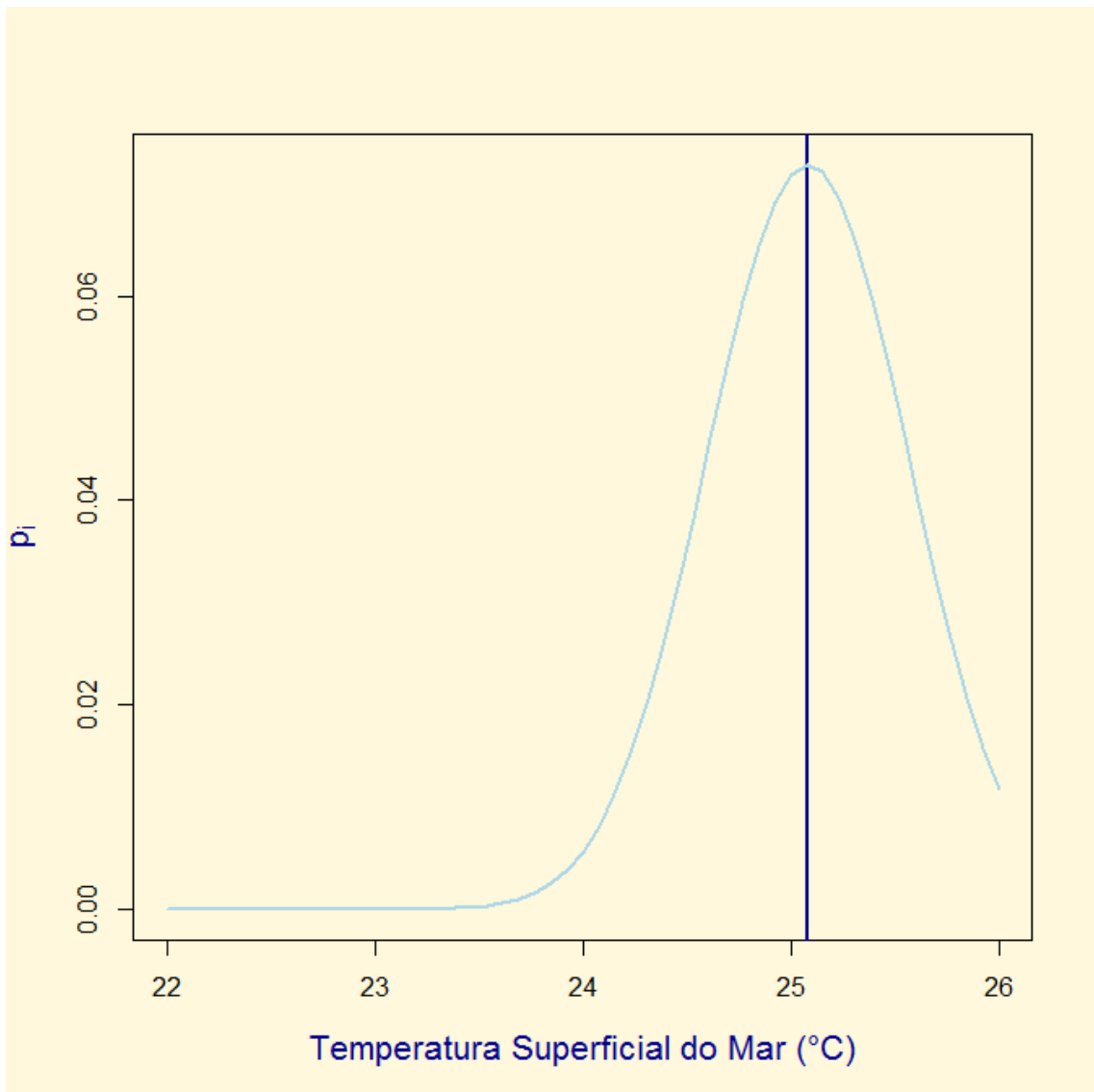


Figura 16. Efeito médio da Temperatura Superficial do Mar (°C) sobre a probabilidade de ocorrência de filhotes nos grupos avistados excluindo-se dois dados extremos.

As previsões de densidade de grupos e da probabilidade de ocorrência de filhotes foram realizadas com modelos probabilísticos diferentes e, portanto, as maneiras de avaliar os efeitos ambientais e espaciais são conceitualmente diferentes, inviabilizando uma comparação direta entre estas. No entanto, um paralelo entre as previsões e seus efeitos

predominantes sugerem que as áreas de maior densidade são também as áreas de maior ocorrência de filhotes. Outra sugestão é que os efeitos de altura de onda e intensidade de vento, distância da costa e batimetria são similares, com leves diferenças: a distribuição dos filhotes parece estar mais restrita em relação aos ventos moderados e fortes, e a águas mais rasas em comparação à distribuição de todos os grupos. Além disso, a importância do efeito da auto-correlação espacial foi diferente para as duas variáveis resposta. A estimativa de densidade mudou consideravelmente quando se excluiu  $\rho_i$ , já para a ocorrência de filhote, a inclusão deste termo não afeta muito as estimativas. Este fato pode evidenciar importantes requerimentos da espécie que variam com a idade ou grupo social: filhotes têm hábitat bem definidos e dependentes das condições oceanográficas, enquanto que adultos se distribuem no mesmo hábitat que é ideal para os filhotes através da estrutura espacial agregada da população, se dispersando mais a partir desta. Isso vai de encontro à estrutura temporal da população, onde fêmeas ao final da lactação (e portanto acompanhadas do filhote) são as primeiras a deixar a área de alimentação, seguida então por indivíduos imaturos e adultos, e fêmeas prenhas - as últimas a chegar na área reprodutiva (Dawbin, 1966).

A discussão acima é baseada puramente no número de avistagens de grupos e no número de avistagens de filhotes por grupo. No presente estudo não se considerou que a probabilidade de detecção varia entre as células, e portanto, o processo descrito seria o processo ecológico que governa a densidade e a ocupação. Porém, isso pode não ser verdade. O protocolo Distance Sampling assume que a probabilidade de detecção decresce com o incremento da distância de avistagem (Buckland et al., 2001). Caso a

taxa de decréscimo ( $\sigma$ ) seja a mesma para todas as células, a probabilidade de detecção é constante, e portanto, não alteraria os resultados. Os resultados apresentados em 3.1 sugerem que as variáveis que afetam a detecção de grupos são homogêneas em toda a área de estudo (Ver *Discussion*, Apêndice 2). No entanto, a escala das células é mais fina que a escala em que se estima estes efeitos sobre a detecção, podendo levar a uma interpretação errônea de detecção constante. Altura de onda, intensidade do vento e distância dos estuários são variáveis com efeito potencial de diminuir a probabilidade de detecção de grupos a medida que produzem variabilidade nas condições de avistagens. Estas variáveis podem ser ainda mais importantes para a detecção de filhotes.

Desconsiderar a probabilidade de detecção pode levar a um confundimento entre quais características de hábitat são preferidas e selecionadas pela espécie, das características de hábitat que aumentam a probabilidade de se avistar a espécie através de um protocolo de amostragem (Royle & Dorazio, 2008). Conceitualmente, a separação dos efeitos e variáveis em potencial que afetam o processo de observação e o processo de uso de hábitat é simples. Na prática, estes tipos de modelos hierárquicos são computacionalmente intensivos e de difícil ajuste (Cressie et al., 2009), aumentando-se o custo computacional a medida que afina-se a grade de estudo (o que ainda torna os vizinhos próximos pouco informativos, sendo necessário aumentar a área de influência da vizinhança) (Earnest et al., 2007; Royle & Dorazio, 2008, p. 321).

A escolha do modelo que será usado para prever o uso de hábitat deve ser crítica, pois modelos que não separam as componentes observacionais e ecológicas, e que não contemplam a componente espacial tendem a subestimar a incerteza referente aos



parâmetros e a sobrestimar o efeito das variáveis ambientais, aumentando a chance de interpretação errônea de relações nicho-específicas (Latimer et al., 2006; Royle & Dorazio, 2008).

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

### 5.1 Geral

O trabalho como um todo estimou, através de métodos hierárquicos Bayesianos, a abundância e a distribuição da baleia jubarte na área reprodutiva da costa do Brasil. A estimativa de 10,160 indivíduos permite inferir que o Estoque A está num processo de recuperação. A distribuição predita sugere que algumas condições oceanográficas e biológicas e comportamentais da espécie têm efeito importante sobre a densidade e ocupação. Um compromisso entre o aumento do tamanho populacional e a reocupação de áreas após o término da caça parece explicar a densidade estimada.

### 5.2 Abundância

- ✓ O modelo de estimativa de abundância proposto incorpora efeitos tanto no processo observacional como no processo de ocorrência, o que compreende uma visão hierárquica de construção de modelos. Este tipo de modelo é bastante flexível, permitindo a incorporação de interações entre covariáveis, estruturas não-lineares e estimativas de parâmetros adicionais, como  $g(0)$ . No entanto, existem limitações

quanto a convergência e estacionariedade do algoritmo MCMC dentro do esquema de aumento de dados.

- ✓ No contexto da inferência, realizá-la pelos diferentes modelos não causaria diferentes conclusões, o que pode ser atribuído a espécie ser bastante conspícua e as condições ambientais de amostragem similares em toda a área de estudo.
- ✓ As diferenças entre os tamanhos populacionais do modelo hierárquico Bayesiano e do *Distance* refletem (a) a menor probabilidade de detecção estimada pelo primeiro; (b) o maior tamanho de grupo estimado pelo segundo.
- ✓ Os resultados apontam para a recuperação do Estoque A, bem como da ocupação similar entre estratos, refletindo o aumento da ocupação na costa do Brasil. Mesmo assim, a população ainda pode estar subestimada devido: (a) ao tamanho de grupo estimado menor em plataforma aérea quando comparado à estimativa de navio; (b) ao viés de disponibilidade e percepção inerente aos estudos com plataforma aéreas; (c) à permanência de fêmeas na área de alimentação durante a temporada reprodutiva (Brown et al., 1995; Baker et al., 1998; Herman et al., 2011) ou migração entre áreas de reprodução (Stevick et al., 2010, 2011); e (d) à áreas não amostradas neste estudo, como a Plataforma Nordeste ao norte de Sergipe (Zerbini et al., 2004), ilhas oceânicas como Fernando de Noronha e Trindade - Martin Vaz (Siciliano et al., 2012).

### 5.3 Distribuição

- ✓ Os modelos auto-regressivos condicionais propostos para predizer a densidade de grupos e a ocorrência de filhotes foram bastante úteis para o entendimento

dos padrões oceanográficos e espaciais que governam a distribuição da jubarte na costa do Brasil;

- ✓ Nas áreas de maior densidade de grupos os efeitos oceanográficos e espaciais são importantes, sugerindo que um sinergismo entre estes efeitos refletem a preferência de hábitat;
- ✓ Toda a área de estudo apresentou células com alta probabilidade de ocupação de grupos;
- ✓ As áreas de maior ocorrência de filhotes nos grupos avistados foram mais limitadas que as áreas de maior densidade de grupos, e o modelo de ocorrência foi menos influenciado pela auto-correlação espacial. Estes resultados sugerem que a adequação ao ambiente é mais importante para filhotes que para grupos como um todo.

#### 5.4 Sugestão de estudos futuros

- ✓ Aumentar a área de cobertura dos sobrevoos, abrangendo uma maior parte da Plataforma Nordeste, para que se possa conduzir estimativas de abundância em toda a área de ocorrência da jubarte, além de tornar clara a diferenciação de hábitat e não-hábitat;
- ✓ Relacionar o incremento populacional anual com a distribuição espaço-temporal, a partir da série de dados de sobrevoos existente;
- ✓ Utilizar grades mais finas para as predições de uso de hábitat, o que possibilita a visualização dos processos de uma forma mais acurada, tanto do ponto de vista dos requerimentos oceanográficos como da auto-correlação que se expande;

- ✓ Incorporar a probabilidade de detecção nos modelos auto-regressivos.

## REFERÊNCIAS

ACEVEDO-GUTIÉRREZ, A. 2009. Habitat Use. In: PERRIN, WF, WÜRSIG, B & THEWISSEN, JGM (eds). Encyclopedia of Marine Mammals. San Diego, Academic Press, 524-529.

ANDRIOLO, A, MARTINS, CCA, ENGEL, MH, MÁZ-ROSA, S, FREITAS, AC, MORETE, ME & KINAS, PG. 2006. The first aerial survey to estimate abundance of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the breeding ground off Brazil (Breeding Stock A). *J. Cetacean Res. Manag.*, 8: 307-311.

ANDRIOLO, A, KINAS, PG, ENGEL, MH, MARTINS, CCA & RUFINO, AM. 2010. Humpback whales within the Brazilian breeding ground: distribution and population size estimate. *Endanger Species Res*, 11: 233-243.

AUSTIN, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecol Modell*, 200: 1-19.

BAILEY, H & THOMPSON, P. 2010. Effect of oceanographic features on fine-scale foraging movements of bottlenose dolphins. *Mar Ecol Prog Ser*, 418: 223-233.

BAKER, CS, FLÓREZ-GONZÁLEZ, L, ABERNETHY, B, ROSENBAUM, HC, SLADE, RW, CAPELLA, J & BANNISTER, JL. 1998. Mitochondrial DNA Variation and Maternal Gene Flow among Humpback Whales of the Southern Hemisphere. *Mar. Mamm. Sci.*, 14: 721-737.

- BANNISTER, JL & HEDLEY, SL. 2001. Southern Hemisphere Group IV Humpback Whales: Their Status from Recent Aerial Survey. *Mem. Queensl. Mus.*, 47: 587-598.
- BARRETO, HT & SUMMERHAYES, CP. 1975. Oceanography and Suspended Matter off Northeastern Brazil. *J Sediment Petrol*, 45: 822-833.
- BEGON, M, TOWNSEND, CR & HARPER, JL. 2006. Ecology from Individuals to Ecosystems. Reino Unido, Blackwell Publishing. 658p.
- BESAG, J.1974. Spatial Interaction and the Statistical Analysis of Lattice Systems. *J R Stat Soc Series B Stat Methodol*, 36: 192-236.
- BORCHERS, DL, BUCKLAND, ST, ZUCCHINI, W. 2002. Estimating Animal Abundance: Closed Populations. Londres, Springer Verlag. 314p.
- BROWN, MR, CORKERON, PJ, HALE, PT, SCHULTZ, KW & BRYDEN, MM. 1995. Evidence for a sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 259: 229-234.
- BUCKLAND, ST, ANDERSON, DR, BURNHAM, KP, LAAKE, JL, BORCHERS, DL & THOMAS, L. 2001. Introduction to Distance Sampling. Oxford, Oxford University Press. 432p.
- CABRAL, AP, BAPTISTA, MC, HARGREAVES, F, GHERARDI, DFM & MANO, M. Caracterização de feições oceanográficas e sedimentares na região dos bancos Royal Charlotte e dos Abrolhos (BA, Brasil), através de dados SAR/ERS-1/2,

AVHRR/NOOA, Difusômetro/ERS-2, Topex/Poseidon e TM/Landsat 5. Anais X SBSR. Foz do Iguaçu, Paraná, 2001.

CALADO, L, SILVEIRA, ICA, GANGOPADHYAY, A & CASTRO, BM. 2010. Eddy-induced upwelling off Cape São Tomé. *Cont Shelf Res*, 30: 1181-1188.

CAÑADAS, A, SAGARMINAGA, R & GARCÍA-TISCAR, S. 2002. Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. *Deep Sea Res Part 1 Oceanogr Res Pap*, 49: 2053-2073.

CAÑADAS, A & HAMMOND, PS. 2008. Abundance and habitat preferences of the short-beaked common dolphin *Delphinus delphis* in the southwestern Mediterranean: implications for conservation. *Endang Species Res*, 4: 309-331.

CAPPUCCINO, M & PRICE, PW. 1995. Population Dynamics. New Approaches and Synthesis. San Diego, Academic Press. 429p.

CARLIN, BD, LOUIS, TA. 2000. Bayes and Empirical Bayes Methods for Data Analysis. Boca Raton, Chapman & Hall/CRC Press.

CARROLL, C, JOHNSON, DS, DUNK, JR & ZIELINSKI, WJ. 2010. Hierarchical Bayesian Spatial Models for Multispecies Conservation Planning and Monitoring. *Conserv Biol*, 24: 1538-1548.

CASTRO, BM & MIRANDA, LB. 1998. In: ROBINSON, AR & BRINK, KH (eds). The Sea. Nova Iorque, John Wiley and Sons, Chap. 8: 209-251.

CASTRO, CB & PIRES, DO. 2001. Brazilian Coral Reefs: What We Already Know and What Is Still Missing. *Bulletin of Marine Science*, 69: 357-371.

CLAPHAM, PJ, YOUNG, SB & BROWNELL JR, RL. 1999. Ballen whales: conservation issues and the status of the most endangered populations. *Mamm Rev*, 29: 35-60.

CLAPHAM PJ. 2000. The Humpback Whale: Seasonal Feeding and Breeding in a Baleen Whale. In: MANN J, CONNOR RC, TYACK PL, WHITEHEAD H. *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. Chicago, University of Chicago Press, Chap. 7: 173-196.

CLAPHAM, PJ. 2001. Why do Baleen Whales Migrate? A response to Corkeron and Connor. *Mar. Mamm. Sci.*, 17: 432-436.

CLAPHAM, PJ. 2009. Humpback Whale *Megaptera novaeangliae*. In: PERRIN, WF, WÜRSIG, B & THEWISSEN, JGM (eds). *Encyclopedia of Marine Mammals*. San Diego, Academic Press, 582-585.

CORKERON, PJ & CONNOR, RC. 1999. Why do Baleen Whales Migrate? *Mar. Mamm. Sci.*, 15: 1228-1245.

CRESSIE, N, CALDER, CA, CLARK, JS, VER HOEF, JM & WIKLE, CK. 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecol Appl*, 19: 553-570.



DALLA ROSA, L, FORD, JKB & TRITES AW. 2012. Distribution and relative abundance of humpback whales in relation to environmental variables in coastal British Columbia and adjacent waters. *Cont Shelf Res*, 36: 89-104.

DAWBIN, WH. 1956. The Migrations of Humpback Whales which Pass the New Zealand Coast. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, 84: 147-196.

DAWBIN, WH. 1966. The seasonal migratory cycle of humpback whales. In: NORRIS KS. Whales, Dolphins and Porpoises. Berkeley e Los Angeles, University of California Press, Chap. 9: 145-169.

DORMANN, CF, MCPHERSON, MJ, ARAÚJO, MB, BIVAND, R, BOLLIGER, J, CARL, G, DAVIES, RG, HIRZEL, A, JETZ, W, KISSLING, WD, KÜHN, I, OHLEMÜLLER, R, PERES-NETO, PR, REINEKING, B, SCHRÖDER, B, SCHURR, FM & WILSON, R. 2007. Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecograph*, 30: 609-628.

DYKE, FV. 2008. Conservation Biology. Foundations, Concepts, Applications. Nova Iorque, Springer. 477p.

EARNEST, A, MORGAN, G, MENGERSEN, K, RYAN, L, SUMMERHAYES, R & BEARD, J. 2007. Evaluating the effect of neighbourhood weight matrices on smoothing properties of Conditional Autoregressive (CAR) models. *Int J Health Geogr*, 6: 54-66.

EARNEST, A, MORGAN, G, MENGERSEN, K, RYAN, L, SUMMERHAYES, R & BEARD, J. 2007. Evaluating the effect of neighborhood weight matrices on smoothing properties of Conditional Autoregressive (CAR) models. *Int J Health Geogr*, 6: 1:12.

ELLISON, AM. 2004. Bayesian Inference in ecology. *Ecol Lett*, 7: 509-520.

ELWEN, SH & BEST, PB. 2004. Environmental Factors Influencing the Distribution of Southern Right Whales (*Eubalaena australis*) on the South Coast of South Africa I: Broad Scale Patterns. *Mar. Mamm. Sci.*, 20: 567-582.

ENGEL, MH, FAGUNDES, NJR, ROSENBAUM, HC, LESLIE, MS, OTT, PH, SCHMITT, R, SECCHI, E, ROSA, LD & BONATTO, SL. 2008. Mitochondrial DNA diversity of the Southwestern Atlantic humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) breeding area off Brazil, and the potential connections to Antarctic feeding areas. *Conserv Genet*, 9: 1253-1262.

ENGEL, MH & MARTIN, AR. 2009. Feeding grounds of the western South Atlantic humpback whale population. *Mar. Mamm. Sci.*, 25: 964-969.

ERST, PJ & ROSENBAUM, HC. 2003. Habitat preferences reflect social organization of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on a wintering ground. *J. Zool., Lond.*, 260: 337-345.

FAINSTEIN, R & SUMMERHAYES, CP. 1982. Structure and Origin of Marginal Banks off Eastern Brazil. *Mar. Geol.*, 46: 199-215.

- FÉLIX, F & HAASE, B. 2005. Distribution of humpback whales along the coast of Ecuador and management implications. *J. Cetacean Res. Manage.*, 7: 21-31.
- FINDLAY, KP, BEST, PB, PEDDEMORS, VM & GOVE, D. 1994. The distribution and abundance of humpback whales on their southern and central Mozambique winter grounds. Report da International Whaling Commission (IWC), 44: 311–320.
- FINDLAY, K, MEYER, M, ELWEN, S, KOTZE, D, JOHNSON, R, TRUTER, P, UAMUSSE, C, SITO, S, WILKE, C, KERWATH, S, STAVEREES, L & WESTHUIZEN, JVD. 2011. Distribution and abundance of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, off the coast of Mozambique, 2003. *J. Cetacean Res. Manag., Special Issue*, 3: 163-174.
- FLÓREZ-GONZALEZ, L. 1991. Humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Gorgona island, Colombian Pacific breeding waters: population and pod characteristics. *Mem. Queensl. Mus.*, 30: 291-295.
- FREITAS, AC, KINAS, PG, MARTINS, CCA & ENGEL, MH. 2004. Abundance of humpback whales on the Abrolhos Bank wintering ground, Brazil. *J. Cetacean Res. Manag.*, 6: 225-230.
- FORD, JKB & REEVES, RR. 2008. Fight or flight: antipredator strategies of baleen whales. *Mammal Rev*, 38: 50-86.

- GARSHELIS, DL. 2000. Delusions in Habitat Evaluation: Measuring Use, Selection, and Importance. In: BOITANI, L & FULLER TK (eds). *Research Techniques in Animal Ecology*. Nova Iorque, Columbia University Press, Chap. 4: 111-164.
- GELFAND, AE & GHOSH, SK. 1998. Model Choice: A Minimum Posterior Predictive Loss Approach. *Biometrika*, 85: 1-11.
- GELFAND, AE, SILANDER JR, JA, SHANSHAN, W, LATIMER, A, LEWIS, PO, REBELO, AG & HOLDER, M. 2003. Explaining Species Distribution Patterns through Hierarchical Modeling. *Bayesian Anal*, 1: 1-35.
- GELMAN, A, CARLIN, JB, STERN, HS & RUBIN, DB. 1995. *Bayesian Data Analysis*. Nova Iorque, Chapman & Hall/CRC. 668p.
- GELMAN, A, CARLIN, JB, STERN, HS & RUBIN, DB. 2004. *Bayesian Data Analysis*. Boca Raton, Chapman & Hall/CRC. 668p.
- GUISAN, A & ZIMMERMANN, NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- GUISAN, A, LEHMANN, A, FERRIER, S, AUSTIN, M, OVERTON JMCC, ASPINALL R & HASTIE, T. 2006. Making better biogeographical predictions of species' distributions. *J Appl Ecol*, 43: 386-392.
- GREG, EJ & TRITES, AW, 2008. A novel presence-only validation technique for improved Steller sea lion *Eumetopias jubatus* critical habitat descriptions. *Mar Ecol Prog Ser*, 365: 247-261.

HERMAN, LM, PACK, AA, ROSE, K, CRAIG, A & HERMAN, EYK. 2011. Resightings of humpback whales in Hawaiian waters over spans of 10-32 years: Site fidelity, sex ratios, calving rates, female demographics, and the dynamics of social and behavioral roles of individuals. *Mar. Mamm. Sci.*, 27: 736-768.

HOLT, RD & BARFIELD, M. 2010. Metapopulation perspectives on the evolution of species' niches. In: CANTRELL, S, COSNER, C & RUAN, S (eds). *Spatial Ecology*. Chapman & Hall/CRC, Londres, Chap. 10: 189-211.

IWC (International Whaling Commission). 1998. Report of the Scientific Committee, 48: 53-118.

JOHNSTON, DW, CHAPLA, ME, WILLIAMS, LE & MATILLA, DK. 2007. Identification of humpback whale *Megaptera novaeangliae* wintering habitat in the Northwestern Hawaiian Islands using spatial habitat modeling. *Endang Species Res*, 3: 249-257.

KELLER, CA, BROOKS, WB, SLAY, CK, TAYLOR, CR & ZOODSMA, BJ. 2006. North Atlantic Right Whale Distribution in Relation to Sea-Surface Temperature in the Southeastern United States Calving Grounds. *Mar. Mamm. Sci.*, 22: 426-445.

KINAS, PG & BETHLEM, CBP. 1998. Empirical Bayes Abundance Estimation of a Closed Population Using Mark-Recapture Data, with Application to Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae*, in Abrolhos, Brazil. Report International Whaling Commission (IWC), 48: 447-450.

- LABOREL, J. 1970. Madreporaires et hydrocoralliaires récifaux des côtes Brésiennes. Systématique, écologie, répartition verticale et géographique. *Annls Inst océanogr. Paris*. 47: 171-229.
- LATIMER, AM, SHANSHAN, W, GELFAND, AE & SILANDER Jr, JÁ. 2006. Building Statistical Models to Analyze Species Distributions. *Ecol Appl*, 16: 33-50.
- LEÃO, ZMAN. 1999. Abrolhos – O Complexo Recifal mais Extenso do Oceano Atlântico Sul. In: SCHOBENHAUS, C, CAMPOS, DA, QUEIROZ, ET, WINGE, M & BERBERT-BORN, M (eds). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*, Chap 90: 1-26.
- LESSA, GC & CIRANO, M. 2004. On the Circulation of a Coastal Channel Within the Abrolhos Coral-Reef System – Southern Bahia (1740'S), Brazil. *Journal of Coastal Research*, 39: 450-453.
- LICHSTEIN, JW, SIMONS, TR, SHRINER, SA & FRANZREB, KE. 2002. Spatial Autocorrelation and Autoregressive Model in Ecology. *Ecol Monogr*, 72: 445-463.
- LIM, J, WANG, X & SHERMAN, M. 2007. An adjustment for edge effects using an augmented neighborhood model in the spatial auto-logistic model. *Comput Stat Data Anal*, 51: 3679-3688.
- MACKINTOSH, NA. 1965. *The Stocks of Whales*. Londres, Fishing News Books. 232p.

- MARTINS, CCA, MORETE, ME, ENGEL, MH, FREITAS, AC, SECCHI, ER & KINAS, PG. 2001. Aspects of Habitat Use Patterns of Humpback Whales in the Abrolhos Bank, Brazil, Breeding Ground. *Mem. Queensl. Mus*, 47: 83-90.
- MELO, U, SUMMERHAYES, CP & ELLIS, JP. 1975. Salvador to Vitoria, Southeastern Brazil. In: Projeto REMAC. Reconhecimento Global da Margem Continental Brasileira, 409-447.
- MEYERHÖEF, M & MARONE, E. 1996. Transport mechanism of biogeneous material, heavy metals and organic pollutants in east Brazilian waters, small scale investigations. In: EKAU, W & KNOOPPERS, B (eds). Sedimentation processes and Productivity in the Continental Shelf Waters off East and Northeast Brazil. Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Chap. 3: 33-43.
- MOORE, SE, WAITE, JM, FRIDAY, NA & HONKALEHTO, T. 2002. Cetacean distribution and relative abundance on the central-eastern and the southeastern Bering Sea shelf with reference to oceanographic domains. *Prog. Oceanogr.*, 55: 249-261.
- MOORE, SE & LAIDRE, KL. 2006. Trends in Sea Ice Cover Within Habitats Used by Bowhead Whales in the Western Arctic. *Ecol Appl*, 16: 932-944.
- MORETE, ME, PACE, RM, MARTINS, CCA, FREITAS, AC & ENGEL, MH. 2003. Indexing Seasonal Abundance of Humpback Whales around Abrolhos Archipelago, Bahia, Brazil. *Lat Am J Aquat Mamm*, 2: 21-28.

- MORETE, EM, BISI, TL & ROSSO, S. 2007. Temporal pattern of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) group structure around Abrolhos Archipelago breeding region, Bahia, Brazil. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 87: 87-92.
- RASMUSSEN, K, PALACIOS, DM, CALAMBOKIDIS, J, SABORÍO, MT, DALLA ROSA, L, SECCHI, ED, STEIGER, GH, ALLEN, JM & STONE, GS. 2007. Southern Hemisphere humpback wintering off Central America: insights from water temperature into the longest mammalian migration. *Biol Lett*, 3: 302-305.
- ROSSI-SANTOS, MR, NETO, ES, BARACHO, CG, CIPOLOTTI, SR, MARCOVALDI, E & ENGEL, MH. 2008. Occurrence and distribution of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the north coast of the State of Bahia, Brazil, 2000 – 2006. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 1-7.
- PATERSON, R & PATERSON, P. 1989. The Status of the Recovering Stock of Humpback Whales *Megaptera novaeangliae* in East Australian Waters. *Biol Conserv*, 47: 33-48.
- PATERSON, R, PATERSON, P & CATO, DH. 1994. The status of Humpback Whales *Megaptera Novaeangliae* in East Australia Thirty Years after Whaling. *Biol Conserv*, 70: 135-142.
- RANTA, E, LUNDBERG P & KAITALA V. 2006. Ecology of Populations. Reino Unido, Cambridge University Press. 373p.



REDFERN, JV, FERGUSON, MC, BECKER, EA, HYRENBACH, KD, GOOD, C, BARLOW, J, KASCHNER, K, BAUMGARTNER, MF, FORNEY, KA, BALANCE, LT, FAUCHALD, P, HALPIN, P, HAMAZAKI, T, PERSHING, AJ, QIAN, SS, READ, A, REILLY, SB, TORRES, L & WERNER F. 2006. Techniques for cetacean-habitat modeling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 310: 271-295.

ROCHA, J, MILLIMAN, JD, SANTANA, CI & VICALVI, MA. 1975. Southern Brazil. In: Projeto REMAC. Reconhecimento Global da Margem Continental Brasileira, Chap. 4: 449-482.

RODRIGUES, RR, ROTHSTEIN, LM & WIMBUSH, M. 2007. Seasonal Variability of the South Equatorial Current Bifurcation in the Atlantic Ocean: A Numerical Study. *JGR*, 37: 16-30.

ROSENBAUM HC, POMILLA C, MENDEZ M, LESLIE MS & BEST, PB. 2009. Population Structure of Humpback Whales from Their Breeding Grounds in the South Atlantic and Indian Oceans. *PLoS ONE*, 4: 1-11.

ROYLE, JA & DORAZIO, RM. 2008. Hierarchical Modeling and Inference in Ecology. San Diego, Academic Press. 444p.

SANTORA, J, REISS, CS, LOEB, VJ & VEIT, RR. 2010. Spatial association between hotspots of baleen whales and demographic patterns of Antarctic krill *Euphasia superba* suggests size-dependent predation. *Mar Ecol Prog Ser*, 405: 255-269.

SICILIANO, S, MOURA, JF, FILGUEIRAS, HR, RODRIGUES, PP & LEITE JR, NO. Sightings of Humpback Whales on the Vitória-Trindade Chain and Around Trindade Islands, Brazil. *Braz. j. oceanogr.*, 60: 455-495.

SILVEIRA, ICA, SCHMIDT, ACK, CAMPOS, EJD, GODOI, SS & IKEDA, Y. 2000. A Corrente do Brasil ao Largo da Costa Leste Brasileira. *Rev. bras. oceanogr = Braz. j. oceanogr.*, 48: 171-183.

SPIEGELHALTER, DJ, BEST, NJ, CARLIN, BP, VAN DER LINDE, A. 2002. Bayesian measure of model complexity and fit. *J R Stat Soc Series B Stat Methodol*, 64: 583-639.

STEIGER, GH, CALAMBOKIDIS, J, STRALEY, JM, HERMAN, LM, CERCHIO, S, SALDEN, DR, URBÁN-R, J, JACOBSEN JK, VON ZIEGESAR, O, BALCOMB, KC, GABRIELE, CM, DALHEIM, ME, UCHIDA, S, FORD, JKB, GUEVARA-P, PL, YAMAGUCHI, M & BARLOW, J. 2008. Geographic variation in killer whale attacks on humpback whales in the North Pacific: implications for predation pressure. *Endang Species Res*, 4: 247-256.

STEVICK PT, ALLEN J, CLAPHAM PJ, KATONA, SK, LARSEN F, LIEN J, MATTILA DK, PALSOLL PJ, SEARS R, SIGURJÓNSSON J, SMITH TD, VIKINGSSON G, OIEN N, HAMMOND PS. 2006. Population spatial structuring on the feeding grounds in North Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *J Zool*, 270: 244-255.

STEVICK, PT, NEVES, MC, JOHANSEN, F & ENGEL, MH. 2010. A quarter of a world away: female humpback whale moves 10.000 km between breeding areas. *Biol Lett*, 7: 299-302.

STEVICK, PT, ALLEN, JM, ENGEL, MH, FÉLIX, F, HAASE, B & NEVES, MC. Working paper SC/63/SH4 apresentado ao Comitê Científico na 63nd Reunião Annual da International Whaling Commission (IWC). Tromsø, Noruega, 2011.

SUMMERHAYES, CP, COUTINHO, PN, FRANÇA, AMC & ELLIS, JP. 1975. Salvador to Fortaleza, Northeastern Brazil. In: Projeto REMAC, Chap. 3: 375-408.

TALLEY, L, PICKARD, GL, EMERY, WJ & SWIFT, JH. 2011. Atlantic Ocean. Descriptive Physical Oceanography. Boston, Academic Press, Chap. 9: 245-301.

THOMAS, L, LAAKE, JL, REXSTAD, E, STRINDBERG, S, MARQUES, FFC, BUCKLAND, ST, BORCHERS, DL, ANDERSON, DR, BURNHAM, KP, BURT, ML, HEDLEY, SL, POLLARD, JH, BISHOP, JRB & MARQUES TA. 2009. Distance 6.0 Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>

TYACK, P & WHITEHEAD, H. 1982. Male Competition in Large Groups of Wintering Humpback Whales. *Behaviour*, 83: 132-154.

ZEMBRUSCKI, SG, BARRETO, HT, PALMA, JC & MILLIMAN, JD. 1977. Estudo Preliminar das Províncias Geomorfológicas da Margem Continental Brasileira. In:

Projeto REMAC. Reconhecimento Global da Margem Continental Brasileira, Chap. 3: 169-191.

ZERBINI, AN, ANDRIOLO, A, ROCHA, JM, SIMÕES-LOPES, PC, SICILIANO, S, PIZZORNO JL, WAITE, JM, DEMASTER, DP & VANBLARICOM, GR. 2004. Wintering distribution and abundance of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off Northeastern Brazil. *J. Cetacean Res. Manag.*, 6: 101-107.

ZERBINI, AN, ANDRIOLO, A, HEIDE-JORGENSEN, MP, PIZZORNO, JL, MAIA, YG, VANBLARICOM, GR, DEMASTER, DP, SIMÕES-LOPES, PC, MOREIRA, S, BETHLEM, C. 2006. Satellite-monitored movements of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Southwest Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 313: 295-304.

ZERBINI, AN, CLAPHAM, PJ & WADE, PR. 2010. Assessing plausible rates of population growth in humpback whales from life-history parameters. *Mar. Biol.*, 157: 1225-1236.

ZERBINI, AN, ANDRIOLO, A, HEIDE-JØRGENSEN, MP, MOREIRA, S, PIZZORNO, JL, MAIA, YG, VANBLARICOM, GR & DEMASTER, DP. 2011. Migration and summer destinations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the western South Atlantic Ocean. *J. Cetacean Res. Manag., Special Issue 3*: 113-118.

ZERBINI, AN, WARD, E, ENGEL, MH, ANDRIOLO, A & KINAS, PG. 2011. A Bayesian assessment of the conservation status of humpback whales (*Megaptera*

*novaeangliae*) in the western South Atlantic Ocean (Breeding Stock A). *J. Cetacean Res. Manag., Special Issue 3*: 131-144.

WARD, E, ZERBINI, AN, KINAS, PG, ENGEL, MH & ANDRIOLO, A. 2011. Estimates of population growth rates of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the wintering grounds off the coast of Brazil (Breeding Stock A). . *J. Cetacean Res. Manag., Special Issue 3*: 145-149.

WEDEKIN, LL, ENGEL, MH, AZEVEDO, A, KINAS, PG, ANDRIOLO, A & SIMÕES-LOPES, PC. Density and abundance of the humpback whale in the Brazilian breeding ground (stock A): aerial survey, 2008. Working paper SC/62/SH28 apresentado ao Comitê Científico na 62nd Reunião Anual da International Whaling Commission (IWC). Agadir, Marrocos, 2010.

WEINRICH, MT, ROSENBAUM, H, BAKER, CS, BLACKMER, AL & WHITEHEAD, H. 2006. The Influence of Maternal Lineages on Social Affiliations among Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) on Their Feeding Grounds in the Southern Gulf of Maine. *J Hered*, 97: 226-234.

WEIR, JS, DUPREY, NMT & WÜRSIG, B. 2008. Dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) subgroup distribution: are shallow waters a refuge for nursery groups? *Can. J. Zool*, 86: 1225-1234.

WINN, HE & REICHLEY, NE. 1985. Humpback Whale *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781). In: RIDGWAY SH & HARRISON SR (eds). Handbook of Marine

Mammals Volume 3: The Sirenians and Baleen Whales. San Diego, Academic Press,  
Chap. 9: 241-273.

WHITEHEAD, H & MOORE, MJ. 1982. Distribution and movements of West Indian humpback whales in winter. *Can. J. Zool*, 60: 2203-2211.

YABLOKOV, AV, ZEMSKY, VA, MIKHALEV, YA, TORMOSO, VV & BERZIN, AA. 1998. Data on Sovietic Whaling in the Antarctic in 1947-1972 (Population Aspects). *Russian Journal of Ecology*, 29: 38-48.

# APÊNDICES

## APÊNDICE 1

Mapas das variáveis ambientais e oceanográficas.

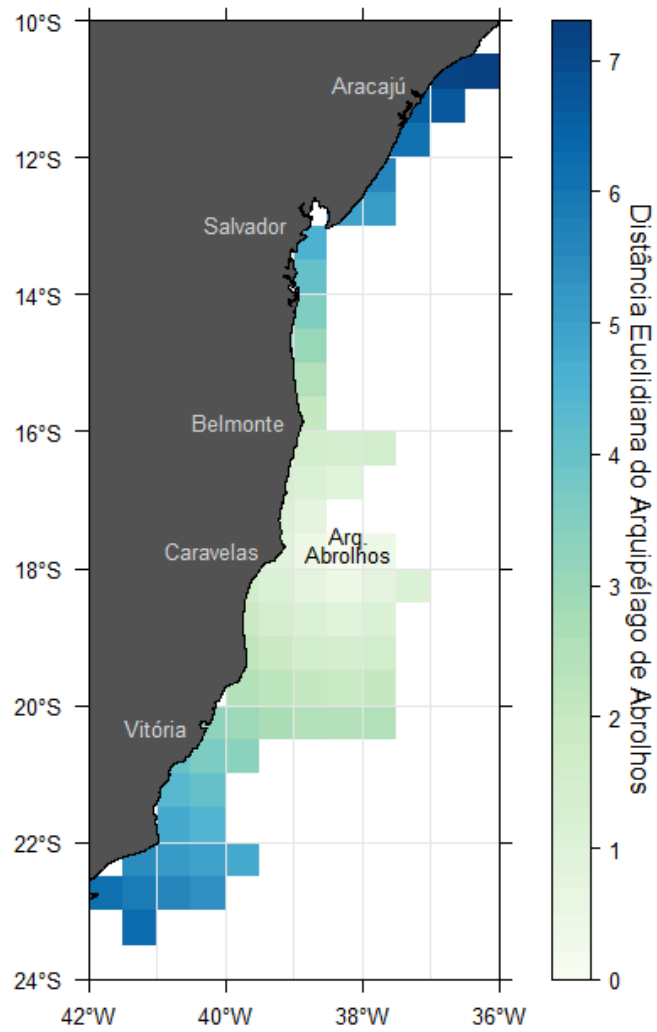


Figura 1. Distância Euclidiana do Arquipélago de Abrolhos por célula.



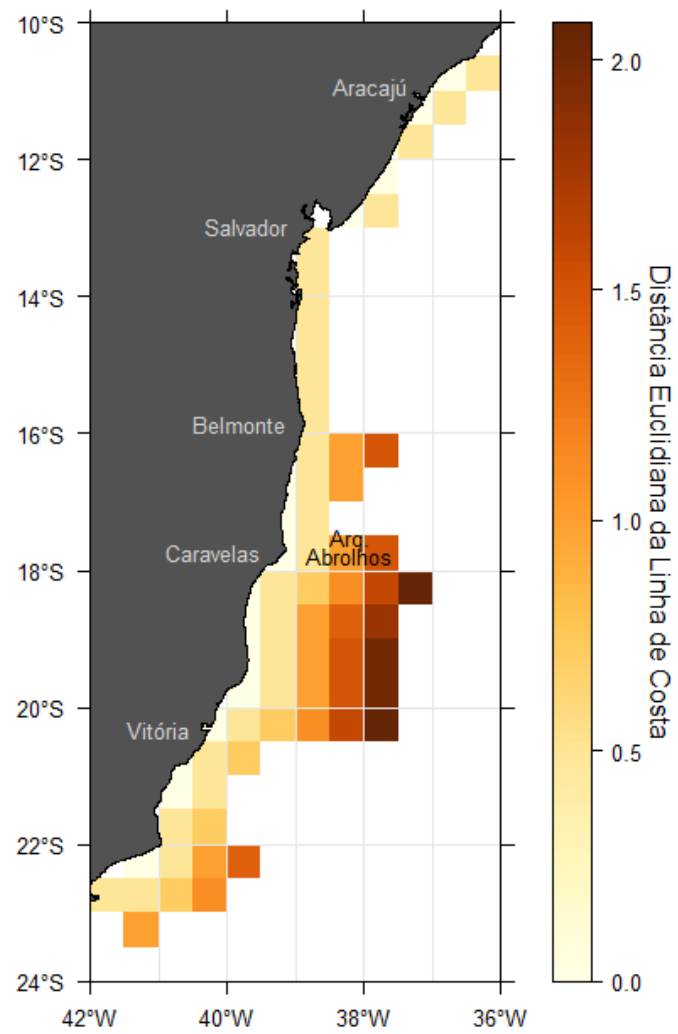


Figura 2. Distância Euclidiana da linha de costa por célula.

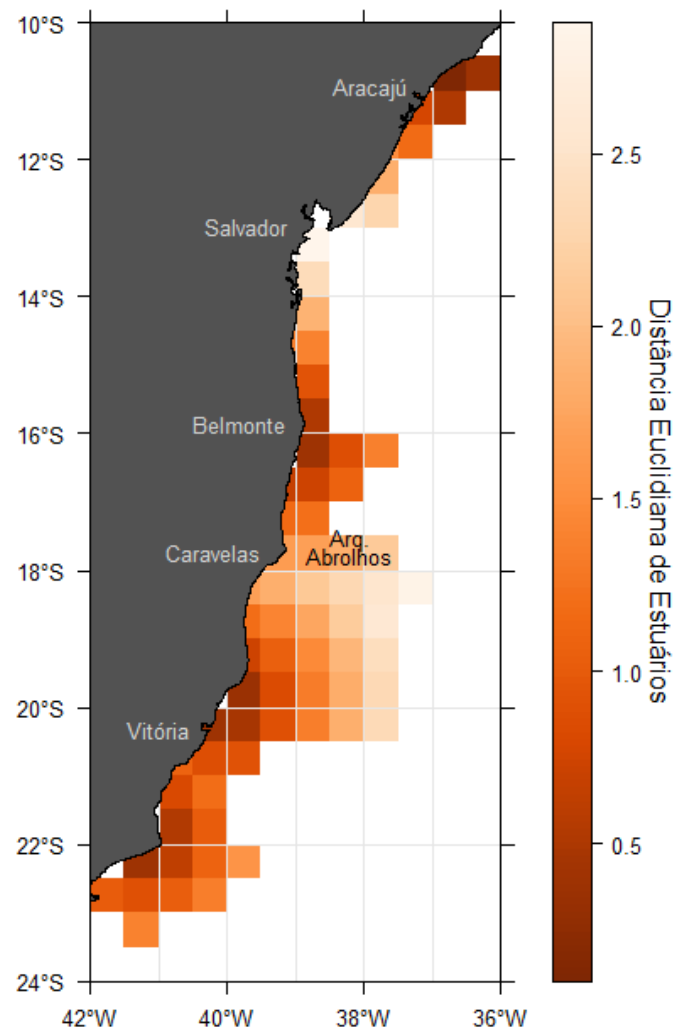


Figura 3. Distância Euclidiana de estuários por célula.

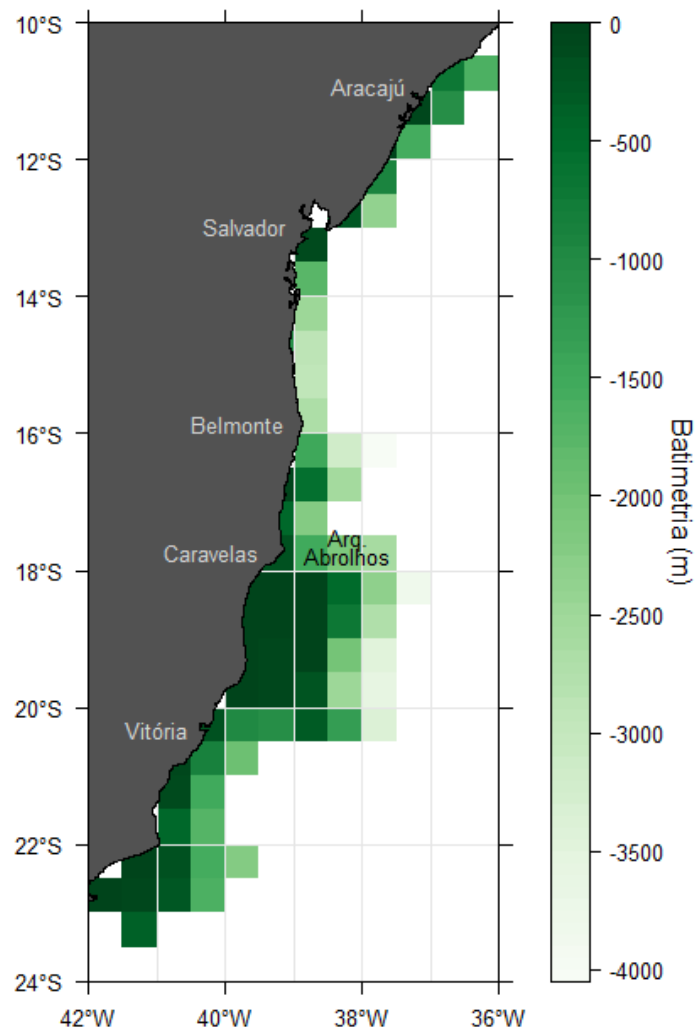


Figura 4. Batimetria (m) média por célula.

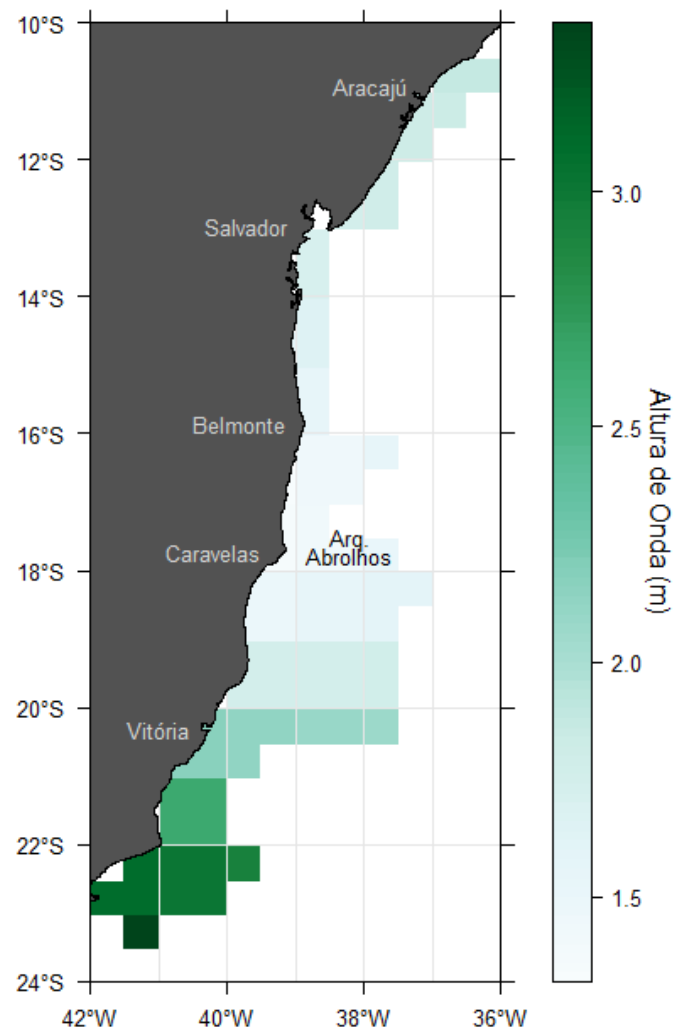


Figura 5. Altura de onda significativa (m) por célula.

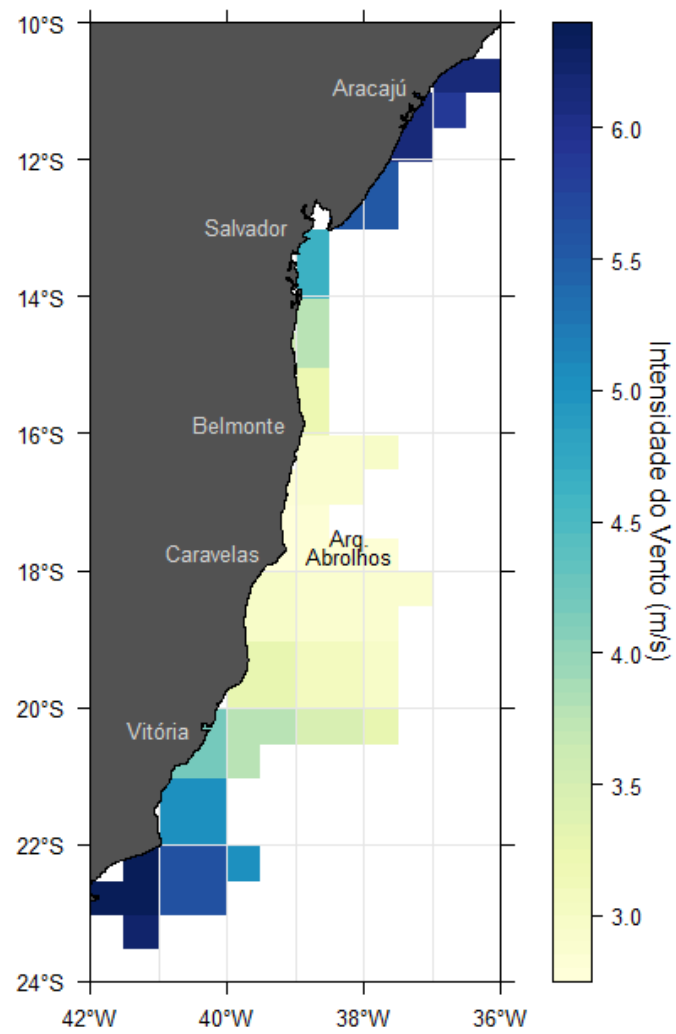


Figura 6. Intensidade modular do vento média por célula.

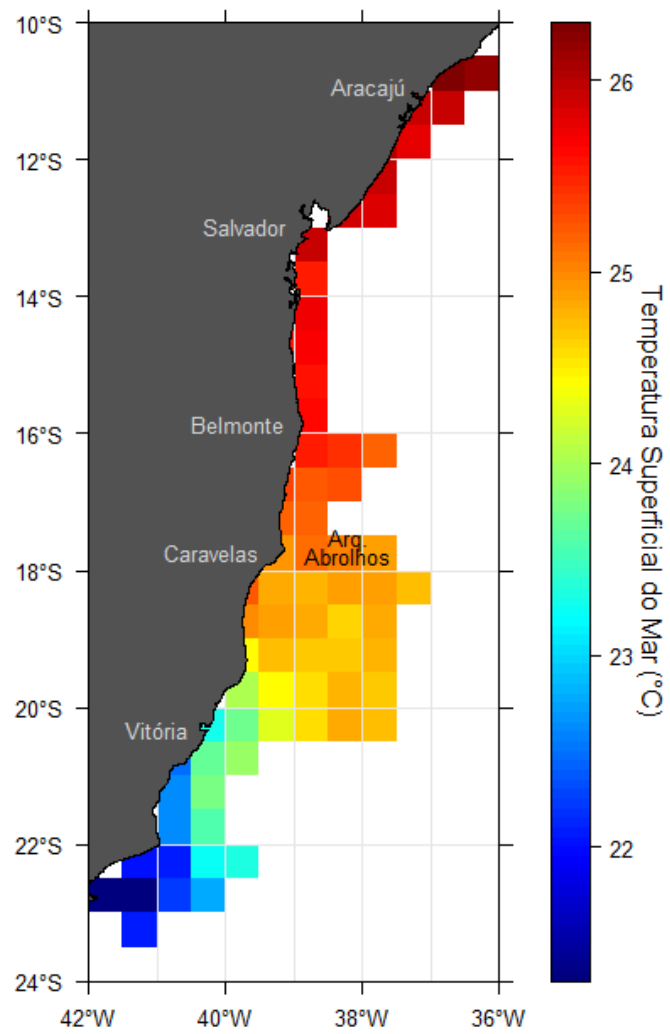


Figura 7. Temperatura Superficial do Mar média por célula.

## APÊNDICE 2

Artigo submetido a revista *Ecological Modelling*.

### HIERARCHICAL BAYESIAN LINE TRANSECT MODELING OF HUMPBACK WHALE ABUNDANCE

Heloise J. Pavanato<sup>a,b</sup>, Leonardo L. Wedekin<sup>c</sup>, Márcia H. Engel<sup>c</sup> and Paul G. Kinas<sup>a,d</sup>

<sup>a</sup> Grupo de Pesquisa em Estatística Ambiental, Universidade Federal do Rio Grande.

Av. Itália Km. 8, 96201-900, Rio Grande, RS, Brazil. E-mail:

heloisepavanato@gmail.com

<sup>b</sup> Programa de Pós-graduação em Oceanografia Biológica, Instituto de Oceanografia,  
Universidade Federal do Rio Grande.

<sup>c</sup> Projeto Baleia Jubarte/Instituto Baleia Jubarte. 26, R. Barão do Rio Branco, Caravelas,  
BA, Brazil. E-mail: leonardo.wedekin@baleiajubarte.org.br,

marcia.engel@baleiajubarte.org.br

<sup>d</sup> Instituto de Matemática, Estatística e Física, Universidade Federal do Rio Grande. E-  
mail: paulkinas@furg.br

Corresponding author: Heloise J. Pavanato. Tel: +55 53 32935160, cel: +55 53  
81314749.

## Abstract

Humpback whale abundance for the Southern Hemisphere Stock A was estimated with a distance sampling survey, conducted from flights that covered the species Brazilian breeding winter ground between August and September in 2011. We developed a Bayesian alternative distance sampling analysis following a hierarchically structured model parameterization which allowed for the inclusion of features that affect detection or occurrence probabilities. Models with different covariates were ranked based on DIC and posterior deviance. Sighting cue effect seems to explain a significant amount of variation in the scale parameter of the half-normal detection function. The population size was estimated by a mixture distribution composed by the models with smallest DIC and resulted in 10,160 whales (Cr.I.95%=6,607-17,692). The result pointed towards the recovery of the humpback whale population on the Brazilian breeding ground. Our parameterization provided a clear view of both (detection and occurrence) processes and is a flexible tool to account for and evaluate various uncertainties sources.

Key-words: *Megaptera novaeangliae*; Stock A; Population size; Distance sampling.



## **1. Introduction**

Abundance and density are the simplest demographic measures of a population (Liebhold and Gurevitch, 2002; MacKenzie et al., 2006; Ranta et al., 2006), and correspond to an essential piece of information for population assessment, viability analysis, and evaluation of alternative management procedures (Barlow et al., 1995; Carreta et al., 2009; Wade, 1998).

There is a plethora of possibilities for developing analytical models that can describe the essence of ecological processes over time (Borchers et al., 2002; Buckland and York, 2009; Liebhold et al., 2002), but there has been less attention given to fitting such models to data, and even less efforts to account for uncertainties associated with the data, model and parameters (Wikle, 2003). These uncertainties can result from variation in model approximations and small-scale parameterizations, measurement error and sampling variability (King et al., 2010; McCarty, 2007; Royle and Dorazio, 2008; Wikle, 2003). For this reason, predictions of ecological phenomena should be performed in a way that properly accounts for all types of uncertainties (Wikle, 2003).

One of the major causes of uncertainties is imperfect detection (Royle and Dorazio, 2008). The sampling procedures do not guarantee a perfect detection in most, if not all, cases. Sampling protocols and ecological analysis and inference of these type of data have been improved in order to attend an explicit and formal representation of the data into constituent models of observations and of the underlying ecological or state processes (e.g. Gardner et al., 2010; Moore and Barlow, 2011; Royle et al., 2004; Royle

and Dorazio, 2008; Thomson et al., 2009). The state process models variation in underlying ecological phenomena that are the primary object of inference. This process is manifested in a state variable, which is typically unobservable. In contrast, the observation process contains a probabilistic description of the mechanisms that produce the data. This structure has been denoted a hierarchical model (Royle and Dorazio, 2008).

The humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) is a highly migratory species, moving seasonally between summer feeding grounds in high-latitudes and winter breeding grounds in low-latitudes (Clapham, 2000; Dawbin, 1956, 1966; Mackintosh, 1965). The International Whaling Commission recognizes seven humpback whale breeding grounds in the Southern Hemisphere (IWC, 1998). The population of interest in this study is the Breeding Stock A, which feeds east of the Scotia Sea, around South Georgia and South Sandwich Islands, and breeds along the coast of Brazil (Engel et al., 2008; Engel and Martin, 2009; Stevick et al., 2006; Zerbini et al., 2006).

Earliest humpback whale population quantitative studies used data from commercial catches, where it was possible to obtain relative measures of abundance (Clapham, 2000). The development of individual identification techniques based on the recognition of ventral fluke patterns (Katona and Whitehead, 1981) or, more recently, genotyping (Palsboll et al., 1997), made the application of mark-capture methods possible to this species (Hammond et al., 1990). These methods are extremely useful if individual recapture probabilities are high. However, they do not perform as well if the population is large and individual animals occupy relatively large areas, which is presently the case

of some humpback populations. One of the most recent and now widely used technique to quantify cetacean abundance and distribution is line transect sampling. The method is indicated for widely distributed populations, being less susceptible to failures of assumptions than are mark-recapture methods (Buckland et al., 2001, 2004).

A long period of exploitation by whaling (which ended in 1972) caused strong population declines in the Southern Hemisphere humpback whale populations (Berzin, 2008; Clapham et al., 2005; Walsh, 1999; Yablokov et al., 1998). Most of these populations have shown signs of recovery over the last decades (Bannister and Hedley, 2001; Clapham et al., 1999; Findlay et al., 1994; Findlay et al., 2011; Flórez-González, 1991; Paterson et al., 1989; Paterson and Paterson, 1994), including the Breeding Stock A (Ward et al., 2011; Zerbini et al., 2011).

The first abundance estimation for Stock A was conducted in 1995 using mark-recapture methods (Kinas and Bethlem, 1998). Since then, estimates of abundance from empirical data and assessment modeling have suggested this population has been increasing (e.g. Andriolo et al., 2010; Freitas et al., 2006; Ward et al., 2011; Zerbini et al., 2011). Some of these estimates (e.g. Ward et al., 2011) are similar to those obtained through modeling of known life-history parameters from populations in various ocean basins (e.g. mean estimates of  $7.3\% \text{ year}^{-1}$  for one of the approaches used by Zerbini et al., 2010). Even if stock A is growing near its maximum, some concerns remain because of the high uncertainty (evidenced through wide credibility intervals –Bayesian - and confidence intervals – frequentist - associated to the abundance estimates which

preclude precise estimates of some demographic parameters such as the population growth rate.

The goal of this study was to estimate the size of Breeding Stock A on the Brazilian breeding ground in 2011 using line transect sampling within a Bayesian statistical framework. Variables that have the potential to affect detection probability (e.g. sea state, observer) or humpback whale occurrence were incorporated in the analysis using hierarchical models.

## **2. Methodology**

### 2.1 Survey

The sighting survey took place between August 26 and September 13 of 2011 during the peak of humpback whale abundance in the breeding season off the Brazilian coast (Martins et al., 2001; Morete, 2003). A high-wing aircraft (Aerocommander) equipped with bubble windows was used to survey the study area from the State of Sergipe ( $10^{\circ}8'S$ ) to Rio de Janeiro ( $23^{\circ}12'S$ ) (Figure 1). Parallel transect lines were designed to sample the survey area from the coast until the 500m isobath. In order to maximize sampling effort, the northern area (from Abrolhos Bank) transects were designed in a zigzag shape due to the narrow shelf. The aircraft flew during favorable weather conditions at a height of 500 ft (152,40 m) at airspeed of 110 knots (56,59 m/s).

Figure 1.

Observations were conducted by two observers located at the right and left bubble-windows of the aircraft. For each sighting, the declination angle from the aircraft to the group of whales was measured by a hand-held clinometer whenever a whale or group passed abeam. The sighting geographic position was recorded, along with group size and group composition (adults and females with calves) and sighting cue (aerial behavior, body and blow). Variables with potential to affect detection probability such as sea state (Beaufort scale), cloud cover, glare and visibility were recorded at the start of each transect (or whenever a change occurred along the transect).

## 2.2 Analysis

Perpendicular distances were calculated using basic trigonometric rules from the aircraft height and the declination angle to the sighting. All angles measured between  $3^\circ$  and  $0^\circ$  (distances beyond 3000m) were later discarded because of the difficulty to obtain accurate measurements.

In contrast to the more standard and frequentist statistical methods implemented in *Distance* software (Borchers et al., 2002; Buckland et al., 2001), we followed a slight extension of the hierarchical formulation and Bayesian analysis by data augmentation as proposed in Royle and Dorazio (2008, p. 234 -235). Data augmentation is a convenient scheme to obtain the Bayesian posterior distribution via Markov Chain Monte Carlo (Tanner and Wong, 1987). The imputed values for the augmented data into this scheme can be viewed as a special way of using auxiliary variables to accelerate Gibbs sampling algorithms (Liu and Wu, 1999).

Let  $n$  denote the total number of individuals (or pods) for which  $x_i$  are the known perpendicular distances and  $y_i = 1$  the observed indicator variable of detection for  $i = 1, 2, \dots, n$ . Data augmentation consists in appending  $M - n$  “observations” for some large and arbitrary fixed value of  $M$ , with  $x_i = \text{NA}$  defined as missing values and  $y_i = 0$  indicating no detection for  $i = (n + 1), \dots, M$ . To each of the  $M$  individuals in the augmented data set, the auxiliary indicator variable  $w_i$  was introduced to represent the individual’s occurrence. We assume that  $w_i$ ’s are independent random variables with a Bernoulli distribution  $\text{Bern}(\psi)$ , where  $\psi$  is the probability that an individual from the super-population  $M$  is part of the effective population of individuals. It follows immediately that the total number of individuals (or pods)  $N = \sum_{i=1}^M w_i$ , has a Binomial distribution  $\text{Bin}(M, \psi)$ . Hence, in this formulation, estimating the expected value of  $N$  is equivalent to estimating  $\psi$ .

In the humpback whale data set examined here,  $n$  and  $N$  refer to pods, with each pod being of size  $s_i \geq 1$ . Therefore the effective population size now becomes  $N_p = \sum_{i=1}^M w_i s_i$ . Including pod size into the model is desirable because it deals with this uncertainty explicitly while estimating population size.

The basic hierarchical model formulation and data augmentation scheme was based on Royle and Dorazio (2008) and is presented next. For  $i = 1, 2, \dots, M$ .

$$w_i \sim \text{Bern}(\psi)$$

$$y_i \sim \text{Bern}(w_i p(x_i))$$

where  $p(x_i) = \exp(-x_i^2 / (2\sigma^2))$  is the half-normal detection function. Since transect lines were randomly placed with respect to humpback whales pods, distances are assumed to have a Uniform distribution defined on some continuous interval (a,b),

$$x_i \sim U(0, X_{\max})$$

Where  $X_{\max}$  is a given maximum at which distance measurements were truncated (3,000m in this study).

Finally, if the  $n$  observations refer to individuals, then  $s_i \equiv 1$  for all  $i = 1, \dots, M$ . Otherwise, pod size need to be modeled as well. We used a lagged Poisson distribution with average pod size  $(\mu_i + 1)$  or, equivalently

$$(s_i - 1) \sim \text{Poi}(\mu_s)$$

If we define  $a$  as the area that was effectively covered by the survey (i.e. area in which pods have positive detection probability) and  $A$  the overall study area in which the transect lines have been placed, then the parameters of primary interest are population density  $D$  and size  $N_p$  defined as

$$D = \sum_{i=1}^M (w_i s_i) / a$$

$$N_p = A D$$

Unknown parameters in the model were  $\psi$ ,  $\sigma$  and  $\mu_s$  for which prior distributions have to be defined. Furthermore the sets  $\{w_i; i = (n+1), \dots, M\}$  and  $\{s_i; i = (n+1), \dots, M\}$  comprise latent variables dependent on those parameters. Within the Bayesian

framework, posterior distributions were obtained for the parameters and for  $D$  and  $N_p$  were obtained.

We expanded this basic data augmentation scheme further, to incorporate explanatory covariates. First we tried with covariates that might affect the scale parameter  $\sigma$  of the detection function. We addressed possible variations in  $\sigma$  by extending the detection function to  $p(x_i) = \exp(-x_i^2(\sigma^{-2}))$ , where

$$\log(\sigma_i) = \beta_0 + \sum_{j=1}^K \beta_j z_{j,i}, \quad i = 1, \dots, M,$$

with  $K$  the total number of covariates. The covariates ‘sea state’ (1 to 4) and ‘cloud cover’ (0 to 100%) are numeric while ‘sighting cue’ (aerial, body and blow), ‘observer’ (total of 5) and ‘visibility’ (poor, regular, good, excellent) are factors.

To use the data augmentation scheme the covariates in the dataset had to be expanded along with distances and group size to provide the additional  $M - n$  entries necessary in the hierarchical model. We used the imputation step based on Tanner and Wong (1987) in which these  $M - n$  values were resampled from the  $n$  field measurements, with probability proportional to the observed frequencies (bootstrap). We chose this type of imputation because we considered that non-observation occurred because of imperfect detectability rather than unavailability.

Distance sampling models are usually fitted with stratification as a means of improving an estimate’s precision and reducing bias (Buckland et al., 2001). Stratification might be carried out by many factors. Geographic region has already been used in previous



analysis conducted in the Brazilian breeding ground to account for areas that have potentially different densities (Andriolo et al., 2010). Thus, our second modification consisted in incorporating these strata to account for variations in density among geographic regions and to evaluate if this stratification would result in improved estimates. We assumed that strata might affect the probability of occurrence rather than the detection probability. Therefore we assigned to  $\psi$  a logit regression that was modeled by the response variable strata.

$$\log (\psi_i / (1-\psi_i)) = \alpha_{\text{strata}_i}, i = 1, \dots, M$$

where  $\text{strata}_i \in \{1, 2, \dots, S\}$  was an integer indicating the stratum associated to the  $i$ -th observation and  $S$  the total number of strata. Strata effect was therefore translated into the comparison of the coefficients  $(\alpha_1, \dots, \alpha_S)$ .

The third modification dealt with the unrealistic assumption of perfect detection at distance  $x = 0$ . This assumption is usually violated for aerial line transect surveys of marine mammals (Buckland et al., 2001). To avoid negatively biased estimates that would result from overestimated detection probabilities, we considered the modified detection function  $p(x_i) = g(0) \exp(-x_i^2(\sigma^{-2}))$ . We simulated a Normal distribution for  $g(0)$  with mean 0.67 and standard deviation 0.15 (Andriolo et al., 2006). The IWC Scientific Committee (IWC, 2006) recommended this  $g(0)$  estimate be used to compute the aerial survey-based abundance incorporated in the assessment of Breeding Stock A.

Bayesian parameter estimation was carried out using MCMC methods (Carlin and Louis, 2000; Ellison, 2004; Gelman et al., 1995). Weak informative or flat priors were assigned for all parameters.

$$\psi \sim U(0,1)$$

$$\sigma \sim U(0, 20)$$

$$\mu_s \sim U(0, 10)$$

$$\beta_j \sim N(0, 32) \quad j = 0,1,\dots,K$$

$$\alpha_j \sim N(0, 32) \quad j = 1,\dots,S$$

Where  $N(a,b)$  denotes a Normal distribution with mean  $a$  and standard deviation  $b$ . We assigned a uniform distribution between  $\{0,10\}$  to  $\mu_s$  where the upper bound was larger than the typical mean pod size for humpback whale on breeding grounds (Martins et al., 2001; Mattila et al., 1994; Mobley and Herman, 1985).

Seven models were fitted to the data as follows: (1) model without covariates; (2) model with sea state effect; (3) model with cloud cover effect; (4) model with cue effect; (5) model with observer effect; (6) model with visibility effect and (7) model with strata effect. Covariates were used one-by-one to evaluate their individual importance on detection and occurrence probabilities. MCMCs were run with 3 chains of 100,000 samples each, burn-in of 30,000 and thinning of 50, resulting in a posterior sample of 4,200. Diagnostics to verify any indications of lack in convergence of the Markov chains were run routinely. We used *OpenBUGS* in combination with *R software* through

libraries *R2WinBUGS* and *BRugs* (Sturtz et al., 2005; Thomas et al., 2006). *R* code is available in Appendix A.

Bayesian hierarchical models were compared by the Deviance Information Criteria (DIC), defined as:

$$\text{DIC} = \hat{D} + 2pD$$

Where  $\hat{D}$  is the posterior mean model deviance and  $pD$  is the estimated effective number of model parameters (Spiegelhalter et al., 2002). DIC, available as a standard output in *OpenBUGS*, is a widespread tool used when models are non-nested and data non-independent, as is the case in hierarchical models (Link and Barker, 2010).

We also compared our results with estimates carried out with *Distance* software (Thomas et al., 2009). Conventional Distance Sampling (CDS) and Multiple Covariate Distance Sampling (MCDS) (Buckland et al., 2001, 2004; Marques and Buckland, 2003) were used to fit the seven models just as the hierarchical Bayesian approach. We used the default analysis in *Distance* which estimates the variance empirically and the size-bias regression method to estimate group size. We then examined the mean abundances and coefficients of variation (CV). We defined a CV for the Bayesian analysis using the posterior mean and standard deviation of  $N_p$ . Hence, Bayesian CVs have a different meaning as they do not relate to the frequentist sampling distribution of estimates.

### 3. Results

A total of 443 groups of humpback whales was seen with pod sizes ranging from 1 to 6. We used a super-population  $M$  with an upper bound of 5,000 groups, which was considered to exceed any realistic number of pods within the effectively covered area  $a$ .

Posterior summaries for all seven models fitted to perpendicular distances and with uncertainty about  $g(0)$  included, are shown in Table 1. Posterior estimates of occupation probability  $\psi$  and mean group size  $\lambda = \mu_s + 1$  are not significantly different among all models. Model 3 (cloud cover effect) presented the lowest DIC, followed by model 2 (sea state effect), 1 (no covariate model) and 4 (cue effect). However, following the recommended minimum difference of  $\Delta\text{DIC} = 10$  to distinguish between models and using the principle of parsimonia, the basic model (without covariates) seems to suffice. Furthermore, the maximum difference in posterior mean abundance between models reaches 172 individuals; a difference comfortably within one posterior standard deviation in all seven models.

Table 1.

Since Models 1 to 4 could not be well discriminated ( $\Delta\text{DIC} < 10$ ) we included a model averaged inference for  $N_p$  by simulating a posterior mixture distribution in which each of the 4,200 posterior sample point  $\exp\{-(\hat{D}_i - \hat{D}_0) / (2 s_D)\}$ , were  $\hat{D}_0 = \min\{\hat{D}_i\}$  and  $s_D$  the standard deviation for  $(\hat{D}_1, \dots, \hat{D}_4)$ . Using this criterium the probabilities for models 1 to 4 are, respectively, 0.174, 0.147, 0.221, and 0.458. This mixture distribution resulted in a population size of 10,160 (95%Cr.I.=6,607-17,692; CV=0,321). The most

probable model is the model with smallest posterior expected deviance (Gelman et al. 2004, p. 182). This was model 4 with detection functions changing by sighting cue type. However, population size estimates among all proposed models were similar since posterior distributions strongly overlap.

Posterior distributions of  $N_p$  obtained by model 3 (smallest DIC) and by the mixture model are shown in Figure 2.

Figure 2.

The estimates of all covariate coefficients are displayed in Figure 3 with its statistical significance summarized in Table 2. Cloud cover and sighting cue type were the only covariates significant at a 95% Credibility Interval. The influence of increasing cloud cover increased the detection probability. Sighting cue type ‘body’ was less detectable than ‘blow’ and ‘aerial’. The covariate observer was significant only with an 80% Credibility Interval; observers A and C achieved a smaller detection rate than observer B. The coefficients of Beaufort scale, visibility and strata were not significant under these criteria.

Table 2.

Figure 3.

The detection function fitted with the most probable model (model 4, sighting cue) is shown in Figure 4.

Figure 4.

The results obtained from CDS and MCDS are summarized in Table 3. The most supported model by AIC was model 4 (sighting cue effect) with population size estimated at 14,315 individuals (95%CI=8,257-24,818; CV=0,287). This abundance estimate was higher than for the other models in CDS and MCDS and also higher in comparison to our proposed model (difference of 4,155 individuals between maximum likelihood and posterior mean point estimates). The CVs of our Bayesian and the standard inference models were quite similar and credibility/confidence intervals strongly overlapped.

Table 3.

#### **4. Discussion**

Our abundance estimation model incorporates covariate effects on both occurrence and detection probabilities while retaining a clear separation between observational and state processes. This hierarchical view of ecological systems has been increasingly adopted in quantitative ecological research and modeling (e.g.: Clark, 2003; Gardner et al., 2010; Jonsen et al., 2006; Kéry et al., 2010; Link and Sauer, 2002; McMahon and Diez, 2007; Qian et al., 2010).

Distance sampling models deal with observational processes through the detection function wherein it is possible to incorporate covariates to improve adjustment of detection probabilities via the scale parameter  $\sigma$  (Marques and Buckland, 2003). In our

modeling approach, features that affect the presence of whales (irrespective of its detection) can be similarly modeled directly into the state process. We used only one covariate per model, but including more explanatory variables or to incorporate other special structure into the model is conceptually straightforward to implement. Here, we tried to incorporate more than one explanatory covariate per model, but we are still dealing with computational difficulties in respect of convergence and stationarity in *OpenBUGS*. Maybe, a MCMC algorithm specifically designed for this data-augmented model could be more efficient.

How to impute values to covariates at the artificially created data points in the augmented scheme is a challenge. We simulated these covariates along with pod size data by bootstrapping the observations seen in the field; though, this approach might not be fully suitable in general for at least two reasons. First, because the available environmental data are typically at a much coarser spatial resolution than the scale at which animal's distribution data may be collected, leading to a spatial misalignment (Latimer et al., 2006). Secondly, the sightings are not made in the entire realized niche of the species due to perception bias, which can cause a possible loss of some environmental conditions to be bootstrapped. Spatial models with prediction of animals' occurrence related to oceanographic and behavioral features could show a better way to augment the dataset. However, for humpback whales, these limitations are probably not crucial, especially within a hierarchical statistical framework, where the uncertainty of unknown parameters in the last stage of the hierarchy will be captured by the underlying statistical distribution (Cressie et al., 2009).

The small differences in population size estimates by the various proposed models suggest that for hierarchical Bayesian line transect modeling of humpback whale those covariates have perhaps less importance in shaping the detection probability. There is an explanation for this result: the sampling conditions were similar or well distributed within the sampled area causing estimates less dependent of environmental conditions. Moreover, the humpback whale behavior of staying short periods of time under-water, breaching, flipper and tail slapping, lobtailing and displaying ‘head-ups’, make the species very conspicuous (Winn and Reichley, 1985).

Posterior distributions of strata effect showed strong overlap which means the blocks present similar occupancy. Results of Andriolo et al. (2010) pointed to block D, corresponding to the center of the Abrolhos Bank, as having the highest density from 2002 to 2005. Our result suggests that areas that were less used in the past may be in a process of reoccupation.

Population size estimated from the same data by conditional maximum likelihood in *Distance* software is within the uppermost quarter of the posterior distribution but with confidence interval covering approximately the same range of values. Similar to our model ranking based on deviance, the most supported *Distance* model, based on AIC, included a cue effect and estimated 14,315 whales (95%CI=8,257-24,818). The difference in model selection between AIC and DIC could reflect the tendency of AIC to favor overparameterized models (Link and Barker, 2010). Taking posterior means of the scale parameter  $\sigma$  and group size ( $\mu_s + 1$ ) as Bayesian point estimates, we verify that the former is higher and the latter smaller in comparison to the corresponding maximum



likelihood estimates obtained in *Distance*. The detection probability in *Distance* is estimated as conditional on the sighting. In the hierarchical setting the absence of animals is derived from non-occurrence or just no detection. It makes a separation among two processes: observational (detection) and state (occurrence). In our model the detection probability is smoothed by the occurrence probability.

Our posterior CV of 0.321 is similar to that achieved from the standard methods (CV=0.286), although these numbers have distinctive interpretations. Commonly, the variance is estimated from the variance in observations between samples. However, both approaches presented low precision which was due to uncertainty about  $g(0)$ , constituting 61,5% and 82,7% of the entire variance for standard and Bayesian analysis, respectively.

The present survey, conducted 3 years after the last estimate (Wedekin et al., 2010a), resulted in an estimate of 10,160 (CV=0.321) whales. Figure 5 provides a chronological summary of abundance estimates over more than one decade. The current Bayes estimate is well in line with the general indication of population growth.

Figure 5.

The current population size estimate presented here may, however, be biased downwards. Preliminary analysis (paper in preparation) indicates that average group size is underestimated by about 17.5% (95%Cr.I.=13.9-21.1%) in aerial surveys, suggesting that once a correction factor for this problem is included, the estimated abundance should increase. Another downward bias in aerial surveys is availability bias

which corresponds to the fraction of animals lost due to submerging as a result of aircraft velocity. Availability bias, consequently, causes perception bias in high density areas.

All available evidence points toward population recovery and suggests that the area occupied by humpback whales might be expanding. This will have implications over fisheries activities, boat traffic and seismic surveys (Andriolo et al., 2010). However, the Abrolhos National Marine Park does not encompass the movement range of humpback whales (Weddekin et al., 2010b), and on these grounds the enlargement of the marine-protected area with the creation of the Humpback Whale Wildlife Refuge has been discussed.

Our proposal of a hierarchical Bayesian line transect model of humpback whale abundance is an alternative approach to the standard distance sampling method. We emphasize the advantages of separating the observational and state processes in a hierarchical framework in way to untangle different covariate effects and making the inference interpretations straightforward. Moreover, we see potential in this approach to incorporate other structures in detection and occurrence probabilities (such as non-linear structures and interaction between covariates), as well as estimate of  $g(0)$ . The downside of the method is the high demand for computation time and required programming skills.

## **Acknowledgments**

We thank the observers Inês L. Serrano and Milton C.C. Marcondes for their help during the aerial census. We are grateful for the valuable commentaries of Alexandre N. Zerbini, Eduardo R. Secchi and Luciano Dalla Rosa. This work was financed by PETROBRAS and VERACEL CELULOSE. The Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) provided a scholarship to the first author who worked under the guidance of the last.

## Appendix A

The code bellow implements the hierarchical Bayesian model of line transect modeling used to estimate humpback whales abundance in *OpenBUGS* in two cases: (a) with no additional effects and (b) with covariates into observation and state processes. Variables are:

- (1) distance: perpendicular distances measured to each animal or group sighted;
- (2) size.t: observed group size;
- (3) covariate(s).

```
### (a) Basic model
```

```
# Model in OpenBUGS syntax #
```

```
model {
```

```
## Priors
```

```
sigma ~ dunif(0,20)
```

```
sigma2 <- sigma*sigma
```

```
psi ~ dunif(0,1)
```

```
s ~ dunif(0,10)
```

```

## Likelihood

for(i in 1:M) { # superpopulation size

  w[i] ~ dbern(psi)

  distance[i] ~ dunif(0,1)

  np[i] <- -((distance[i]*distance[i])/sigma*sigma)

  p[i] <- exp(np[i])

  mu[i] <- w[i]*p[i]

  y[i] ~ dbern(mu[i])

  size[i] <- size.t[i]-1 # group size lagged to include 0

  size[i] ~ dpois(s) I(0,10)

  gr[i] <- w[i]*(s+1)

}

N <- sum(gr[1:M])      # N/g(0)

}

#-----

### (b) Covariate model

```

```

# Model in OpenBUGS syntax #

model{

### Priors:

s ~ dunif(0,10)

# to factor covariate of state process:

    for(i in 1:S){ # maximal covariate level

        alfa[i] ~ dunif(-10,10)

    }

# to numerical covariate of observational process:

    beta0 ~ dnorm(0.5,0.001) I(-20,20)

    beta ~ dnorm(0,0.001) I(-20,20)

# to factor covariate instead:

    #for(i in 1:k){ # maximal covariate level

        #beta[i] ~ dnorm(0.5,0.001) I(-20,20)

    # }

### Likelihood

```

```

for(i in 1:M){ # superpopulation size

# To include covariate on the state process

w[i] ~ dbern(psi[i])

logit(psi[i]) <- alfa[covariate[i]]

distance[i] ~ dunif(0,1)

# To include covariate on the observational process

lsigma[i] <- beta0 + beta*covariate[i] # or only beta[covariate[i]]

sigma[i] <- exp(lsigma[i])

np[i] <- -(distancia[i]*distancia[i])/(sigma[i]*sigma[i])

p[i] <- exp(np[i])

mu[i] <- w[i]*p[i]

y[i] ~ dbern(mu[i])

size[i] <- size.t[i]-1 # group size lagged to include 0

size[i] ~ dpois(s) I(0,10)

gr[i] <- w[i]*(s+1)

}

```

```
N <- sum(gr[1:M])      # N/g(0)
```

```
}
```

```
#-----
```



## References

Andriolo A, Martins CCA, Engel MH, Más-Rosa S, Freitas AC, Morete ME, Kinas PG. The first aerial survey to estimate abundance of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the breeding ground off Brazil (Breeding Stock A). *J. Cetacean Res. Manag.* 2006; 8: 307-311.

Andriolo A, Kinas PG, Engel MH, Martins CCA, Rufino AM. Humpback whales within the Brazilian breeding ground: distribution and population size estimate. *Endanger Species Res* 2010; 11: 233-243.

Bannister JL, Hedley SL. Southern Hemisphere Group IV Humpback Whales: Their Status from Recent Aerial Survey. *Mem. Queensl. Mus.* 2001; 47: 587-598.

Barlow J, Brownell Jr RL, DeMaster DP, Forney KA, Lowry MS, Osmek S, Ragen TJ, Reeves RR and Small RJ. U.S. Pacific Marine Mammal Stock Assessments. In: NOAA Technical Memorandum NMFS, 219; 1995.

Berzin AA. The Truth about Soviet Whaling: A Memoir. A Special Issue of the *Marine Fisheries Review* 2008; 70: 1-3.

Borchers DL, Buckland ST, Zucchini W. *Estimating Animal Abundance: Closed Populations*. 1st ed. London: Springer Verlag; 2002.

Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L. *Introduction to Distance Sampling*. 1st ed. Oxford: Oxford University Press; 2001.

Buckland ST, York AE. Abundance Estimation. In: Perrin WF., Wursig B, Thewissen JGM. Encyclopedia of Marine Mammals. San Diego: Academic Press; 2009. p. 1-5.

Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L. Advanced Distance Sampling. 1st ed. Oxford: Oxford University Press; 2004.

Carlin BD, Louis TA. Bayes and Empirical Bayes Methods for Data Analysis. 2nd ed. Boca Raton: Chapman & Hall/CRC Press; 2000.

Carreta JV, Forney KA, Lowry MS, Barlow J and Baker J. U.S. Pacific Marine Mammal Stock Assessments. In: NOAA Technical Memorandum NMFS, 453; 2009.

Clapham PJ, Young SB, Brownell Jr RL. Ballen whales: conservation issues and the status of the most endangered populations. *Mamm Rev* 1999; 29: 35-60.

Clapham PJ. The Humpback Whale: Seasonal Feeding and Breeding in a Baleen Whale. In: Mann J, Connor RC, Tyack PL., Whitehead H. *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. Chicago: University of Chicago Press; 2000. p. 173-196.

Clapham P, Mikhalev Y, Franklin W, Paton D, Baker S, Brownell Jr RL. Catches of Humpback Whales in the Southern Ocean, 1947-1973. Report of the International Whaling Commission 2005; 57, 13p.

Clark J. Uncertainty and Variability in Demography and Population Growth: A Hierarchical Approach. *Ecology* 2003; 86: 1370-1381.

Cressie N, Calder CA, Clark JS, Ver Hoef JM, Wikle CK. Accounting for uncertainty in ecological analysis: the strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecol Appl* 2009; 19: 553-570.

Dawbin WH. The Migrations of Humpback Whales which Pass the New Zealand Coast. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand* 1956; 84: 147-196.

Dawbin WH. The seasonal migratory cycle of humpback whales. In: Norris KS. *Whales, Dolphins and Porpoises*. Berkeley and Los Angeles: University of California Press; 1966. p. 145-169.

Ellison AM. Bayesian Inference in ecology. *Ecol Lett* 2004; 7: 509-520.

Engel MH, Fagundes NJR, Rosenbaum HC, Leslie MS, Ott PH, Schmitt R, Secchi E, Rosa LD, Bonatto SL. Mitochondrial DNA diversity of the Southwestern Atlantic humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) breeding area off Brazil, and the potential connections to Antarctic feeding areas. *Conserv Genet* 2008; 9: 1253-1262.

Engel MH, Martin AR. Feeding grounds of the western South Atlantic humpback whale population. *Mar. Mamm. Sci.* 2009; 25: 964-969.

Findlay KP, Best PB, Peddemors VM, Gove D. The distribution and abundance of humpback whales on their southern and central Mozambique winter grounds. Report of the International Whaling Commission 1994; 44, 311–320.

Findlay K, Meyer M, Elwen S, Kotze D, Johnson R, Truter P, Uamusse C, Siteo S, Wilke C, Kerwath S, Staveres L, Westhuizen JVD. Distribution and abundance of

humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, off the coast of Mozambique, 2003. J. Cetacean Res. Manag. 2011; Special Issue 3: 163-174.

Freitas AC, Kinas PG, Martins CCA, Engel MH. Abundance of humpback whales on the Abrolhos Bank wintering ground, Brazil. J. Cetacean Res. Manag. 2004; 6: 225-230.

Flórez-Gonzalez L. Humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Gorgona island, Colombian Pacific breeding waters: population and pod characteristics. Mem. Queensl. Mus. 1991; 30: 291-295.

Gardner B, Royle JA, Wegan MT, Rainbolt RE, Curtis PD. Estimating Black Bear Density Using DNA Data From Hair Snares. J. Wildl. Manage. 2010; 74: 318-325.

Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Rubin DB. Bayesian Data Analysis. 1st ed. New York: Chapman & Hall/CRC; 1995.

Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Rubin DB. Bayesian Data Analysis. 2nd ed. Boca Raton: Chapman & Hall/CRC; 2004.

Hammond PS, Mizroch SA, Donovan GP. Individual Recognition of Cetacean: Use of Photo-Identification and Other Techniques to Estimate Population Parameters. Report of the International Whaling Commission 1990, Special Issue 12; 440 p.

IWC (International Whaling Commission). Report of the Scientific Committee 1998; 48: 53-118.

IWC (International Whaling Commission). Report of the Intersessional Meeting on the Southern Hemisphere Humpback Whale Assessment Methodology 2006; Australia.

Jonsen ID, Myers RA, James MC. Robust hierarchical state-space models reveal diel variation in travel rates of migrating leatherback turtles. *J Anim Ecol* 2006; 75: 1046-1057.

Katona SK, Whitehead HP. Identifying Humpback Whales using their natural markings. *Polar Rec (Gr Brit)* 1981; 20: 439-444.

Kéry M, Gardner B, Stoeckle T, Weber D, Royle JA. Use of Spatial Capture-Recapture Modeling and DNA Data to Estimate Densities of Elusive Animals. *Conserv Biol* 2010; 25: 356-364.

Kinas PG, Bethlem CBP. 1998. Empirical Bayes Abundance Estimation of a Closed Population Using Mark-Recapture Data, with Application to Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae*, in Abrolhos, Brazil. Report of the International Whaling Commission, vol. 48, p. 447–450.

King R, Morgan BJT, Gimenez O, Brooks SP. Bayesian Analysis for Population Ecology. 1st ed. United Kingdom: Chapman & Hall/CRC Press; 2010.

Latimer AM, Shanshan W, Gelfand AE, Silander Jr JA. Building Statistical Models to Analyze Species Distributions. *Ecol Appl* 2006; 16: 33-50.

Liebholt AM, Gurevitch J. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* 2002; 25: 553-557.

Link WA, Sauer JR. A Hierarchical Analysis of Population Change with Application to Cerulean Warblers. *Ecology* 2002; 83: 2832-2840.

Link WA, Barker RJ. Bayesian Inference with ecological applications. 1st ed. Boston: Academic Press; 2010.

Liu JS, Wu YN. Parameter Expansion for Data augmentation. *Journal of the American Statistical Association* 1999; 94: 1264-1274.

MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE. Occupancy Estimation and Modeling. 1st ed. San Diego: Academic Press; 2006.

MacKintosh NA. The Stocks of Whales. 1st ed. London: Fishing News Books; 1965.

Marques FFC, Buckland ST. Incorporating Covariates into Standard Line Transect Analyses. *Biometrics* 2003; 59: 924-935.

Martins CCA, Morete ME, Engel MH, Freitas AC, Secchi ER, Kinas PG. Aspects of Habitat Use Patterns of Humpback Whales in the Abrolhos Bank, Brazil, Breeding Ground. *Mem. Queensl. Mus* 2001; 47: 83-90.

Mattila DK, Clapham PJ, Cásquez O, Bowman RS. Occurrence, population composition, and habitat use of humpback whales in Samana Bay, Dominican Republic. *Can J Zool* 1994; 72: 1898-1907.

McCarthy MA. Bayesian Methods for Ecology. 1st ed. New York: Cambridge University Press; 2007.

McMahon SM, Diez JM. Scales of association: hierarchical linear models and the measurement of ecological systems. *Ecol Lett* 2007; 10: 437-452.

Mobley JR, Herman LM. Transience of social affiliations among humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the Hawaiian wintering grounds. *Can J Zool* 1985; 63: 762-772.

Moore JE, Barlow J. Bayesian state-space model of fin whale abundance trends from a 1991-2008 time series of line-transect surveys in the California Current. *J Appl Ecol* 2011; 48: 1195-1205.

Morete ME, Pace RM, Martins CCA, Freitas AC, Engel MH. Indexing Seasonal Abundance of Humpback Whales around Abrolhos Archipelago, Bahia, Brazil. *Lat Am J Aquat Mamm* 2003; 2: 21-28.

Palsbøll P J, Allen J, Bérubé M, Clapham P J, Feddersen T P, Hammond P S, Hudson R R, Jørgensen H, Katona S, Larsen A H, Larsen F, Lien J, Mattila D K, Sigurjónsson J, Sears R, Smith T, Sponer R, Stevick P, Øien N. Genetic tagging of humpback whales. *Nature* 1997; 388: 767-769.

Paterson R, Paterson P. The Status of the Recovering Stock of Humpback Whales *Megaptera novaeangliae* in East Australian Waters. *Biol Conserv* 1989; 47: 33-48.

Paterson R, Paterson P, Cato DH. The status of Humpback Whales *Megaptera Novaeangliae* in East Australia Thirty Years after Whaling. *Biol Conserv* 1994; 70: 135-142.

- Qian SS, Cuffney TF, Alameddine I, McMahon G, Reckhow KH. On the application of multilevel modeling in environmental and ecological studies. *Ecology* 2010; 91: 355-361.
- Ranta E, Lundberg P, Kaitala V. *Ecology of Populations*. New York: Cambridge University Press; 2006.
- Royle JA, Dawson DK, Bates S. Modeling Abundance Effects in Distance Sampling. *Ecology* 2004; 85: 1591-1597.
- Royle JA, Dorazio RM. *Hierarchical Modeling and Inference in Ecology*. 1st ed. San Diego: Academic Press; 2008.
- Spiegelhalter DJ, Best NJ, Carlin BP, Van Der Linde A. Bayesian measure of model complexity and fit. *J R Stat Soc Series B Stat Methodol* 2002; 64: 583-639.
- Stevick PT, Allen J, Clapham PJ, Katona SK, Larsen F, Lien J, Mattila DK, Palsboll PJ, Sears R, Sigurjónsson J, Smith TD, Vikingsson G, Oien N, Hammond PS. Population spatial structuring on the feeding grounds in North Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *J Zool* 2006; 270: 244-255.
- Sturtz S, Ligges UE, Gelman A. R2WinBUGS: A Package for Running WinBUGS from R. *J Stat Softw* 2005; 12: 1-16.
- Tanner MA, Wong WH. The calculation of Posterior Distribution by Data Augmentation. *J Am Stat Assoc* 1987; 82: 528-540.



Thomas A, O'Hara B, Ligges U, Sturtz S. Making BUGS Open. R J 2006; 6: 12-17.

Thomas L, Laake JL, Rexstad E, Strindberg S, Marques FFC, Buckland ST, Borchers DL, Anderson DR, Burnham KP, Burt ML, Hedley SL, Pollard JH, Bishop JRB, Marques TA. Distance 6.0 Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK; 2009. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>

Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ. Modeling Demographic Processes in Marked Populations. 1st ed. New York: Springer; 2009.

Wade PR. Bayesian Population Viability Analysis. In: Beissinger SR, McCullough DR. Population Viability Analysis. Chicago: University of Chicago Press; 1998. p. 213-238.

Walsh VM. Illegal Whaling for Humpbacks by the Sovietic Union in the Antarctic, 1974-1972. Journal of Environment and Development 1999; 8: 307-327.

Ward E, Zerbini AN, Kinas PG, Engel MH, Andriolo A. Estimates of population growth rates of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the wintering grounds off the coast of Brazil (Breeding Stock A). J. Cetacean Res. Manag. 2011; Special Issue 3: 145-149.

Wedekin LL, Engel MH, Azevedo A, Kinas PG, Andriolo A, Simões-Lopes PC. Density and abundance of the humpback whale in the Brazilian breeding ground (stock A): aerial survey, 2008. Working paper SC/62/SH28 presented to the Scientific

Committee at the 62nd Annual Meeting of the International Whaling Commission (IWC) 2010a, Agadir, Morocco.

Wedekin LL, Neves MC, Baracho C, Rossi-Santos MR, Engel MH. Site fidelity and movements of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the Brazilian breeding ground, southwestern Atlantic. *Mar. Mamm. Sci.* 2010b; 26: 787-802.

Wikle CK. Hierarchical Bayesian Models for Predicting the Spread of Ecological Processes. *Ecology* 2003; 84: 1382-1394.

Winn HE, Reichley NE. Humpback Whale *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781). In: Ridgway SH, Harrison SR, editors. *Handbook of Marine Mammals Volume 3: The Sirenians and Baleen Whales*. San Diego: Academic Press; 1985. p. 241-273.

Yablokov AV, Zemsky VA, Mikhalev YA, Tormoso VV, Berzin AA. Data on Sovietic Whaling in the Antarctic in 1947-1972 (Population Aspects). *Russian Journal of Ecology* 1998; 29: 38-48.

Zerbini AN, Andriolo A, Heide-Jorgensen MP, Pizzorno JL, Maia YG, VanBlaricom GR, DeMaster DP, Simões-Lopes PC, Moreira S, Bethlem C. Satellite-monitored movements of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Southwest Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2006; 313: 295-304.

Zerbini AN, Clapham PJ, Wade PR. Assessing plausible rates of population growth in humpback whales from life-history parameters. *Mar. Biol.* 2010; 157: 1225-1236.

Zerbini AN, Ward E, Engel MH, Andriolo A, Kinas PG. A Bayesian assessment of the conservation status of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the western South Atlantic Ocean (Breeding Stock A). J. Cetacean Res. Manag. 2011; Special Issue 3: 129-144.

Table 1. Summary of posterior for seven candidate models with respective mean Deviance ( $\hat{D}$ ), pD, DIC and  $\Delta$ DIC. Parameters point estimates are posterior means. Posterior standard deviation (SD  $N_p$ ) and 95% Credibility Interval (Cr.I.  $N_p$ ) are included. (1) model without covariates; (2) model with sea state effect; (3) model with cloud cover effect; (4) model with sighting cue effect; (5) model with observer effect; (6) model with visibility effect; (7) model with strata effect.

Models	Parameters					$\hat{D}$	pD	DIC	$\Delta$ DIC
	$\psi$	$\lambda$	$N_p$	SD $N_p$	Cr.I. $N_p$				
3 <sup>a</sup>	0.259	1.542	10007.74	3024.475	6394-17602	6504.309	1155.107	7659.416	0
2 <sup>a</sup>	0.259	1.542	10016.27	3048.186	6372-17588	6511.036	1154.056	7665.091	5.675
1	0.261	1.542	10029.18	3072.081	6367-17594	6508.316	1157.018	7665.334	5.918
4 <sup>b</sup>	0.266	1.542	10255.85	3163.881	6481-17839	6492.226	1173.894	7666.120	6.704
7 <sup>b</sup>	-	1.555	10179.29	3136.735	6491-17887	6602.064	1149.734	7751.798	92.382
5 <sup>b</sup>	0.256	1.555	10026.41	3022.257	6403-17608	6593.495	1194.338	7787.833	128.417
6 <sup>b</sup>	0.258	1.555	10025.99	3044.422	6387-17367	6595.761	1214.351	7810.112	150.696

a numeric variable; b factor variable

Table 2. Statistical significant covariates. For numeric covariates: 0 denotes non-significant coefficient (posterior credibility interval includes zero), + and – denote positive and negative effects, respectively (credibility intervals do not cover zero). For factor covariates: 0 denotes non-significant coefficient, \* denotes significance of some level over a base level.

<b>Variable</b>	<b>Cr.I. 95%</b>	<b>Cr.I. 80%</b>
Beaufort scale	0	0
Cloud cover	+	+
Sighting cue	*	*
Observer	0	*
Visibility	0	0
Strata	0	0

Table 3. Summary of group size (E(s)) and abundance (N) estimates from Distance for seven candidate models with respective AIC and  $\Delta$ AIC. (1) model without covariates; (2) model with sea state effect; (3) model with cloud cover effect; (4) model with sighting cue effect; (5) model with observer effect; (6) model with visibility effect; (7) model with strata effect.

<b>Models</b>	<b>Parameters</b>			<b>AIC</b>	<b><math>\Delta</math>AIC</b>
	E(s)	N	C.I. N		
4 <sup>b</sup>	1.679	14315	8257-24818	6034.5	0
5 <sup>b</sup>	1.656	13432	7751-23277	6066.2	31.7
3 <sup>a</sup>	1.6594	13037	7526-22584	6078.3	43.8
1	1.661	13056	7544-22596	6082.5	48
7 <sup>b</sup>	1.661	13056	7544-22596	6082.5	48
2 <sup>a</sup>	1.665	12988	7498-22498	6083.1	48.6
6 <sup>b</sup>	1.657	12923	7460-22385	6087.5	53

a numeric variable; b factor variable

Table 4. Summary of population size among 1995 and 2011.

<b>Study</b>	<b>Year</b>	<b>Method</b>	<b>N</b>	<b>CV</b>
Kinas and Bethlem, 1998	1995	Empirical Bayes mark-recapture	1,634	0.100
Freitas et al., 2004	1996-1997	Chapman-modified Petersen	1,848	0.310
Freitas et al., 2004	1998-1999	Chapman-modified Petersen	3,001	0.246
Zerbini et al., 2004 <sup>a</sup>	2000	Line transect (vessel)	620	0.335
Andriolo et al., 2006 <sup>b</sup>	2001	Line transect (flight)	2,229	0.310
Andriolo et al., 2010 <sup>b</sup>	2002	Line transect (flight)	3,396	0.140
Andriolo et al., 2010 <sup>b</sup>	2003	Line transect (flight)	3,661	0.130
Andriolo et al., 2010 <sup>b</sup>	2004	Line transect (flight)	5,354	0.130
Andriolo et al., 2010 <sup>b</sup>	2005	Line transect (flight)	6,405	0.120
Wedekin et al., 2010a <sup>b</sup>	2008	Line transect (flight)	9,330	0.160
Current study <sup>b</sup>	2011	Line transect (flight)	10,160	0.321

a Unknown fraction of Stock A.

b Corrected by  $g(0) = 0.67$ .

Figure 1. Locations of sightings of humpback whale pods (black dots) and transect lines (grey) along the Brazilian breeding ground from state of Sergipe ( $10^{\circ}8'S$ ) to state of Rio de Janeiro ( $23^{\circ}12'S$ ). The isobaths of 200m and 1000m are indicated.

Figure 2. Posterior distributions of  $N_p$  obtained through model with smallest DIC (model 3) (continuous line) and for the mixture model (dashed line).

Figure 3. Posterior means (dots) and 95% Credibility intervals for the logarithm of scale parameter  $\sigma$  modeled as function of Beaufort scale (1 to 4), cloud cover (%), sighting cue type (aerial, body and blow), observer (A to E) and visibility (bad, regular, good and excellent) and for  $\psi$  modeled as function of strata (A to F).

Figure 4. Standardized perpendicular distances truncated at 3km and fitted by a half-normal detection function in model 4 for its three factors (left to right): aerial (n=83), body (n=156) and blow (n=175). Continuous line is the mean detection probability; dashed lines are 0.025 and 0.975 quantiles specifying the 95% Credibility Interval.

Figure 5. Abundance estimates with respective intervals based on CVs from 1995 to 2011. Dark grey squares indicate estimates derived from mark-recapture analysis; light grey triangles indicate estimates derived from line-transect distance sampling analysis.

