

# MÉTODOS PARA ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS POPULACIONAIS POR CAPTURA, MARCAÇÃO E RECAPTURA

FERNANDEZ, F.A.S.

## Resumo:

As conclusões dos estudos de ecologia populacional são apenas tão confiáveis quanto as estimativas dos parâmetros nas quais se baseiam. No entanto, muitos ecólogos populacionais, no Brasil e no exterior, não tiram proveito dos eficientes métodos disponíveis para estimar parâmetros populacionais por Captura- Marcação-Recaptura (CMR). Esta revisão pretende ajudar a aproximar tais métodos dos ecólogos. Para populações fechadas - as invariantes durante o período de amostragem - há ampla variedade de métodos para estimar tamanho populacional (N), incluindo alguns bastante sofisticados que permitem lidar com o problema mais sério de CMR: variações de capturabilidade na população. Já os métodos para populações abertas (as que variam durante o período de amostragem) permitem estimar também taxas de sobrevivência e de recrutamento - além de N - através do relaxamento do pressuposto de população fechada. Em troca, os métodos de população aberta pagam o preço de uma menor sofisticação e menor precisão ao estimar N. Recomenda-se que estudos populacionais sigam o "design robusto" de Pollock, que combina as vantagens dos métodos de populações abertas e fechadas. Tendo-se N, estimar a densidade populacional está longe de ser trivial para qualquer organismo não sésil, mas vários métodos baseados nos padrões de movimento dos organismos são disponíveis. Já na estimativa de áreas de vida, é necessário um compromisso. Métodos de mapeamento fornecem uma caracterização mais tosca das áreas de vida que os métodos de Distribuição de Utilização. Por outro lado, os últimos exigem uma quantidade de dados que raramente é encontrada em estudos de campo, exceto os que usam radiotelemetria, uma técnica que também traz seus próprios problemas.

## Abstract:

"Methods for the estimation of population parameters by capture-mark-recapture."

The conclusions of studies on population ecology are just as reliable as the estimates of the parameters on which they are based. Nevertheless, many population ecologists, in Brazil and abroad, do not take advantage of the efficient methods available to estimate population parameters by Capture-Mark-Recapture (CMR). This review aims to help bringing those methods to the ecologists. For closed populations - which vary during the sampling period - there is a wide variety of methods to estimate population size (N), including some quite sophisticated ones, which are able to deal with CMR's most serious problem: unequal catchability within the population. The methods for open populations (the ones which vary along the sampling period) allow estimation of mortality and recruitment rates - besides N - by relaxing the assumption of closed population. On the other hand, open population methods pay the price of lower sophistication and precision in estimating N. The use of Pollock's "robust design", which combines the advantages of open and closed population methods, is recommended. Having N, estimating population density for non-sessile organisms is far from obvious, but several methods based on movement patterns are available. For estimating home range areas, a compromise is needed. Mapping methods represent home ranges with less detail than Utilization Distribution methods. On the other hand, the latter require amounts of data which are seldom available in field studies, except using radiotelemetry, a technique which also brings its own problems.

## Introdução

Muito da Ecologia de Populações diz respeito a estudar os efeitos de fatores ambientais e interações interespecíficas sobre parâmetros como tamanho populacional (N), densidade populacional, sobrevivência, recrutamento e áreas de vida. As conclusões de tais estudos, portanto, são apenas tão confiáveis quanto as estimativas destes parâmetros. Desde esforços pioneiros como o de Petersen (1896, *cit in* Begon, 1979), o desenvolvimento de técnicas para este tipo de estimativa em populações animais por captura-marcação-recaptura (CMR) gerou um vasto campo de pesquisa. Uma das mais abrangentes e lúcidas apreciações de tais métodos é o livro de G. A. F. Seber (Seber, 1982) e sua posterior atualização (Seber, 1986). Outras revisões úteis são encontradas em Begon (1979) e Krebs (1989).

É paradoxal notar, no entanto, que há um abismo entre os desenvolvimentos das técnicas de um lado, e sua aplicação em estudos práticos no outro. Montgomery (1987), por exemplo, verificou que em 204 estudos com roedores Holárticos em 1970-86, em apenas 20 (10%) os tamanhos populacionais foram utilizados usando estimadores probabilísticos por CMR. Em todos os restantes, usaram-se técnicas de enumeração (vide abaixo), apesar das severas críticas feitas ao uso de tais técnicas, mesmo para fins comparativos (Nichols & Pollock, 1983; Nichols, 1986). Na região Neotropical, ainda com pequenos mamíferos, a situação parece ser apenas um pouco melhor: de 42 estudos populacionais até 1989 (listados em Fernandez, 1989), 9 (21,4%) usaram estimadores probabilísticos. É provável que em alguns outros taxa, nos quais a obtenção de grandes números de capturas e recapturas seja mais fácil, a proporção de estudos utilizando técnicas CMR seja maior que em mamíferos. No entanto, certamente uma grande proporção dos estudos populacionais com qualquer táxon no Brasil e no exterior ainda se baseiam em técnicas de enumeração.

Conclui-se que métodos cada vez mais sofisticados e valiosos tem sido desenvolvidos, resolvendo vários problemas em estimação, mas em muitos casos é como se os autores de tais ferramentas estatísticas estivessem escrevendo uns para os outros, pois seus métodos raramente são usados nos estudos que visam resolver os mais importantes problemas conceituais e aplicados em Ecologia. Tal distanciamento não é bom para o desenvolvimento desta ciência.

O presente capítulo não pretende ser uma revisão extensiva de todos os métodos CMR disponíveis, mas apenas uma contribuição para ajudar a transpor o abismo entre, de um lado, os teóricos desenvolvendo métodos cada vez mais sofisticados, e de outro, a crescente comunidade de ecólogos brasileiros que necessitam estimar parâmetros populacionais no campo. Os métodos discutidos a seguir não representam uma visão balanceada do conjunto de técnicas existentes, uma vez que apresentam um desvio em favor das técnicas que se aplicam melhor a animais terrestres e capazes de frequente movimento, com ênfase em mamíferos. Tentei minimizar este "desvio taxonômico", mas é inevitável que um pouco tenha permanecido - o que talvez não seja assim tão mau. Mamíferos apresentam grandes

problemas para a estimativa de parâmetros populacionais, especialmente devido à complexidade do seu comportamento. Por isso, métodos usados para outros taxa podem ser completamente inadequados para se estimar parâmetros populacionais em mamíferos, enquanto o vice-versa com frequência não é verdadeiro.

### Métodos para estimar tamanho de populações fechadas

Populações fechadas, no contexto de estimativa de parâmetros populacionais, são aquelas nas quais não há nascimento, morte, emigração e imigração de indivíduos durante o período de amostragem que vai de  $i$  a  $(i + 1)$ , de modo que  $N_i = N_{i+1}$ . Ou seja, o tamanho de uma população fechada não se altera durante a sua amostragem.

Numa população aberta, por outro lado, considera-se que nascimento (B), morte (D), imigração (I) e emigração (E) estejam atuando durante o período de amostragem, de modo que  $N_{(i+1)} = N_i + B - D + I - E$ .

É importante não confundir estes conceitos com os conceitos *ecológicos* de população fechada (uma população onde *há* variação de números entre  $i$  e  $(i + 1)$  devido aos efeitos de nascimento e morte apenas, mas sem que haja imigração e emigração) e de população aberta (uma população onde além de nascimento e morte também ocorrem imigração e emigração).

#### *Métodos de calendário de capturas e de regressão*

Para estimar  $N_i$ , o aperfeiçoamento mais simples sobre a simples contagem dos indivíduos capturados é o uso de um Calendário de Capturas, popularizado por C. Krebs sob o nome de Minimum Number Known to be Alive (MNKA ou MNA, Krebs, 1966; ver também Flowerdew, 1976). Há confusão na terminologia: o método MNA é às vezes conhecido como enumeração ('enumeration'), embora certos autores (e.g. Flowerdew, 1976) considerem que num sentido estrito enumeração se refere à simples contagem dos indivíduos capturados. Já em MNA, a história de capturas (i.e. primeira captura + recapturas) de cada indivíduo é analisada ao longo de uma série de sucessivos eventos ( $i$ ) de captura. A estimativa de  $N_i$  é dada pelo número de indivíduos capturados em  $i$ , mais o número de indivíduos não vistos em  $i$ , mas capturados antes e depois de  $i$ .

População fechada é um pressuposto crucial de MNA: assume-se que os indivíduos não vistos em  $i$  estavam presentes na área de estudo e não foram capturados, e não que tenham emigrado e voltado. Portanto o método tem severas limitações se as amostragens são distantes no tempo, o que torna mais provável a ocorrência de emigração. A acurácia de MNA também depende fortemente da **capturabilidade** (i.e., a probabilidade de que um indivíduo presente na população durante a amostragem  $i$ , venha a ser capturado durante aquela amostragem):  $N_i$  é

subestimado se a capturabilidade é baixa. Hilborn *et al.* (1976) concluíram que o desvio negativo é pequeno ( $< 10\%$ ) se a capturabilidade é suficientemente alta ( $> 0.80$ ). Portanto o método seria adequado, se não para estimativas qualitativas precisas, pelo menos para comparações qualitativas (e.g., para identificar tendências estacionais numa flutuação populacional). Somando-se isto à desconfiança de alguns pesquisadores de que os pressupostos dos métodos probabilísticos (vide abaixo) não estejam sendo preenchidos, MNA tem sido ainda popular em estudos de taxa para os quais é difícil obter grandes números amostrais. No entanto, a acurácia de MNA não depende só da média da capturabilidade, mas é também inversamente relacionada com a sua variância (Jolly & Dickson, 1983); isto levou Nichols (1986) a criticar severamente o uso do método mesmo para fins comparativos entre estações ou espécies, uma vez que tanto a média como a variância da capturabilidade variam no tempo e entre espécies.

Há uma série de métodos para estimar  $N_j$  em uma população fechada por remoção, dos quais o de Hayne (modificado do de Leslie) é um dos mais conhecidos (Brower & Zar, 1984). Neste método, os animais capturados em cada amostragem  $i$  são removidos e é feita uma regressão linear entre o número de animais capturados a cada dia ( $y$ ) e o número de animais capturados previamente ( $x$ ). A inclinação da reta deve ser negativa (pois  $y$  deve diminuir à medida que a população vai sendo removida). O ponto onde a reta toca o eixo das abcissas fornece uma estimativa de  $N_j$ , e pode ser estimado pela análise de regressão sem que seja necessário remover todos os indivíduos. O método de Hayne tem dois pressupostos principais: que a população seja de fato fechada, e que todos os indivíduos tem a mesma probabilidade de serem capturados, independente de sexo, idade, etc - ou seja, a população está sendo amostrada aleatoriamente (o chamado pressuposto de **igual capturabilidade**). Estes pressupostos precisam ser válidos para que as estimativas obtidas sejam confiáveis. Além disso o método herda os requisitos de qualquer análise de regressão, e.g. em relação ao número mínimo de pontos necessário (ver, por exemplo, Zar, 1984). Outros métodos de remoção exigem menos períodos de amostragem que o de Hayne (método de Zippin, ver Brower & Zar, 1984) ou permitem admitir uma relação não linear entre  $y$  e  $x$  (métodos de Tanaka e de Martén; ver Seber, 1982).

É óbvio que métodos de remoção não se baseiam em marcação e recaptura, mas é pertinente mencioná-los aqui por causa da sugestão de Southern (1973) de que os mesmos métodos podem ser utilizados com CMR marcando os indivíduos a cada amostragem, e considerando-os removidos, ou seja, ignorando as recapturas no cômputo do parâmetro  $y$  acima. A regressão passaria a descrever a diminuição do número de indivíduos *não marcados* capturados a cada dia. A vantagem é que enquanto a remoção dos indivíduos induziria **efeito de borda** (a invasão da área de amostragem por indivíduos vindos de áreas adjacentes os quais 'inchariam' a estimativa de  $N_j$ ), deixá-los na área e ignorar as capturas minimizaria este problema. Como veremos na seção sobre densidades, o efeito de borda é uma das mais frequentes violações do pressuposto de população fechada. Um método que usa este princípio é o de chumavher & Eschmeyer (vide Krebs, 1989).

*A idéia básica dos estimadores probabilísticos.*

Por trás da maioria dos métodos estatísticos para estimativa de tamanhos populacionais por CMR há uma mesma idéia básica, que é a seguinte. Em um determinado momento  $i = 1$ , o pesquisador captura, marca e solta uma amostra de  $n_1$  animais, parte de uma população com um número desconhecido ( $N$ ). Em um momento posterior  $i = 2$ , o pesquisador captura uma segunda amostra, formada de  $n_2$  animais, dos quais  $m_2$  são marcados. É intuitivo pensar que se a proporção  $m_2 / n_2$  for alta, então em  $t_1$  o pesquisador já havia capturado e marcado uma alta proporção da população - e portanto  $N$  seria pouco maior que  $n_1$ . Conversamente, se  $m_2 / n_2$  for um valor baixo, então os marcados em  $n_1$  devem representar uma pequena proporção da população e portanto  $N \gg n_1$ . Para uma exposição mais completa e muito acessível da lógica envolvida na estimação de parâmetros por marcação e recaptura, vide Pollock (1986).

*O estimador de Lincoln-Petersen*

A expressão matemática mais simples do raciocínio descrito acima é o estimador de Lincoln-Petersen, que já havia sido usado por Laplace para estimar a população da França em 1783 (Seber, 1982) quando foi sugerido por C. Petersen em 1896 e popularizado por F. Lincoln a partir de 1930 (Begon, 1979). O estimador é dado por:

$$\frac{m_2}{n_2} = \frac{n_1}{N} \therefore N = \frac{n_1 \cdot n_2}{m_2} \quad (1)$$

O estimador (1) é por vezes chamado de "índice" de Lincoln-Petersen, mas esta é uma terminologia errônea pois índices se referem a abundâncias relativas, enquanto (1) estima abundância absoluta. A acurácia de uma estimativa populacional obtida pelo índice de Lincoln-Petersen depende de que sejam válidos três pressupostos;

(a) A população em questão é fechada, de acordo com a definição acima (isto implica que o intervalo entre as duas amostragens deve ser curto, a fim de minimizar a ocorrência de B, D, I e E);

(b) A marcação não modifica a probabilidade de um indivíduo ser capturado;

(c) Igual capturabilidade.

Para pequenas amostras ( $m_2 < 10$ ), e se  $n_2 \ll N$ , uma estimativa mais acurada é obtida por uma modificação de (1) proposta por Bailey (Begon, 1979):

$$N = \frac{n_1 \cdot (n_2 + 1)}{(m_2 + 1)} \quad (2)$$

O erro-padrão desta estimativa é dado por:

$$EP_N = \sqrt{\frac{n_1^2 \cdot (n_2 + 1) \cdot (n_2 - m_2)}{(m_2 + 1)^2 \cdot (m_2 + 2)}} \quad (3)$$

Se por exemplo capturamos 100 animais na primeira captura ( $n_1$ ), e 50 na segunda ( $n_2$ ), 5 dos quais estavam marcados ( $m_2$ ), temos:

$$N = \frac{100 \cdot (50 + 1)}{5 + 1} = \frac{5100}{6} = 850$$

O erro-padrão desta estimativa é:

$$EP_N = \sqrt{\frac{100^2 \cdot (50 + 1) \cdot (50 - 5)}{(5 + 1)^2 \cdot (5 + 2)}} = 301,8$$

Apesar de sua pouca sofisticação e de sua dependência dos pressupostos bastante restritivos descritos acima, o estimador de Lincoln-Petersen e sua modificação por Bailey são ainda amplamente utilizados. Além disso, a equação original (1), como veremos, é também usada como base para os estimadores em diversos métodos mais sofisticados, geralmente substituindo  $n_1$  pelo número de marcas em risco (ver próxima seção) na primeira amostragem.

Quando há mais de dois eventos de amostragem, pode-se usar o estimador de Schnabel, que consiste na média ponderada de vários estimadores calculados para dias sucessivos (Krebs, 1989).

#### *Lidando com variações de capturabilidade*

Um dos problemas que mais seriamente afeta MNA e os estimadores probabilísticos simples para populações fechadas, como Lincoln-Petersen, Bailey e outros menos usados (ver Begon, 1979), é a violação do pressuposto de igual capturabilidade (Otis *et al.*, 1978; Burham & Overton, 1979; Jolly & Dickson, 1983). De acordo com Otis *et al.* (1978), há três tipos básicos de violações a este pressuposto (se incluimos ausência de resposta à marcação como parte do pressuposto de igual capturabilidade):

(a) Probabilidades de captura variam, na população como um todo, com o **tempo** ao longo da sessão de amostragem: modelo Mt;

(b) Probabilidades de captura variam devido a respostas **comportamentais** à captura. Há dois tipos: animais já capturados podem ter menor ou maior capturabilidade do que os não capturados anteriormente ('trap shy' e 'trap happy' respectivamente). Modelo Mb (onde b representa 'behaviour');

(c) Probabilidades de captura variam dentro de uma população de acordo com características dos indivíduos (**heterogeneidade** entre sexos, entre idades, de acordo com status social etc): modelo Mh.

Naturalmente o pressuposto pode ser violado por mais de uma destas razões, atuando em conjunto, portanto há outros quatro tipos de violações, definidas pelas quatro combinações possíveis entre Mt, Mb e Mh. Em sua monografia de fundamental importância, Otis *et al.* (1978) analisaram a robustez dos vários modelos disponíveis para estimar N de populações fechadas, em face destas violações possíveis da igual capturabilidade. As suas conclusões, atualizadas pela revisão de Seber (1986), estão resumidas na Tabela 1; pode-se notar que não há ainda soluções adequadas para várias das violações possíveis do pressuposto de igual capturabilidade.

Tabela 1. Tipos de violações do pressuposto de igual capturabilidade (símbolos conforme definidos no texto acima) e métodos mais adequados para estimativa de tamanhos populacionais em cada situação. Adaptado de Otis *et al.* (1978), com acréscimos Caseados em Seber (1986).

Tipo de violação(ões)	Método recomendado
Mt	Darroch (1958)
Mb	Zippin
Mh	Nh (Burham & Overton, 1979)
Mtb	Não há solução
Mth	Não há solução
Mbh	Remoção generalizada (Otis <i>et al.</i> , 1978)
Mtbb	Não há solução

O método de remoção generalizada de Otis *et al.* (1978) não se baseia, como o nome parece sugerir, na remoção de todos os indivíduos. Baseia-se no teste de uma série de modelos de regressão possíveis (ao invés de apenas um) para descrever a redução no número de novas capturas a cada dia, escolhendo entre esses o modelo de melhor ajuste para estimar N. Este e todos os outros métodos indicados na Tabela 1 (à exceção do de Zippin) envolvem um grau de sofisticação matemática bem maior que estimadores simples como Lincoln-Petersen - o preço a pagar por nos permitirem relaxar um pressuposto - e descrevê-los detalhadamente aqui não é possível.

No entanto, o método Nh de Burham & Overton (1979), indicado para Mh, merece especial atenção, pois heterogeneidade de probabilidades de captura "parece ser um fato da vida" (Seber, 1986: 275) em muitas populações naturais. O método Nh é às vezes conhecido por "jackknife", nome da técnica estatística na qual se baseia. A técnica de jackknife usa sucessivas subamostragens da amostra inicial, e é empregada em estatística para redução de desvios sistemáticos ("bias"), entre outros fins (Miller, 1974; Peres-Neto, neste volume). Em Nh, por "jackknifing" são produzidos não um mas vários estimadores alternativos de N. Estimadores cada vez mais complexos vão gerando estimativas de N cada vez menos desviadas, mas ao custo de um erro padrão da estimativa (EP) cada vez maior. O método Nh permite

uma escolha do melhor estimador, i.e., aquele em que a relação entre o ganho pela redução do desvio e a perda pelo aumento de EP é maximizada. O estimador escolhido é o mais robusto em relação à heterogeneidade de probabilidades de captura (Mh). O método tem ainda a vantagem adicional de testar dois de seus próprios pressupostos principais: que a população seja fechada durante o período de amostragem e que as probabilidades de captura, embora possam variar entre indivíduos, não variem para cada indivíduo ao longo do tempo (o que caracterizaria a violação Mt, ao invés de Mh!).

O método Nh de Burham & Overton tem sido usado com sucesso para enfrentar o problema Mh, inclusive em dois estudos populacionais com pequenos mamíferos no Brasil (Vinicius, 1989; Fernandez, 1989).

A. Chao propôs recentemente um método para lidar com o problema Mh, alternativo ao Nh de Burham & Overton. O método de Chao parece ser vantajoso em relação a Nh se a maior parte dos animais são capturados apenas uma ou duas vezes, mas por outro lado é inferior se há muitos animais com múltiplas recapturas. Para os detalhes deste método, ver Chao (1988).

### Métodos para populações abertas

Em populações abertas, admite-se que durante o período de estudo ocorra variação de  $N_i$  devido a mortalidade (D) e recrutamento (B). Os métodos para populações abertas permitem estimar  $N_i$  em diversos momentos sucessivos ( $i = 1, 2, \dots, n$ , onde  $n =$  número de amostragens), mais a sobrevivência, ( $\phi$ , onde  $\phi = 1 - D$ ) e o recrutamento (B) entre cada par de amostragens sucessivas (i.e. entre  $i$  e  $i + 1$ ). No método de Fisher-Ford, a sobrevivência é considerada constante para todos os  $i$ 's, ou seja, um único valor de  $\phi$  é estimado para o estudo como um todo; outros métodos não fazem este pressuposto. De modo geral estes métodos não podem distinguir verdadeira mortalidade de emigração, nem recrutamento local de imigração; para uma possível solução para o primeiro problema, vide o método de Zeng & Brown, abaixo.

#### *O método de Jolly-Seber (JS)*

Este método é conhecido por alguns autores como Método Estocástico de Jolly ou como método de Cormack-Jolly-Seber (vide Begon, 1979, e Lebreton *et al.*, 1993). O método resultou de idéias complementares desenvolvidas independentemente por Jolly e por Seber (Jolly, 1965, Seber, 1965; Seber, 1982). Tal método é ainda o mais utilizado em estudos com populações abertas, permitindo estimar tamanhos populacionais, sobrevivência e recrutamento. Sejam:

$n_i$  = número de indivíduos capturados na amostra  $i$ .

$m_i$  = número de indivíduos já marcados, entre os capturados em  $i$  (ou seja, entre os  $n_i$ ).

$R_i$  = número dos  $n_i$  animais capturados, os quais foram soltos em  $i$  ( $R_i = n_i$  se todos os capturados tiverem sido soltos).

$r_i$  = número dos membros de  $R_i$  que foram recapturados pelo menos uma vez.

$(M_i - m_i)$  = número de animais marcados antes de  $i$ , *não vistos* em  $i$ .

$Z_i$  = número de membros de  $(M_i - m_i)$  que foram recapturados (posteriormente) pelo menos uma vez.

$M_i$  é o número de **marcas em risco**, isso é, o número de indivíduos marcados na população no momento  $i$ . Numa população aberta tal parâmetro não é conhecido e sua estimativa é um passo fundamental de JS.  $M_i$  é estimado por:

$$\frac{Z_i}{M_i - m_i} = \frac{r_i}{R_i} \quad \therefore \quad M_i = m_i + \frac{R_i \cdot Z_i}{r_i} \quad (4)$$

Este é um elegante análogo do raciocínio básico usado no estimador de Lincoln-Petersen (compare com a dedução de (1)), aqui usando a igualdade de proporções de indivíduos marcados entre os capturados após  $i$  e os não capturados após  $i$ .

A partir disso, a sobrevivência entre  $i$  e  $(i + 1)$  é dada pelo quociente entre o número de marcas em risco em  $(i + 1)$  e o total da população em  $i$ , ou seja:

$$\phi_{i, i+1} = \frac{M_{i+1}}{M_i - m_i + R_i} \quad (5)$$

O recrutamento entre  $i$  e  $i + 1$  é dado por:

$$B_{i, i+1} = N_{i+1} - \phi_{i, i+1} \cdot (N_i - n_i + R_i) \quad (6)$$

Os últimos dois termos dentro do parêntesis (i.e.,  $-n_i + R_i$ ) são necessários apenas para o caso em que alguns dos animais capturados em  $i$  não tenham sido soltos, i.e.,  $n_i$  diferente de  $R_i$ . Isto introduziria um desvio na estimativa de sobrevivência, o qual precisa ser corrigido por este fator. Observe que (6) fornece o recrutamento em número de indivíduos recrutados entre  $i$  e  $(i + 1)$ , mas este valor pode ser transformado em taxa de recrutamento (uma variável independente do tamanho de população) dividindo  $B_{i, i+1}$  por  $N_i$ .

A estimativa de tamanhos populacionais usa precisamente o mesmo raciocínio do estimador de Lincoln-Petersen:

$$\frac{m_i}{n_i} = \frac{M_i}{N_i} \quad \therefore \quad N_i = \frac{n_i \cdot M_i}{m_i} \quad (7)$$

O erro-padrão das estimativas de  $N_i$ ,  $\phi_i$  e  $B_i$  por Jolly-Seber é dado por:

$$EPN_i = \sqrt{N_i \cdot (N_i - m_i) \cdot \left\{ \frac{M_i - m_i + r_i}{M_i} \cdot \left( \frac{1}{Z_i} - \frac{1}{r_i} \right) + \frac{1}{m_i} - \frac{1}{n_i} \right\}} \quad (8)$$

$$EP_{\phi_i} = \sqrt{\frac{(M_{i+1} - m_{i+1}) \cdot (M_{i+1} - m_{i+1} + r_{i+1})}{(M_{i+1})^2} \cdot \left(\frac{1}{Z_{i+1}} - \frac{1}{r_{i+1} + 1}\right) + \frac{M_i - m_i}{M_i - m_i + r_i} \cdot \left(\frac{1}{Z_i} - \frac{1}{r_i}\right)} \quad (9a)$$

$$EP_{B_i} = \left( \frac{(M_{i+1} - m_{i+1}) \cdot (M_{i+1} - m_{i+1} + r_{i+1})}{(M_{i+1})^2} \cdot \left(\frac{1}{Z_{i+1}} - \frac{1}{r_{i+1} + 1}\right) + \frac{M_i - m_i}{M_i - m_i + r_i} \cdot \left(\phi_i \cdot r_i \left[\frac{n_i}{m_i} - 1\right]\right)^2 \right)^{1/2} \quad (9b)$$

$$\left( \left(\frac{1}{Z_i} - \frac{1}{r_i}\right) + \frac{(N_i + m_i)(N_i + 1 - B_i)(1 - \phi_i) \left(1 - \frac{m_i}{n_i}\right)}{M_i - m_i + r_i} + \frac{N_i + 1(N_i + 1) \left(1 - \frac{m_i + 1}{n_i + 1}\right)}{m_i + 1} + \frac{\phi_i^2 N_i(N_i - m_i) \left(1 - \frac{m_i}{n_i}\right)}{m_i} \right)$$

O método de Jolly-Seber compartilha os pressupostos (b) e (c) (mas obviamente não o (a) !) de Lincoln-Petersen. Além disso, embora naturalmente admita que a sobrevivência varie ao longo do tempo, JS pressupõe que  $\phi$  seja independente da idade, ou seja, num dado momento indivíduos de classes etárias diferentes devem ter a mesma probabilidade de morte.

Para ilustrar JS, a vamos apresentar um exemplo numérico simples da estimativa de parâmetros por este método, usando dados reais (Tabela 2).

Tabela 2. Dados de capturas do roedor *Akodon cursor* na restinga de Barra de Maricá, RJ, de julho de 1988 a março de 1990, e estimativas correspondentes de tamanhos populacionais ( $N_i$ ), sobrevivência ( $\phi_{i, i+1}$ ) e recrutamento ( $B_{i, i+1}$ ) pelo método de Jolly-Seber (Cerqueira *et al.*, 1993). Símbolos como definidos no texto.

i	$n_i$	$m_i$	$R_i$	$r_i$	$Z_i$	$M_i$	$\phi_{i, i+1}$	$B_{i, i+1}$	$N_i$
1	18	0	18	9	-	0	0,59	-	-
2	26	8	24	9	1	10,67	0,41	0,28	34,68
3	19	9	14	7	1	11,00	0,73	1,02	23,22
4	19	6	17	6	2	11,67	0,35	0,21	36,95
5	20	8	19	9	0	8,00	0,47	0,40	20,00
6	17	9	14	10	0	9,00	0,71	0,24	17,00
7	14	10	14	0	2	10,00	-	-	14,00
8	5	2	5	-	-	-	-	-	-

Para  $i = 2$ , por exemplo, (5), (6) e (7) ficam, respectivamente:

$$\phi_{i, i+1} = \frac{11,00}{(10,67 - 8 + 24)} = 0,41$$

$$B_{i, i+1} = 23,22 - 0,41 \cdot (34,68 - 26 + 24) = 9,82 \quad \therefore \frac{9,82}{34,68} = 0,28$$

$$N_i = \frac{26 \cdot 10,67}{8} = 34,67$$

Observe-se que em JS várias estimativas não podem ser obtidas para os intervalos iniciais e finais: sobrevivência não pode ser estimada nos dois últimos intervalos, nem recrutamento no primeiro e nos dois últimos, nem tamanho populacional no primeiro e no último. Portanto, ao se planejar um estudo onde se deseja estimar estes três parâmetros por JS para um período determinado, é necessário programar três intervalos extras de amostragem (um antes e dois depois) além daqueles para os quais se quer os parâmetros estimados.

Um detalhe frequentemente ignorado é que o intervalo entre amostragens frequentemente não é igual; por exemplo, pode haver 28 dias entre a sessão de captura do mês 1 e a do mês 2, e 35 dias entre as sessões dos meses 2 e 3. Este tipo de diferença, se pronunciada como no exemplo acima, faz com que as estimativas de sobrevivência e recrutamento obtidas para diferentes intervalos (não só por JS como por qualquer outro método para populações abertas) não sejam estritamente comparáveis. Para o caso de taxas de sobrevivência, partindo-se do pressuposto de que a sobrevivência seja constante ao longo do intervalo entre  $i$  e  $(i + 1)$ , a proporção de animais sobreviventes deve diminuir ao longo do tempo seguindo uma função exponencial negativa. Neste caso pode ser usada a seguinte correção (Fernandez, 1993):

$$\phi_d = e^{s \cdot d} \quad \therefore \quad s = \frac{\ln \phi_d}{d} \quad (10)$$

Por exemplo,  $\phi_{30} = e^{30 \cdot s}$

Onde:

$\phi_d$  = taxa de sobrevivência em um período de  $d$  dias

$s$  = taxa de sobrevivência diária

$d$  = número de dias que compõe o intervalo

$\phi_{30}$  = taxa de sobrevivência expressa como uma taxa num intervalo padronizado de 30 dias.

### *Algumas alternativas*

Naturalmente, Calendários de Captura podem ser utilizados para análise de populações abertas, permitindo estimar (além de  $N_i$ ),  $\phi_i$  e  $B_i$  através de simples enumeração de indivíduos desaparecendo e aparecendo na população.  $N_0$  entanto, é possível demonstrar que tal método é inferior ao de Jolly-Seber em praticamente qualquer circunstância (Nichols & Pollock, 1983). Mas há alternativas mais defensáveis. Entre os restantes métodos para populações abertas, os mais frequentemente usados como alternativa a JS são os de Fisher-Ford e Manly-Parr.

No método proposto por Fisher & Ford em 1947 (ver Begon, 1979), assim como em JS, a estimativa de tamanhos populacionais é dada por uma modificação do estimador de Lincoln-Petersen, e o passo chave para estimativa deste parâmetro e dos demais (i.e. sobrevivência e recrutamento) é estimar o número de marcas em risco, o que porém segue um procedimento muito diverso do de Jolly-Seber. Embora Fisher-

Ford permita várias estimativas de tamanho populacional em diferentes momentos ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) separados por intervalos de tempo nos quais se admite mortalidade e recrutamento (o que o caracteriza como um método de populações abertas), ele assume que a taxa de sobrevivência seja constante ao longo de todo o período considerado no estudo, ou seja para qualquer  $i$ . Fisher-Ford tem vantagem em relação a JS ou Manly-Parr em estudos longos em que haja poucos dados de recaptura - justamente porque o método agrupa todos os dados para obter uma única estimativa de taxa de sobrevivência (Begon, 1979). Por outro lado, Fisher-Ford é seriamente contra-recomendado para estimativas em populações naturais onde tal parâmetro sofra muita variação temporal.

O método de Manly & Parr (1968, *cit in* Begon, 1979) admite variações temporais na taxa de sobrevivência. As estimativas de tamanho populacional e de sobrevivência neste método são baseadas em um raciocínio bastante simples; o tamanho populacional no momento  $i$  é dado por:

$$N_i = \frac{n_i}{p_i} \quad (11)$$

A taxa de sobrevivência entre  $i$  e  $(i + 1)$  é estimada por:

$$\phi_i = \frac{a_{i, i+1}}{r_i (p_i + 1)} \quad (12)$$

E o recrutamento no mesmo intervalo é estimado por:

$$B_i = N_{i+1} - \phi_{i, i+1} \cdot N_i \quad (13)$$

Onde:

$n_i$  = número de indivíduos capturados na amostra  $i$

$p_i$  = proporção estimada da população que é capturada na amostra  $i$

$a_i$  = número de indivíduos capturados em ambas as amostras  $i$  e  $i + 1$

$r_i$  = número de indivíduos marcados liberados na amostra  $i$  (geralmente  $r_i = n_i$ )

$p_{i+1}$  = proporção de  $r_i$  que é recapturada em  $(i + 1)$

O estágio chave do método de Manly-Parr é a estimativa de  $p_i$ , o qual é o estimador de capturabilidade. Este passo, no entanto, é dependente da maneira muito peculiar pela qual os dados são tabulados neste método e não pode ser satisfatoriamente explicada sem referência a um exemplo detalhado (Begon, 1979: 38). Portanto, para mais detalhes dos procedimentos deste método, o leitor é referido a Begon (1979: 38-42) ou Seber (1982: 233-7). A complicada tabulação pode ser evitada, no entanto, usando programas que calculam Manly-Parr a partir dos dados brutos, e.g. o programa CMR desenvolvido por E. Le Boulengé (Le Boulengé, 1985, 1987).

Os pressupostos de Manly-Parr são similares aos de Jolly-Seber, com uma importante exceção: ao contrário de JS, Manly-Parr não presume que a taxa de

sobrevivência seja independente da idade dos indivíduos (Begon, 1979). Esta é uma vantagem importante porque as taxas de sobrevivência quase sempre são dependentes (e com frequência fortemente dependentes) da idade. Por isso Manly-Parr pode ser preferível a JS em casos onde a sobrevivência varia *muito* com a idade, nos quais JS tende a superestimar tanto  $N_i$  como  $\phi$ . Tais casos ocorrem por exemplo em pequenos mamíferos territoriais onde a mortalidade dos indivíduos jovens, que ainda não garantiram um território, é muito mais elevada que a dos adultos estabelecidos (Fernandez, 1993). JS é bastante robusto se a dependência de idade nas taxas de sobrevivência *não é muito forte*, mas é muito afetado se a sobrevivência difere entre animais marcados e não marcados, ou se a *capturabilidade* é dependente de idade (Begon, 1979). Além disso, JS subestima  $N_i$  se a capturabilidade de animais marcados é maior que a de não marcados, embora tal diferença afete muito pouco as estimativas de  $\phi_i$  (Nichols *et al.*, 1984). Seber (1982: 223-32) fornece métodos para testar se os pressupostos de JS estão ou não sendo atendidos na população sob estudo.

Por outro lado, Manly-Parr também tem suas desvantagens. Para que estimativas confiáveis possam ser obtidas, é preciso que uma alta proporção da população seja capturada ( $> 40\%$ ) e que haja um número maior de indivíduos capturados várias vezes do que o requerido por JS (Begon, 1979). O parâmetro crucial é  $W_i$ : o número de indivíduos capturados em  $i$ , os quais haviam sido capturados antes de  $i$  e serão capturados de novo depois de  $i$ . Para que o método de Manly-Parr produza estimativas confiáveis para um dado  $i$ ,  $W_i$  deve ser maior que 10.

A escolha entre Jolly-Seber e Manly-Parr portanto nem sempre é simples, devendo como vimos obedecer a considerações sobre a resposta da sobrevivência e da capturabilidade à idade e à marcação, e a considerações sobre os números amostrais. Nem sempre dispomos de todas as informações necessárias para tomar a decisão mais correta possível, mas felizmente os dois métodos com frequência resultam em estimativas muito similares de  $N_i$ ,  $\phi_i$  e  $B_i$ , desde que seus respectivos pressupostos não sejam gravemente violados (ver Seber, 1982: 236).

#### *A modelagem da sobrevivência e as generalizações de Jolly-Seber*

De modo geral, há três tipos de dados que se prestam à estimativa de taxas de sobrevivência: (a) registro completo de sobreviventes e mortes, como em algumas populações humanas; (b) registro incompleto de mortes (e.g. recuperação de anilhas em aves encontradas mortas); (c) registro incompleto de sobreviventes. A situação (c) é a mais relevante para os estudos CMR, e a estimativa de sobrevivência em tais casos é provavelmente o campo dentro de análise de parâmetros populacionais que tem sofrido mais explosivo desenvolvimento nos últimos anos.

Grande parte desse desenvolvimento vem de modelagem de sobrevivência em uma série de situações, e do subsequente uso de tais modelos para permitir generalizações do método de Jolly-Seber (Lebreton *et al.*, 1993). JS, com seu raciocínio simples e sólido, é ainda a base mas os aperfeiçoamentos possíveis são

muitos. Por exemplo, foram propostos modelos para a maneira como sobrevivência e capturabilidade são afetados pela idade dos indivíduos; modelos com probabilidades de captura diferindo após cada captura; e modelos nos quais probabilidades de sobrevivência e de captura podem variar entre diferentes grupos de indivíduos. Tais modelos permitem entender melhor como JS é afetado pela violação de seus pressupostos. Também permitem estimativas mais parsimoniosas, pois incorporam variações de parâmetros ao estimador, ao invés de ter a constância de tais parâmetros como pressupostos. Assim, tais generalizações de JS - ainda pouco usadas na prática - permitem contornar o problema de pressupostos restritivos do método e obter estimativas menos desviadas (i.e. mais acuradas) e mais precisas das taxas de sobrevivência em uma grande variedade de situações (Lebreton *et al.*, 1993).

### *Como distinguir morte de emigração?*

Um dos problemas mais persistentes no estudo de populações abertas é como distinguir morte de emigração permanente. Não se pode dizer que este problema esteja resolvido, mas uma engenhosa solução foi proposta por Zeng & Brown (1987). O método se aplica apenas a um tipo de design experimental: estudos CMR realizados usando várias grades, cada grade composta por uma série de linhas e colunas de pontos de captura. É preciso que as distâncias entre pontos de captura dentro de cada grade sejam padronizadas, e que sejam conhecidas as distâncias e ângulos entre cada grade. Computa-se a distribuição de frequências de movimentos de diferentes distâncias efetuados pelos indivíduos dentro de cada grade e entre grades. A partir desta distribuição de frequências e do espaçamento entre armadilhas e entre grades, calcula-se a probabilidade de que um indivíduo tenha movido para pontos *não amostrados* por nenhuma das grades, e sobrevivido lá ( $S_f$ ; obs: minha terminologia). A sobrevivência de indivíduos *dentro* das grades, estimada simplesmente pela proporção de indivíduos recapturados, é  $S_g$ . A taxa de sobrevivência total (i.e. indivíduos sobrevivendo dentro das grades + os que emigraram mas sobrevivem) é dada por  $S_g + S_f = S_t$ . A mortalidade real (D) é dada por  $D = 1 - S_t$ . Os cálculos necessários, embora simples, são longos e tediosos e não cabe detalhá-los aqui. Se pelo exposto acima o leitor supõe que o método é adequado ao seu caso, o artigo de Zeng & Brown (1987) é indicado para os detalhes dos cálculos; infelizmente os autores não mencionam nenhum programa que faça tais computações.

### **Tirando o melhor de dois mundos: o "design robusto" de Pollock**

O leitor observador pode ter notado que, em contraste com os métodos bastante sofisticados disponíveis para a estimativa de tamanhos populacionais em populações fechadas, os métodos disponíveis para estimar  $N_i$  em populações abertas são toscos. Frequentemente (e.g., JS) tais estimadores de  $N_i$  são apenas variações para populações abertas de Lincoln-Petersen, o mais simples dos estimadores

probabilísticos de populações fechadas. Este contraste ocorre porque, para um dado nível de precisão e acurácia dos métodos, geralmente há um compromisso entre pressupostos que podem ser relaxados e outros que precisam ser assumidos. No caso, o preço a pagar por levar em conta mortalidade e recrutamento em populações abertas é que o estimador de  $N_i$  tem que fazer um outro pressuposto altamente restritivo: o de igual capturabilidade, condição para a validade de Lincoln-Petersen. Como vimos, tal pressuposto frequentemente é violado na natureza e nestes casos as estimativas Jolly-Seber de  $N_i$  (embora não as de  $\phi_i$ ) não são robustas. JS seriamente subestima  $N_i$  se o pressuposto de igual capturabilidade sofre as violações  $M_h$  (Pollock, 1982) ou  $M_b$  (Nichols *et al.*, 1984).

Chegamos então ao seguinte impasse. O problema de capturabilidade desigual ao estimar  $N_i$  só pode ser solucionado com métodos para populações fechadas, que pressupõe períodos de amostragem curtos. No entanto em muitos casos queremos fazer estudos populacionais longos, estimando sobrevivência e recrutamento, o que só pode ser feito por métodos para populações abertas, cuja complexidade intrínseca virtualmente impede a incorporação de soluções desse tipo. O que fazer?

Pollock (1981, 1982) argumentou que a absoluta dicotomia entre populações abertas e fechadas é artificial, e propôs um tipo de plano de estudos populacionais que permite combinar as vantagens dos dois tipos de métodos. Considere a representação de um estudo CMR mostrada na Tabela 3.

Tabela 3. Representação de um estudo de Captura-Marcção-Recaptura, onde há  $K$  períodos primários de captura, cada qual composto por  $L$  períodos secundários de captura. A separação entre cada período primário de captura é muito maior que a separação entre cada período secundário; por exemplo, os períodos primários seriam excursões mensais de amostragem, e os secundários, dias de captura dentro de cada excursão. Adaptado de Pollock, 1982.

Períodos primários de captura	1	2	...	$K$
Períodos secundários de captura	1, 2, ..., $L$			

Pollock propôs que os métodos de populações fechadas propostos por Otis *et al.* (1978) sejam usados para estimar tamanhos populacionais *dentro* de cada período primário de captura, e os métodos de populações abertas, como Jolly-Seber, sejam usados para estimar sobrevivência e recrutamento *entre* cada período primário e o seguinte. Para as estimativas de tamanhos populacionais, usa-se como diferentes capturas cada período secundário dentro de um período primário; para estimar sobrevivência e recrutamento, reúne-se todos os dados de cada período primário como uma só "captura". É preciso que a duração de cada período primário seja curta em relação à separação entre os diferentes períodos, a fim de que o pressupostos feitos em cada caso (população fechada e aberta respectivamente) possam ser válidos. Como as estimativas de  $\phi_i$  e  $B_i$  são menos dependentes do pressuposto de igual capturabilidade que as de  $N_i$ , o "design" é considerado robusto em relação a

violações deste pressuposto. Nichols *et al.* (1984) e Fernandez (1989) já usaram com sucesso o design de Pollock em estudos com pequenos mamíferos na América do Norte e no Brasil respectivamente, em ambos os casos utilizando o  $N_h$  de Burham & Overton para estimar  $N_i$  e Jolly-Seber para estimar  $\phi_i$  e  $B_j$ .

### Estimando densidades populacionais

A expressão densidade populacional às vezes é usada, mesmo na literatura científica, como um simples sinônimo de tamanho populacional, ou seja, o número de indivíduos presentes em uma população. Este, porém, é um uso errôneo da expressão, pois densidade populacional é o número de indivíduos *por unidade de área*. Em muitos casos, pode ser essencial para um estudo de populações que se estime densidade, e não apenas tamanho populacional. Para isso é preciso que estimemos não apenas  $N$  como também a área sobre a qual tal população se distribui - i.e. a **área efetiva de amostragem** (AEA). Este pode parecer um problema trivial, mas está muito longe disso; na verdade é um dos problemas mais complexos em estimativa de parâmetros populacionais (Tanaka, 1980).

Vamos supor que estamos conduzindo um estudo CMR usando um design de amostragem que cubra uma certa área - por exemplo, uma grade (conjunto de linhas e colunas) de pontos de amostragem. A expectativa ingênua é que a densidade fôsse  $N$  dividido pela área coberta pela grade,  $A$  (e frequentemente tal expectativa ingênua é apresentada na literatura como se fôsse uma estimativa válida de densidade). No entanto, para qualquer animal que faça movimentos (i.e. a maioria dos taxa), é extremamente improvável que tal expectativa seja válida, por causa do efeito de borda: a área de amostragem tende a ser invadida por indivíduos vindos de áreas adjacentes. AEA corresponderia então à área da grade mais uma faixa de largura  $L$ , dentro da qual os indivíduos também estão sendo amostrados. O  $N$  estimado corresponde a uma área muito maior que a da grade, logo a "estimativa ingênua" superestima gravemente a densidade (ver Wilson & Anderson, 1985). Este desvio é tanto maior quanto maior for a relação entre os movimentos dos animais e a área da grade.

Há formas de minimizar o efeito de borda através do próprio planejamento correto da amostragem. Por exemplo, grades de pontos de amostragem devem ser tão grandes quanto possível em relação aos movimentos efetuados pelos animais, e devem ser de forma quadrada (pois os animais entram pelos lados e entre as figuras geométricas fáceis de trabalhar no campo, o quadrado é aquela que minimiza a relação perímetro / área).

Ainda assim, algum efeito de borda deve persistir. Como então estimar AEA de forma a obter uma estimativa acurada da densidade? Há três abordagens principais, descritas a seguir.

*Estimativa da faixa externa: método de Dice (ver Tanaka, 1980)*

A área de vida média dos animais (ver próxima seção) é estimada e usada para estimar a largura (L) da faixa a ser adicionada. Para este fim, a área de vida estimada (Av) é considerada como um círculo cujo raio (r) é estimado da seguinte forma:

$$Av = \pi \cdot r^2 \quad \therefore \quad r = \sqrt{\left(\frac{Av}{\pi}\right)} \quad (14)$$

Se temos uma grade quadrada de lado x (tal que sua área =  $x^2$ ), densidade (Dens) é dada por:

$$AEA = (x + 2 \cdot L)^2 = (x + 2 \cdot r)^2 = \left(x + 2 \cdot \sqrt{\left(\frac{Av}{\pi}\right)}\right)^2 \quad (15)$$

$$Dens = \frac{N}{AEA} \quad (16)$$

O método de Dice é tosco, pois faz um pressuposto muito restritivo sobre a forma das áreas de vida, que raramente são bem descritas por um círculo (ver seção 6). Apesar disso, é popular em estudos com taxa muito móveis, especialmente pequenos mamíferos, e foi ainda considerado por Tanaka (1980) como o método mais efetivo para estimar AEA entre os disponíveis até aquela data. Há também variações que se baseiam em distâncias médias movidas entre capturas sucessivas de um mesmo indivíduo (e.g., Wilson & Anderson, 1985).

#### *Subgrades concêntricas ("nested subgrids")*

Esta abordagem, introduzida por Otis *et al.* (1978), se baseia em usar a informação da parte externa das grades para estimar o efeito de borda. Há toda uma variedade de métodos deste tipo; um dos mais interessantes é o de Schroder (1981). Este método usa a força do adversário contra ele mesmo: as próprias consequências do efeito de borda sobre a distribuição espacial das capturas são usadas para estimar AEA. Imagine uma grade quadrada de pontos de captura como uma série de linhas quadradas, concêntricas, de armadilhas. O raciocínio é que devido ao efeito de borda o sucesso de captura deve ser mais alto em pontos de captura situados nas linhas externas de uma grade, do que nos pontos situados nas linhas internas. O sucesso relativo de cada linha concêntrica de armadilhas é dado por:

$$R_i = \frac{c_i \cdot T}{C \cdot t_i} \quad (17)$$

Onde:

$R_i$  = índice de efeito de borda para a linha  $i$

$T$  e  $t_i$  = esforço de captura (número de armadilhas colocadas), total e na linha  $i$  respectivamente.

$C$  e  $c_i$  = número de capturas, total e na linha  $i$  respectivamente.

Se  $R_i > 1$ , a linha  $i$  tem uma eficiência de captura maior que a média. Em grades com efeito de borda, deve ser comum que  $R_i > 1$  em linhas externas e  $R_i < 1$  em linhas internas. Neste caso, AEA de cada *linha* externa deve ser dada por:

$$AEA_i = \frac{R_i \cdot A_i}{R_{\text{mínt}}} \quad (18)$$

Onde:

$R_{\text{mínt}}$  =  $R$  médio de todas as linhas mais internas que  $i$  (mesmo se alguma tiver  $R_i > 1$ );

$A_i$  = área amostrada pelas armadilhas na linha  $i$  (assume-se que cada armadilha amostra até metade da distância que vai até a armadilha seguinte).

Naturalmente, AEA para grade como um todo é simplesmente  $AEA = \sum AEA_i$ , e a densidade é calculada como em (16). Uma sutileza é que o método de Schroder requer de qualquer forma uma grade grande em relação aos movimentos dos animais, justamente porque se não for assim os animais se moveriam *tanto* que alcançariam as linhas internas, aumentando o  $R_i$  destas e portanto tornando impossível detectar qualquer padrão.

### *Linhas de avaliação ("assessment lines")*

Esta abordagem consiste em usar grades cortadas por uma ou mais linhas de pontos de amostragem, formando um desenho como o de uma aranha onde o "corpo" é a grade e as "patas" são as linhas de avaliação (ver O'Farrell *et al.*, 1977). A idéia é que em estudos CMR a proporção de animais marcados dentro da grade deve diminuir ao longo das linhas, à medida que se aumenta a distância para a grade. Quanto mais abrupta esta diminuição, menor a AEA; uma função que permita quantificar a redução da proporção de indivíduos marcados na grade, à medida que se afasta desta, permite quantificar AEA. Isto pode ser feito de várias maneiras, e os vários métodos dependem muito das características do "design" experimental específico, de modo que seria impossível cobrir todos eles aqui; boas revisões são encontradas em Tanaka (1980) e Seber (1982). Por vezes tais métodos envolvem estimativa da extensão média dos movimentos entre capturas ou das áreas de vida. Neste caso são na verdade variações do método de Dice, diferindo apenas em que as estimativas de tais parâmetros se baseiam também nos dados das linhas de avaliação, em complemento aos da grade.

## Áreas de vida

Área de vida foi definida por Burt (1943) como a "área utilizada por um indivíduo para suas atividades normais de forrageamento, alimentação e cuidado com a prole". "Saídas ocasionais" fora desta área foram explicitamente excluídas. Esta definição claramente envolve um alto grau de subjetividade a respeito do que sejam "atividades normais" e "saídas ocasionais". Em função disso, a tendência é que a definição de Burt venha sendo substituída por definições probabilísticas, mais precisas, baseadas em funções de Distribuição de Utilização (DU); tais funções referem-se à distribuição (geralmente bidimensional) de frequências de posições de um animal (Worton, 1987). Área de vida é então definida como uma região de confiança (uma versão bidimensional de intervalo de confiança) dentro da qual devem estar uma porcentagem fixa (geralmente 95%) das localizações do animal; esta região é estimada a partir da DU do indivíduo (Van Winkle, 1975, *cit. in* Worton, 1987).

### *Métodos de mapeamento: mínimo polígono convexo*

Os métodos de mapeamento usam diretamente as posições conhecidas de capturas (ou localizações) de um indivíduo para estimar as áreas de vida. O mais conhecido é o do Mínimo Polígono Convexo ou MPC (Jennrich & Turner, 1969). Apesar de uma das mais simples, MPC é ainda uma das técnicas mais usadas para estimativa de áreas de vida (Harris *et al.*, 1990). Consiste em traçar uma linha poligonal unindo os pontos de captura de um indivíduo registrados numa grade de pontos de captura; a estimativa de área de vida é a área circundada por este polígono. A única condição é que todos os pontos sejam unidos por linhas formando ângulos internos (os ângulos dentro do polígono) obtusos - isto define o polígono como convexo, i.e., sem reentrâncias. É preciso que a área da grade de pontos de captura seja muito maior que as áreas de vida a serem estimadas; de outro modo MPC irá subestimar drasticamente as áreas de vida. Às vezes, ao longo de todo o polígono calculado por MPC é adicionada uma faixa externa correspondente à metade do espaçamento entre pontos de captura adjacentes (Flowerdew, 1976). A justificativa deste procedimento é que quando um indivíduo é capturado em um ponto mais externo de sua área de vida, não se sabe se ele veio do interior ou do exterior do polígono. Portanto a única suposição razoável a fazer sobre a localização real do indivíduo antes da captura é que ele estava mais perto do ponto onde foi capturado que do ponto seguinte, ou seja, dentro da faixa mencionada. Estimativas de áreas de vida por MPC (assim como por vários outros métodos alternativos de mapeamento) podem ser calculadas pelo programa público McPAAL, do U.S. Fish and Wildlife Service (Stuwe & Blowowiak, 1985).

O método MPC tem como pressuposto que as localizações sucessivas de um indivíduo sejam estatisticamente independentes - o que implica que elas devam ser separadas no tempo o bastante para cada nova localização seja pouco influenciada pela anterior. Caso este pressuposto seja violado, as áreas de vida podem ser

seriamente subestimadas (Swihart & Slade, 1985). Estimativas por MPC são também fortemente dependentes do número de capturas obtidas. Normalmente, à medida que se acumulam capturas de um mesmo indivíduo, a área de vida estimada tende a aumentar cada vez mais devagar, até alcançar uma assíntota. O valor desta assíntota é uma estimativa confiável da área de vida (ver Harris *et al.*, 1990). Por outro lado, se as estimativas de área de vida continuam crescendo a cada nova captura, então o pesquisador necessita obter mais capturas para conseguir resultados confiáveis.

MPC tem uma série de vantagens. Em relação a um concorrente tradicional, os métodos que assumem uma área de vida elipsoidal e estimam a área a partir dos parâmetros desta elipse, como o de Mazurkiewicz (Tanaka, 1980), MPC é mais acurado, pois as elipses tendem a superestimar muito as áreas de vida (E. Le Boulengé, comunicação pessoal). Por ser tão usado, MPC é uma das técnicas mais comparáveis com outros estudos; é também um dos poucos métodos que fornece resultados comparáveis entre estudos por grades e por radiotelemetria (Jones, 1983, *cit. in.* Harris *et al.*, 1990). É ainda robusto para comparações quando o número de capturas é baixo, desde que seja similar em todos os casos a serem comparados. Por outro lado, estimativas por MPC, além de dependerem do tamanho da grade, são desproporcionalmente influenciadas pelas localizações mais externas, as quais podem fazer com que o polígono inclua áreas efetivamente não utilizadas. Uma outra limitação é que por métodos de polígono, como MPC, não fornecem nenhuma indicação de que partes da área de vida são mais ou menos utilizadas. Para isto é preciso recorrer a métodos de Distribuição de Utilização.

### *Métodos probabilísticos: distribuição de utilização*

Os métodos probabilísticos buscam estimar a probabilidade de ocorrência do animal em cada ponto do espaço, i.e., sua DU. Em sua versão mais simples, tais métodos presumem que o padrão de uso do espaço de um indivíduo seja bem descrito por uma distribuição de probabilidades particular, centrada num "centro de atividade" (ver revisão em Harris *et al.*, 1990). Assume-se que as várias capturas de um mesmo indivíduo sejam eventos estatisticamente independentes. Entretanto, frequentemente o ajuste a tais distribuições teóricas não é bom, nem o centro de atividade não corresponde a qualquer realidade biológica. Ford & Krumme (1979) desenvolveram um método para estimar DU sem pressupor *a priori* nenhuma distribuição particular. Seu elegante método resulta uma figura tridimensional com "curvas de nível" correspondendo a diferentes frequências de utilização, sendo os "picos" as regiões mais utilizadas da área de vida. O método inclui também um índice (MAP) que permite estimar áreas de vida a partir de DU; por exemplo, MAP(0,95) corresponde à área mínima na qual 95% das locações de captura de um indivíduo seriam encontradas. No entanto, Ford & Krumme (1979) reconhecem que uma estimativa realística de DU necessitaria de muito mais dados de localizações individuais do que habitualmente disponíveis, e por isso eles combinam dados de vários indivíduos para obter uma distribuição de utilização *da população* (PUD na terminologia deles).

Portanto, na verdade um pressuposto (ajuste a uma determinada distribuição teórica) é substituído por outro (que PUD seja válida para estimar DU de indivíduos).

Além do de Ford & Krumme, outros sofisticados métodos probabilísticos tem sido propostos; por exemplo, o método não-paramétrico baseado em transformações de Fourier proposto por Anderson (1982). No entanto, Harris *et al.* (1990) concluem que tais métodos de DU não são necessariamente mais adequados que os métodos de mapeamento para estimar tamanho de áreas de vida, embora sejam os únicos a descrever *como* a área é utilizada. Além disso, métodos de DU usam um grande número de localizações, frequentemente próximas uma da outra no tempo, e portanto são muito vulneráveis à violação do pressuposto de independência estatística das localizações (Worton, 1987).

### *Área de vida ou volume de vida?*

Uma sugestão interessante é a de que como muitos animais utilizam o espaço em três e não em duas dimensões, seria interessante estimar uma "área de vida" tridimensional - ou um "volume de vida" se preferirem. Para este fim, Meserve (1977) e Koeppel *et al.* (1977) desenvolveram dois métodos diferentes. O primeiro baseia-se em mapeamento, e o segundo um modelo probabilístico, constituído por uma série de elipsóides em planos diferentes, formando um volume que pode ser estimado a partir da área dos elipsóides. Não há dúvida que um método assim é pertinente e potencialmente útil, mas o de Meserve é um pouco tosco, e o de Koeppel *et al.* herda todas as limitações inerentes aos métodos bidimensionais empregando elipsóides (ver seção 6.1); aparentemente nenhum dos dois tem sido empregado com frequência em estudos de campo. Aguardam-se novos desenvolvimentos metodológicos nesta área.

### *Radiotelemetria: solução ou novos problemas?*

O progresso das técnicas de radiotelemetria (revisão em Mech, 1983) parece para muitos ser uma panacéia para a estimativa de áreas de vida e análise de padrões de uso do espaço. Afinal, um número muito grande de localizações de um indivíduo pode ser obtido, a grandes distâncias, num espaço de tempo relativamente curto, e sem a interferência no comportamento do animal causada por sucessivas capturas e recapturas. Não há dúvida que estas vantagens são verdadeiras, e que radiotelemetria abre caminho para muitas respostas difíceis de obter por CMR - tanto no que diz respeito ao tamanho de áreas de vida, com também no que se refere a como elas são utilizadas.

No entanto, é bom não esquecer que radiotelemetria também é uma abordagem com sérias limitações. Por exemplo, em animais pequenos a curta duração das baterias dos transmissores virtualmente impõe que as localizações sucessivas sejam muito próximas no tempo, e é difícil conciliar isso com a independência estatística de tais observações (certamente que CMR pode padecer do

mesmo problema). Outra limitação é que o alcance de radiotelemetria é muito dependente da estrutura do habitat, podendo ser drasticamente reduzido em habitats muito fechados, especialmente quando se trata de animais de pequeno porte, que só podem carregar transmissores pequenos. Por exemplo, em florestas de coníferas na Europa, o alcance efetivo de localização de roedores por radiotelemetria não passa de 30 a 50m, devido à interferência causada pelo tronco das árvores (M. Gorman, comunicação pessoal). Outro problema é que a estimativa de médias populacionais confiáveis para os parâmetros estudados é mais difícil em radiotelemetria, que geralmente se baseia no acompanhamento concentrado de uns poucos indivíduos, por razões tanto de custo, como de esforço, como até técnicas (o número limitado de frequências que podem ser rastreadas simultaneamente). Radiotelemetria é uma técnica utilíssima, mas a abordagem CMR deverá coexistir com ela pelo menos na estimativa de tamanho das áreas de vida, embora deva perder terreno no estudo de padrões do seu uso.

### Agradecimentos

Agradeço aos restantes organizadores desta Oficina pelo trabalho para que ela viesse a acontecer, e em especial a Pedro R. Peres Neto pelas muito úteis discussões estatísticas quase cotidianas. A Rui Cerqueira agradeço por discussões e sugestões úteis ao manuscrito. Tiago B. Quental apontou um erro que me havia escapado. Simone Freitas ajudou na digitação. Rosana Gentile recuperou os dados brutos para a Tabela 2. Ela e mais Marcus Vinicius, Augusto Abe, Paulo S. D'Andrea, Peter Evans e Martyn Gorman também forneceram interessantes discussões sobre estes temas ao longo dos anos. Em especial agradeço a Eric Le Boulengé por ter enriquecido muito minha visão a respeito da estimativa dos tais parâmetros. Maria Alice S. Alves tem dado inesgotável apoio e estímulo. Finalmente, agradeço ao CNPq, CAPES, FINEP, FUJB e CEPEG-UFRJ por terem financiado as pesquisas que me levaram a estudar esses métodos.

### Referências

- ANDERSON, D.J. 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique. *Ecology*, **63**:103-12.
- BEGON, M. 1979. Investigating Animal Abundance: Capture-Recapture for Biologists. Edward Arnold, London.
- BROWER, J.E. & J.H. ZAR. 1984. Field & Laboratory Methods for General Ecology (Second Edition). Wm. C. Brown, Dubuque.
- BURHAM, K.P. & W.S. OVERTON. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, **60**:927-36.

- BURT, W.H. 1943. Territoriality and home range as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24**:346-52.
- CERQUEIRA, R., R. GENTILE, F.A.S. FERNANDEZ & P.S. D'ANDREA. 1993. A five-year population study of an assemblage of small mammals in Southeastern Brazil. *Mammalia*, **57**:507-17.
- CHAO, A. 1988. Estimating animal abundance with capture frequency data *Journal of Wildlife Management*, **52**:295-300.
- DARROCH, J.N. 1958. The multiple-recapture census: I. Estimation of a closed population. *Biometrika*, **45**:343-59.
- FERNANDEZ, F.A.S. 1989. Dinâmica de Populações e Uso do Espaço e do Tempo em uma Comunidade de Pequenos Mamíferos na Restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- FERNANDEZ, F.A.S. 1993. Responses of Rodent Populations to Spatial Heterogeneity and Successional Changes Within Sitka Spruce (*Picea sitchensis*) Plantations at Hamsterley Forest, Co. Durham. PhD Thesis, University of Durham, Durham.
- FORD, R.G. & D.W. KRUMME. 1979. The analysis of space use patterns. *Journal of Theoretical Biology*, **76**:125-55.
- FLOWERDEW, J.R. 1976. Techniques in mammalogy 4: ecological methods. *Mammal Review*, **6**:123-59.
- HARRIS, S., W.J. CRESSWELL, P.G. FORDE, W.J. TREWHELLA, T. WOOLLARD & S. WRAY. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques. *Mammal Review*, **20**:97-123.
- HILBORN, R., J.A. REDFIELD & C.J. KREBS. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Canadian Journal of Zoology*, **54**:1019-24.
- JENNRICH, R.J., & F.B. TURNER. 1969. Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology*, **22**:227-37.
- JOLLY, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - stochastic model. *Biometrika*, **52**:225-47.
- JOLLY, G.M. & J.M. DICKSON. 1983. The problem of unequal catchability in mark-recapture estimation of small mammal populations. *Canadian Journal of Zoology*, **61**:922-7.
- JONES, E.N. 1983. A comparison of meadow vole home ranges derived from grid trapping and radio-telemetry. *Journal of Wildlife Management*, **47**:558-61.

- KOEPL., J.W., N.A. SLADE, K.S. HARRIS & R.S. HOFFMAN. 1977. A three-dimensional home range model. *Journal of Mammalogy*, **58**: 213-20.
- KREBS, C.J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*, **36**:239-73.
- KREBS, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, New York.
- LE BOULENGÉ, E. 1985. Computer package for the analysis of capture-mark-recapture data. *Acta Zoologica Fennica*, **173**:69-72.
- LE BOULENGÉ, E. 1987. Package CMR - Analysis of Capture-Recapture Data. Package Description and User's Guide (Version 6). Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique.
- LEBRETON, J.-D., R. PRADEL & J. CLOBERT. 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**:91-5.
- MANLY, B.F.J. & M.J. PARR. 1968. A new method of estimating population size, survivorship and birth rate from capture-recapture data. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, **18**:81-9.
- MECH, L.D. 1983. *Handbook of Animal Radio Tracking*. Univ. Minnesota Press, Minneapolis.
- MESERVE, P.L. 1977. Three-dimensional home ranges of cricetid rodents. *Journal of Mammalogy*, **58**:549-58.
- MILLER, R.G. 1974. The jackknife - a review. *Biometrika*, **61**:1-15.
- MONTGOMERY, W.I. 1987. The application of capture-mark-recapture method to the enumeration of small mammal populations. *Symposia of the Zoological Society of Lond.*, **58**:25-57.
- NICHOLS, J.D. 1986. On the use of enumeration estimators for interespecific comparisons with comments on a 'trappability' estimator. *Journal of Mammalogy*, **67**:590-3.
- NICHOLS, J.D., J.E. HINES & K.H. POLLOCK. 1984. Effects of permanent trap response in capture probability on Jolly-Seber capture-recapture model estimates. *Journal of Wildlife Management*, **48**:289-94.
- NICHOLS, J.D. & K.H. POLLOCK. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, **64**:253-60.
- NICHOLS, J.D., K.H. POLLOCK & J.E. HINES. 1984. The use of a robust capture-recapture design in small mammal population studies: a field example with *Microtus pennsylvanicus*. *Acta Theriologica*, **29**, **30**:357-65.

- O'FARRELL, M.J., D.W. KAUFMAN & D.W. LUNDAHL. 1977. Use of live-trapping with the assessment line method for density estimation. *Journal of Mammalogy*, **58**:575-82.
- OTIS, D.L., K.P. BURHAM, G.C. WHITE & D.R. ANDERSON. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, **62**:1-135.
- POLLOCK, K.H. 1981. Capture-recapture models: a review of current models, assumptions, and experimental design. *Studies in Avian Biology*, **6**:426-35.
- POLLOCK, K.H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, **46**:752-7.
- POLLOCK, K.H. 1986. Estimating the size of wildlife populations using capture techniques. pp 205-16. In: R.J. Brook, G.C. Arnold, T.H. Hassard & R.M. Pringle, (eds.), *The Fascination of Statistics*. Marcel Dekker, New York and Basel.
- SCHRODER, G.D. 1981. Using edge effect to estimate animal densities. *J. Mammalogy*, **62**:568-73.
- SEBER, G.A.F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika*, **52**:249-59.
- SEBER, G.A.F. 1982. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters (Second Edition)*. Charles Griffith, London.
- SEBER, G.A.F. 1986. A review of estimating animal abundance. *Biometrics*, **42**:267-92.
- SOUTHERN, H.N. 1973. A yardstick for measuring populations of small rodents. *Mammal Review*, **3**:1-10.
- STUWE, M. & C.E. BLOHOWIAK. 1985. McPAAL: Micro-computer Program for the Analysis of Animal Locations. "Print-out" de computador, Smithsonian Institution, Ford Royal, VA, USA.
- SWIHART, R.K. & N.A. SLADE. 1985. Influence of sampling interval on estimates of home-range size. *Journal of Wildlife Management*, **49**:1019-25.
- TANAKA, R. 1980. Controversial problems in advanced research on estimating population densities of small rodents. *Researches in Population Ecology (Kyoto University)*, *Supplement* **2**:1-67.
- VAN WINKLE, W. 1975. Comparison of several probabilistic home range models. *Journal of Wildlife Management*, **39**:118-23.

- VINICIUS, M. 1989. Dinâmica de Populações, Variação Sazonal de Nichos e Seleção de Microhabitats numa Comunidade de Roedores do Cerrado Brasileiro. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- WILSON, K.H. & D.R. ANDERSON. 1985. Evaluation of two density estimators of small mammal population size. *Journal of Mammalogy*, **66**:13-21.
- WORTON, B.J. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling*, **38**:277-98.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical Analysis (Second Edition). Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- ZENG, Z. & J.H. BROWN. 1987. A method for distinguishing dispersal from death in mark-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, **68**:656-65.

### **Endereço:**

FERNANDO ANTONIO DOS SANTOS FERNANDEZ  
Departamento de Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro  
C.P. 68020 - CEP: 21941-590 - Cidade Universitária, Rio de Janeiro - RJ