



Modelos de ocupación para datos de cámaras trampa: de los conceptos a la interpretación

Gabriel P. Andrade-Ponce^{1*} , Juan C. Cepeda-Duque² , Salvador Mandujano³ ,
Karen L. Velásquez-C¹ , Bibiana Gómez-Valencia⁴ , Diego J. Lizcano⁵ 

¹ Posgrado, Instituto de Ecología A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, CP. 91073, Xalapa, México.

² Laboratorio Ecología de Bosques Tropicales y Primatología. Departamento de Ciencias Biológicas. Universidad de los Andes. Cra. 1 #18a-12, CP. 661001, Bogotá D.C. Colombia.

³ Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, CP. 91073, Xalapa, México.

⁴ Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Avenida Circunvalar # 16 - 20., Bogotá, Colombia.

⁵ The Nature Conservancy, Bogotá, Colombia. Fundación Caipora, Transversal 8 No. 9-55. Cajicá, Cundinamarca, Colombia.

* Correspondencia: gpandrade@gmail.com

Resumen

El uso de las cámaras trampa (CT) en la investigación de fauna silvestre puede generar conclusiones sesgadas cuando la detectabilidad imperfecta no es considerada. Herramientas analíticas como los modelos de ocupación permiten estimar simultáneamente parámetros ecológicos corregidos por la probabilidad de detección. Sin embargo, es necesario implementar e interpretar de manera correcta los parámetros estimados por estos modelos para obtener inferencias con sentido biológico. Este trabajo presenta un marco conceptual para diseñar de manera apropiada un análisis de ocupación por medio de datos de CT. Se discuten y se señalan recomendaciones generales para la definición de los elementos del modelo, el diseño del muestreo, así como estrategias de modelamiento estadísticos apropiadas dependiendo de los objetivos del estudio, las características de la especie y el tipo de datos obtenidos. Las decisiones tomadas por el investigador para definir cada uno de los componentes del modelo deben considerar la escala adecuada para que el fenómeno de estudio tenga sentido biológico. De esta manera, es posible generar inferencias y conclusiones robustas a partir de información de CT, lo que permite avanzar en el entendimiento de los mecanismos que subyacen a la ecología espacial de los mamíferos y su conservación.

Palabras clave: detectabilidad imperfecta, ecología, modelos jerárquicos, monitoreo de especies, uso de hábitat.

Abstract

The use of camera traps (CT) in wildlife research can lead to biased conclusions when imperfect detectability is ignored. Analytical tools such as occupancy models allow the simultaneous estimation of ecological parameters corrected by detection probability. However, it is necessary to implement and correctly interpret the estimated parameters to obtain sound biological inferences. This work presents a conceptual framework to critically design an occupancy analysis using CT data. General recommendations are discussed and presented for the definition of model elements, the sampling design, as well as the modeling strategy depending on the objectives of the study, the characteristics of the species, and the data obtained. Decisions made by researchers to define the model components must consider the appropriate scale at which the study phenomenon makes biological sense. In this way, it is possible to

generate valid inferences and conclusions with CT data that allow the advance in the understanding of the mechanisms that underly mammal spatial ecology and their conservation.

Key words: habitat use, hierarchical models, imperfect detection, spatial ecology, species monitoring.

1. INTRODUCCIÓN

El uso de cámaras trampa (CT, fototrampeo) ha expandido el alcance y las oportunidades de investigación, manejo y conservación de fauna silvestre alrededor del mundo (O'Connell et al. 2010; McCallum 2013; Rowcliffe 2017; Kays et al. 2020). Estos dispositivos permiten obtener datos ecológicos de las especies de manera continua, sin la necesidad de intervención humana constante (Kays & Slauson 2008). Cada registro capturado mediante CT cuenta con información relevante como la fecha y hora del registro, comportamiento, e incluso el reconocimiento de individuos en el caso de especies con marcas o patrones de coloración característicos (Heilbrun et al. 2006; Rowcliffe et al. 2014; Caravaggi et al. 2017). Sin embargo, como cualquier método de muestreo, las CT son susceptibles a la detectabilidad imperfecta de las especies (MacKenzie et al. 2002; Burton et al. 2015; Kéry & Royle 2015; Guillera-Aroita 2017).

La detectabilidad imperfecta se refiere al fenómeno en el que una especie que está presente en un sitio de muestro no es detectada (probabilidad de detección menor a uno), por lo cual se concluye erróneamente su ausencia (falso negativo *sensu* MacKenzie et al. 2002). Lo anterior puede generar sesgos en las estimaciones de los parámetros y en las conclusiones que deriven de éstos (Archaux et al. 2012; Kéry & Schaub 2012a; Guillera-Aroita et al. 2014; Kellner & Swihart 2014). En el contexto del fototrampeo, la detectabilidad imperfecta de las especies puede actuar a dos escalas, a nivel del área que usa la especie y a nivel de estación (Burton et al. 2015; Findlay et al. 2020). El primer nivel depende del uso espacial y la abundancia de la especie, y se relaciona con la probabilidad de que un individuo transite dentro de su territorio en el lugar donde las CT son instaladas (Figura 1A; Kolowski & Forrester 2017; Neilson et al. 2018; Broadley et al. 2019). El segundo nivel hace referencia al área efectiva de detección definida en términos de distancia radial r y ángulo θ , en donde una especie activa el sensor y es fotografiada (Figura 1B; Rowcliffe et al. 2008). Esta área de detección puede variar dependiendo del modelo de la CT, el ángulo de instalación, el tamaño corporal de la especie, entre otros (Trollet et al. 2014; Meek et al. 2016; Findlay et al. 2020).

Los modelos de ocupación permiten tener en cuenta el efecto de la detectabilidad sobre las estimaciones de presencia de especies (MacKenzie et al. 2017c). El gran auge de estos modelos se ve reflejado en el avance teórico desarrollado en los últimos años para su implementación (Shannon et al. 2014; Burton et al. 2015; Kéry & Royle 2015; Neilson et al. 2018; Sollmann 2018; Broadley et al. 2019). Sin embargo, muchos estudios de CT que aplican este tipo de modelos carecen de rigurosidad al definir los elementos del modelo o interpretan incorrectamente los parámetros estimados (Burton et al. 2015). Adicionalmente, la gran mayoría de las herramientas e información disponible de este tipo de modelos está escrita en inglés (salvo Lizcano 2020), lo que puede limitar o desalentar a quienes inicien en estos temas y se enfrentan con terminología especializada en un idioma no nativo (Gulbrandsen et al. 2002; Ramírez-Castañeda 2020).

El objetivo de este trabajo es realizar una breve revisión de los principales conceptos, consideraciones y estrategias para implementar modelos de ocupación de una especie y una temporada con datos generados mediante el uso de CT. Basados en esta revisión, proponemos un flujo de trabajo dirigido a estudiantes, investigadores y técnicos de habla hispana, interesados en aprender y aplicar modelos de ocupación para el estudio de la ecología de mamíferos medianos y grandes. Esta revisión presenta herramientas y criterios conceptuales para el desarrollo de un estudio que ofrezca inferencias y conclusiones válidas, lo que esperamos permita el avance en el entendimiento de los mecanismos que influyen sobre la ecología espacial y la conservación de especies de mamíferos neotropicales.

2. LOS CEROS EN ECOLOGÍA: DETECTABILIDAD Y MODELOS OCUPACIÓN

2.1. La explicación de un cero en ecología

Durante un evento de muestreo con CT, existen dos posibilidades con respecto a la detección de especies. En la primera, se obtiene una fotografía confirmando la presencia de la especie y en la segunda no se obtienen fotografías, de manera que la ausencia de registros se traduce en un cero. Sin embargo, este cero puede ser producto de la detección imperfecta o debido a la ausencia real de la especie (Martin et al. 2005). El primer caso se puede considerar como un “falso cero” ya que no representa la ausencia verdadera de la especie (Martin et al. 2005; Dénes et al. 2015). Definir el mecanismo que da como resultado un cero en un estudio empírico es una tarea difícil y puede llegar a afectar las conclusiones de la investigación (Dénes et al. 2015). Ante esta dificultad, los modelos jerárquicos funcionan como un método analítico promisorio, ya que permiten incorporar formalmente el efecto de los falsos negativos sobre el parámetro de interés (Kéry & Royle 2015; Guillera-Arroita 2017).

2.2. Modelos Jerárquicos

Los modelos jerárquicos se definen como la unión de dos o más modelos probabilísticos, condicionados por la estructura de probabilidad de las variables aleatorias que describen (Kéry & Royle 2015). En ecología, las variables aleatorias de estos modelos se asocian a dos procesos, uno ecológico y uno observacional. En el proceso ecológico la variable de estado representa un proceso biológico de interés desconocido (e.g. distribución, abundancia o densidad de una especie). Por otro lado, el proceso observacional describe el proceso mediante el cual se toman los datos y estima la probabilidad de detección de la especie dado que ocupe el sitio de muestreo (Figura 1A, B; Kéry & Royle 2015). Los modelos de ocupación son un caso particular de modelos jerárquicos, donde la variable de estado que describe el proceso ecológico se representa con la letra griega *psi* (ψ ; Figura 1C), la cual es definida como la probabilidad de que un sitio o unidad de muestreo esté ocupado por la especie objetivo (MacKenzie et al. 2017a). En este proceso se pueden dar dos escenarios, uno en el cual la unidad de muestreo esté ocupada por la especie con un valor de probabilidad ψ , y otro donde la especie no ocupa el sitio con probabilidad $1 - \psi$. Este proceso es afectado a su vez por el observacional denominado mediante la letra *p* (Figura 1C). Es posible asumir que si una especie no ocupa una unidad de muestreo

esta no puede ser detectada. Sin embargo, cuando una especie ocupa un lugar pueden darse dos situaciones, que la especie fue detectada con probabilidad p , o no fue detectada con probabilidad $1-p$ (MacKenzie et al. 2017a).

3. ELEMENTOS DE UN MODELO DE OCUPACIÓN

3.1. Definición de sitio

El sitio es la unidad espacial de muestreo donde se ubican una o más CT y es el área o lugar que la especie puede ocupar. El sitio puede definirse de varias formas; como un área discreta (e.g. parche de hábitat), un área arbitraria escogida por el investigador, o como un punto en el espacio (Figura 2A; O'Connell & Bailey 2011; Efford & Dawson 2012; MacKenzie et al. 2017c). No obstante, la definición del sitio no es una tarea trivial, ya que el tamaño de este influye sobre el valor estimado de ocupación (Hayes & Monfils 2015), de manera que un área más grande aumenta la probabilidad de ocupación y una más pequeña la disminuye.

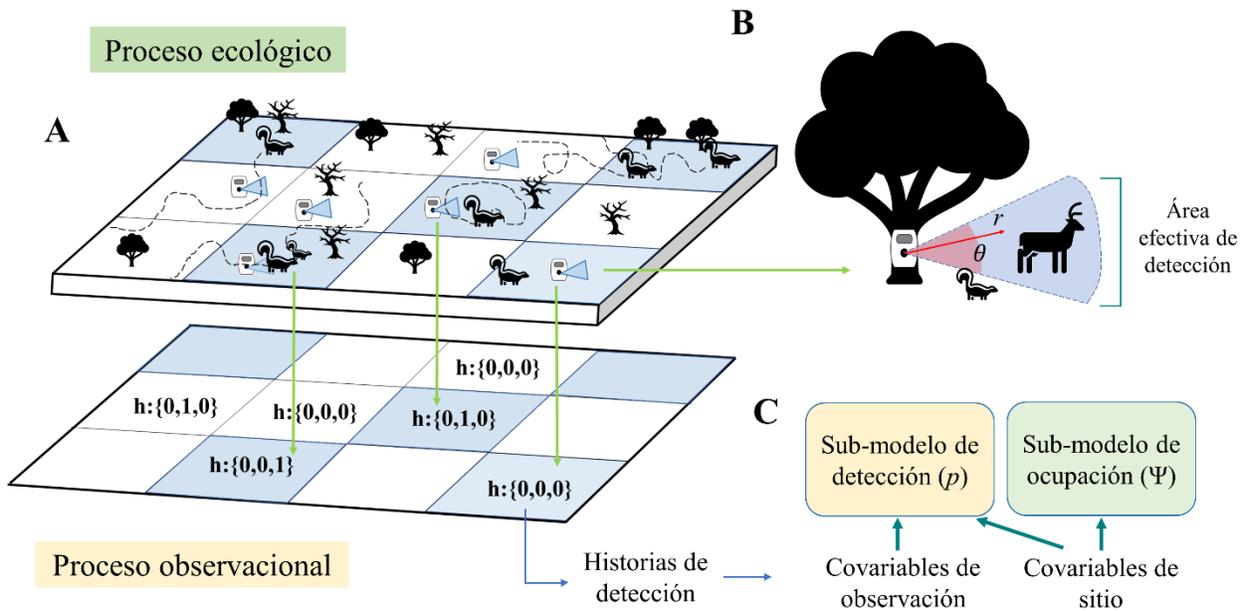


FIGURA 1. A. Esquema de muestreo de un mamífero a partir de CT. Espacios en azul son ocupados por la especie; h = una historia de detección de tres eventos de muestreo de una CT, donde 1 quiere decir detección de la especie y 0 no detección. Note que algunos individuos no son detectados pese a que ocupan el sitio, lo que se denomina detectabilidad imperfecta a nivel del área que usa la especie. B. Detectabilidad a escala de la CT, se describe el área de detección efectiva con ángulo Φ y radio r que puede o no detectar a una especie en función de su tamaño, velocidad, cercanía a la CT, etc. C. Esquema de un modelo de ocupación con los componentes de la probabilidad de detección (p) y la probabilidad de ocupación (Ψ). Basado en Guillera-Aroita et al 2017

Como recomendación general el sitio debe definirse para que el estado de ocupación (presencia o ausencia de la especie) permanezca invariable en el área seleccionada (MacKenzie et al. 2002). Esto es relativamente sencillo en unidades discretas como islas y cuerpos de agua lénticos, donde existen límites en los cuales se tiene cierta certeza de que el sitio va a permanecer o no ocupado durante el desarrollo de la investigación. Sin embargo, en la mayoría de los casos no se cuenta con unidades discretas, por lo que el área se define de manera arbitraria. En estos casos, MacKenzie et al. (2017b) recomiendan escoger un área lo suficientemente grande para que sea ocupada por la especie y lo suficientemente pequeña para que sea representada por el dispositivo de muestreo (probabilidad de ψ entre 0.2 a 0.8). Este rango de probabilidad puede ser determinado mediante simulaciones o datos previamente recolectados.

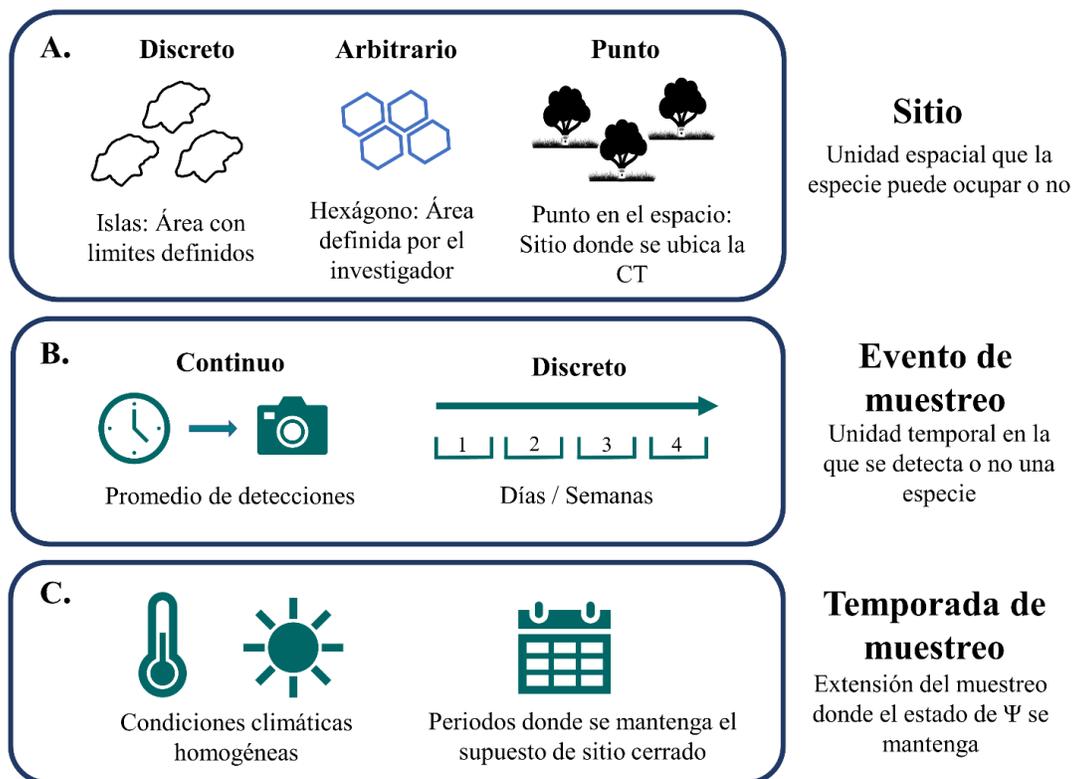


FIGURA 2. Elementos de un modelo de ocupación para una especie y una temporada. **A.** La unidad espacial es el sitio que puede definirse de tres maneras: un área discreta, un área arbitraria definida por el investigador o un punto en el espacio. **B.** La unidad temporal básica es evento de muestreo, que puede definirse como continua o discreta. **C.** La temporada de muestreo hace referencia a la extensión del muestreo y puede ser definida por condiciones climáticas o un periodo de tiempo en el cual no cambie el estado de ocupación de la especie.

La mayoría de la literatura en fototrampeo recomienda basarse en el ámbito hogareño de la especie objetivo para definir el área del sitio (Ullas Karanth & Nichols 2010; O’Connell & Bailey

2011; Neilson et al. 2018; Sollmann 2018). De esta forma, cada sitio es ocupado por un individuo. Este caso es conveniente cuando se realiza un monitoreo poblacional en donde teóricamente el valor de ocupación se correlaciona con el valor de abundancia (Noon et al. 2012; Steenweg et al. 2018). No obstante, rara vez es posible demostrar empíricamente la correlación entre abundancia y ocupación, particularmente para especies con variación en su ámbito hogareño (sea por sexos o temporalmente) o en especies no territoriales (Neilson et al. 2018; Steenweg et al. 2018). En estos casos, se recomienda implementar modelos para estimar directamente la abundancia de especies (e.g. modelos Royle-Nichols o N-Mixtos; Kéry & Royle 2015) y no extender la interpretación de la ocupación más allá de la probabilidad presencia de la especie en el sitio de muestreo (MacKenzie et al. 2017b; Neilson et al. 2018).

La definición del área del sitio también dependerá de la pregunta de investigación. Por ejemplo, cuando se busca explorar el efecto de una variable sobre la ocupación de la especie, se recomienda que el tamaño del área del sitio se relacione con la escala ecológica ante la cual una especie pueda responder a las variables seleccionadas (ver sección de covariables) (MacKenzie et al. 2017b; Hofmeester et al. 2019). Adicionalmente, cuando las condiciones logísticas no lo permitan, áreas de menor tamaño al ámbito hogareño de la especie pueden ser utilizadas, siempre y cuando la especie objetivo entre y salga de manera aleatoria del sitio o no exista correlación espacial en la detección u ocupación de las especies (Kendall & White 2009; MacKenzie et al. 2017b). Debido a que el área efectiva de detección de las CT (Figura 1B) es pequeña con relación al ámbito hogareño de las especies, el sitio puede definirse como un punto en el espacio (Efford & Dawson 2012; Steenweg et al. 2017). Tanto al adoptar una definición de sitio con área menor al ámbito hogareño de la especie como la de un punto en el espacio, existe una alta probabilidad de incumplir el supuesto de sitio cerrado, de manera que la ocupación debe interpretarse como la proporción de área usada (Mackenzie & Royle 2005) o de forma más específica como la probabilidad de que una CT se encuentre dentro del ámbito hogareño de una especie (Efford & Dawson 2012; Neilson et al. 2018; Steenweg et al. 2018). Bajo la definición de punto, la probabilidad de ocupación no varía con la escala de estudio, pero tampoco es posible realizar predicciones espacialmente explícitas o inferir la proporción de sitios ocupados de una especie en una localidad (MacKenzie et al. 2017b). Finalmente, independientemente de la definición de sitio, es importante argumentar los criterios mediante los cuales éste se define (Bailey et al. 2014), de tal forma que otros investigadores puedan validar cualquier comparación con futuros estudios sobre ocupación realizados en la misma o en otra región.

3.2. Evento de muestreo

En los modelos de ocupación, los eventos de muestreo son definidos como la unidad temporal discreta en la que se detecta una especie en cada sitio (Charbonnel et al. 2014). Definir adecuadamente el evento de muestreo es importante ya que este afecta la estimación de la probabilidad de detección (p), y por lo tanto la precisión de la ocupación (ψ) (Hamel et al. 2013; Rovero & Zimmermann 2016). Las CT tienen la característica de ser dispositivos de registro continuo y por lo tanto es posible modelar la probabilidad de detección como un proceso

continuo de puntos *Poisson*. Este tipo de aproximación asume que la detección esta descrita por un parámetro de intensidad λ dado por el promedio de las detecciones en la unidad de tiempo (Figura 2B; ver Guillera-Arroita et al. 2011). Sin embargo, para generar estimaciones válidas es necesario asegurar la independencia temporal entre los registros tomados, o lidiar con la posible dependencia mediante modelos más complejos (Guillera-Arroita et al. 2012; Kéry & Royle 2015). Con el fin de minimizar la dependencia temporal de los registros, una estrategia ampliamente usada en estudios de CT consiste en subdividir la temporada de muestreo en múltiples eventos o replicas temporales “independientes” (Figura 2B; Kéry & Royle 2015). La independencia temporal de los registros puede cumplirse si se divide los eventos de muestreo en 24 horas o un día (Rovero & Zimmermann 2016), lo que en términos de historias de detección/no detección significa que una cámara activa durante un mes tendrá 30 eventos de muestreo. No obstante, no siempre es conveniente tener muchas unidades temporales de detección, ya que en casos donde la especie no es detectada en la mayoría de las repeticiones, pueden darse problemas de convergencia o sesgos en la precisión de los modelos (Tobler et al. 2009; Guillera-Arroita et al. 2015; Steenweg et al. 2016; MacKenzie et al. 2017a; Sollmann 2018). Por lo anterior es posible “colapsar” o dividir las historias de capturas en un mayor número de días o incluso semanas, sin afectar la estimación de la ocupación (Figura 3A).

El criterio para escoger el número de días a colapsar y definir así un evento muestreo, puede basarse en el conocimiento de la especie o en maximizar el ajuste del modelo. Por ejemplo, especies con grandes recorridos pueden abandonar el sitio de análisis durante un periodo de tiempo. Estas ausencias temporales causan que la especie no esté disponible para ser detectada por la cámara y por lo tanto se subestimaría la probabilidad de detección (Nichols et al. 2008; Kendall & White 2009; Sollmann 2018). En ese sentido, definir el evento de muestreo basado en el número estimado de días en el que una especie realiza el recorrido completo de su ámbito hogareño, minimiza los sesgos generados por la ausencia temporal de la especie (Schank et al. 2017). Otra estrategia válida para definir el evento de muestreo es analizar el cambio en la precisión de la probabilidad de ocupación o el ajuste del modelo (ver sección de evaluación del modelo; MacKenzie & Bailey 2004) bajo diferentes intervalos de colapso. Así, se busca encontrar el número de días colapsados en los que se maximice la precisión del estimador y se minimice la heterogeneidad de las historias de detección.

3.3. Temporada de muestreo

La temporada de muestreo es la duración total del mismo y debe definirse tratando de que el estado de ocupación de un sitio se mantenga constante (Figura 2C; MacKenzie et al. 2017b). Algunos estudios sugieren que la duración mínima del muestreo de CT para obtener un estimador confiable de ocupación puede ser de tres a cuatro semanas, sin fallos técnicos (Hamel et al. 2013; Kays et al. 2020). No obstante, en el caso de especies con baja probabilidad de detección es necesario contar con un mayor número de eventos de muestreo y por lo tanto extender la duración de la temporada (Guillera-Arroita et al. 2010; Shannon et al. 2014). Al aumentar la temporada de muestreo también se maximiza la posibilidad de incumplir el supuesto de sitio cerrado. Si se sospecha este tipo de situaciones es posible analizar los cambios

en la probabilidad de ocupación por temporada a través de modelos de ocupación dinámicos (de varias temporadas) (MacKenzie et al. 2003; MacKenzie et al. 2017b). Otra opción puede ser el uso de atrayentes para maximizar la probabilidad de detectar una especie focal (no necesariamente adecuado en el caso de varias especies) y de esta manera reducir el tiempo de muestreo necesario para obtener estimaciones precisas (Hamel et al. 2013; Ferreras et al. 2018; Moriarty et al. 2018; Buyaskas et al. 2020). En este caso es importante modelar el efecto del atrayente sobre el proceso observacional.

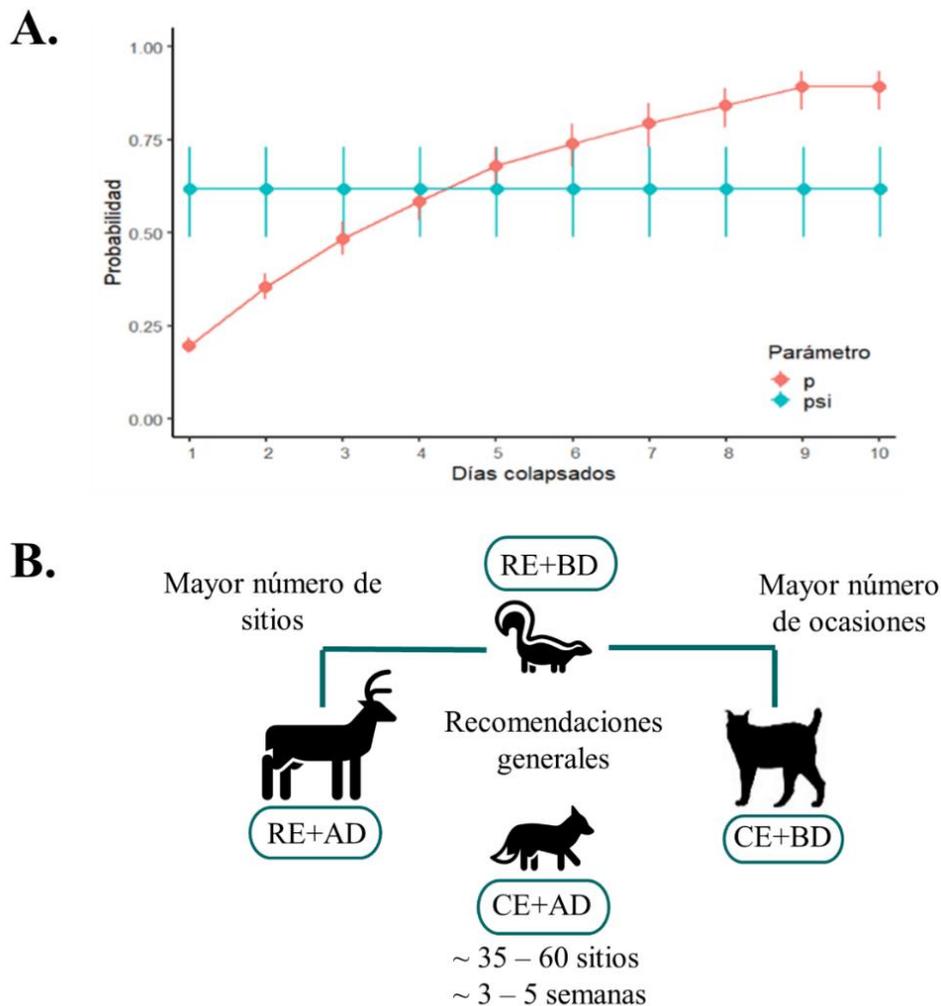


FIGURA 3. A. Efecto del colapso de días sobre la estimación de la probabilidad de ocupación ψ (ψ) y la probabilidad de detección (p). Datos generados mediante simulaciones para un muestreo con 60 CT funcionando durante 40 días; el valor real de ocupación es de 0.6 y probabilidad de detección 0.2. **B.** Recomendaciones generales para definir el número de sitios y eventos de muestreo con relación a la especie objetivo. CE: común espacialmente; RE: rara espacialmente, AD: alta detectabilidad; BD: baja detectabilidad.

4. DESARROLLO MATEMÁTICO DE UN MODELO DE OCUPACIÓN

Los procesos de un modelo de ocupación pueden expresarse en términos matemáticos mediante sus funciones de probabilidad: El proceso ecológico se define como una variable aleatoria de carácter binario z_i que contiene el verdadero estado de ocurrencia para cada sitio i . Esta variable es descrita por el parámetro ψ que sigue una distribución de probabilidad tipo *Bernoulli*, la cual mide el éxito (detección) o fracaso (no detección) en un solo evento (MacKenzie et al. 2017a):

$$Z_i \sim \text{Bernoulli}(\psi_i)$$

El proceso observacional es definido para cada sitio i y evento de muestreo j como una variable aleatoria y_{ij} . (MacKenzie et al. 2002) con distribución de *Bernoulli* y probabilidad de detección p_{ij} . Al integrar el proceso observacional con el ecológico se obtiene el producto de las dos variables aleatorias que explican cada proceso ($z_i * p_{ij}$). Así, las observaciones y_{ij} son condicionales a la ocurrencia de la especie ($z_i = 1$) en el sitio i :

$$y_{ij}|z_i \sim \text{Bernoulli}(z_i * p_{ij})$$

Ambos procesos y el parámetro de detección pueden ser modelados en función de covariables o factores, empleando la función de enlace *logit-link*, lo que permite que la probabilidad de ocupación y detección varíe entre sitios (MacKenzie et al. 2017a).

4.1. Supuestos del modelo

Los modelos de ocupación cuentan con supuestos generales que al no cumplirse pueden generar sesgos sobre los valores estimados (Kéry & Royle 2015). Estos supuestos incluyen: 1) Que el estado de ocupación de los sitios muestreados no debe cambiar durante el periodo de muestreo (supuesto de sitio cerrado). Este supuesto puede relajarse cuando el tamaño del sitio es menor al ámbito hogareño de la especie, por lo cual la especie sale y entra de manera aleatoria del sitio (Efford & Dawson 2012; MacKenzie et al. 2017a); 2) Tanto la probabilidad de ocupación como de detección deben ser iguales para todos los sitios de muestreo o en caso contrario deben ser modeladas mediante el uso de covariables; 3) La detección de los individuos en un sitio debe ser independiente en cada evento de muestreo (independencia temporal); 4) Las historias de detección para cada sitio son independientes entre sitios (independencia espacial); 5) La especie fotografiada debe ser correctamente identificada en cada detección (no hay falsas presencias).

5. DISEÑO DE MUESTREO PARA MODELAR OCUPACIÓN

El objetivo de un diseño de muestreo que busque generar estimaciones de la ocupación debe centrarse en maximizar la detección de la especie objetivo y captar la mayor información posible sin violar los supuestos del modelo (Hamel et al. 2013; Shannon et al. 2014; Tourani et al. 2020). Esto es importante debido a que los modelos pierden precisión en el caso de especies con probabilidad de detección menor a 0.2 (MacKenzie et al. 2002; Guillera-Aroita et al. 2010). Por tal

motivo, las CT deben ubicarse en un lugar con las características óptimas para registrar la especie objetivo (Cusack et al. 2015; Kolowski & Forrester 2017; Geyle et al. 2020).

5.1. Esfuerzo de muestreo

Para obtener una estimación confiable de la probabilidad de ocupación se sugiere un mínimo de 35 a 60 sitios y 3 a 4 semanas de muestreo continuo (Hamel et al. 2013; Shannon et al. 2014; Gálvez et al. 2016; Kays et al. 2020). En el caso particular del monitoreo de especies, el tamaño de muestra requerido para detectar cambios en la probabilidad de ocupación se puede calcular mediante las ecuaciones desarrolladas por Guillera-Aroita & Lahoz-Monfort (2012). No obstante, se debe considerar que especies con valores extremos o medios de ocupación ($\psi < 0.1$, $\psi \sim 0.5$, $\psi > 0.9$), así como de probabilidad de detección acumulada menor a 0.8 (probabilidad de detectar a una especie al menos una vez durante el muestreo, p^*) afectan negativamente la capacidad de detectar cambios en la ocupación (Long et al. 2008; Steenweg et al. 2019).

El número de sitios y de eventos de muestreo también dependerá de las características de la especie objetivo. Si la especie de estudio tiene baja probabilidad de detección, es necesario invertir en un mayor número de eventos de muestreo, mientras que especies poco comunes o con baja probabilidad de ocupación requieren un mayor número de sitios de muestreo (Figura 3B; Mackenzie & Royle 2005; Guillera-Aroita et al. 2010; Hamel et al. 2013; Shannon et al. 2014; Kays et al. 2020). La inclusión de covariables en el modelo puede reducir el número de sitios o eventos de muestreo mínimos requeridos. Sin embargo, un modelo muy complejo con muchas covariables puede presentar sesgos en la estimación del error estándar (Kéry & Royle 2015; Kays et al. 2020). En ese sentido, se debe planear muy detalladamente el estudio ya sea mediante un muestreo previo o mediante simulaciones (Mackenzie & Royle 2005; Guillera-Aroita et al. 2010; Kéry & Royle 2015). Existen varias herramientas de simulación para ocupación que pueden ser exploradas tanto por del lenguaje R (R Core Team 2017) o por los que prefieren una interfaz gráfica (ver Guillera-Aroita et al. 2010; Hines 2012; Ellis et al. 2015; Kéry & Royle 2015).

5.2. Diseño espacial del muestreo

Los modelos de ocupación asumen que los datos provienen de una muestra tomada de manera aleatoria de la población estadística (diferente de la población biológica) (MacKenzie et al. 2017b). En ese sentido, el uso de un diseño aleatorio permite tener una mayor certeza a la hora de realizar inferencias sobre una población o capturar toda la posible variación de la localidad de estudio (Wearn & Glover-Kapfer 2019). Para este propósito, también se recomienda el uso de un diseño sistemático, en el que se seleccionan unidades iniciales al azar y a partir de estas se asignan unidades espaciadas de una forma sistemática. No obstante, un diseño estratificado puede ser más eficiente en el caso de que se desee comparar el valor de ocupación de dos o más tipos de vegetación o zonas con diferente grado de disturbio (MacKenzie et al. 2017b). Adicionalmente, un diseño estandarizado puede ser útil cuando el objetivo es comparar los resultados con otros lugares, por ejemplo, la red de monitoreo TEAM (<https://www.wildlifeinsights.org/team-network>) ha desarrollado un protocolo específico que ha sido usado por varios años en varios países (TEAM 2011).

Existen casos en donde logísticamente no es posible implementar los diseños ya mencionados, y por lo tanto se adoptan muestreos de sitios agrupados o transectos, en los cuales se ubican más CT durante una menor cantidad de tiempo debido a su cercanía espacial (Wearn & Glover-Kapfer 2017). Dada la cercanía de las CT dentro de los grupos o transectos, este tipo de diseños tiene una alta probabilidad de presentar correlación espacial en la detección de las especies, causando un sesgo en la estimación de la ocupación (Kéry & Royle 2015). En estos casos, es recomendable evaluar si existe autocorrelación espacial, o utilizar modelos donde se tenga en cuenta dicho efecto (Johnson et al. 20013), modelos de ocupación multi-escala (Nichols et al. 2008; Clare et al. 2017), o modelos de ocupación diseñados para transectos (Hines et al. 2010; Guillera-Aroita et al. 2012). En estos últimos modelos el número de réplicas espaciales se reduce, ya que el sitio ahora es considerado como la agrupación o transecto de CT, y la CT pasa a ser un “sub-sitio”, lo que reduce la eficiencia del diseño de muestreo (MacKenzie et al. 2017b).

5.3. Selección de covariables

La probabilidad de ocupación y detección (ψ y p) también pueden variar en función de covariables que cambian en cada sitio (covariables de sitio) o que son dinámicas entre cada evento de muestreo (covariables de observación) (MacKenzie et al. 2002; Guillera-Aroita 2017). La selección de covariables debe basarse en hipótesis sobre su relación con el parámetro correspondiente (MacKenzie et al. 2017a; Morin et al. 2020; Murray et al. 2020). En el proceso ecológico se usan solo variables de sitio que tengan relación con la presencia /ausencia o el uso del sitio (Kéry & Schaub 2012a; Guillera-Aroita 2017). Por ejemplo, el tipo de hábitat, la composición del paisaje o el nivel de disturbio humano. En el proceso observacional se usan variables de sitio u observación que tengan alguna influencia sobre la capacidad de detectar o no a la especie (Kéry & Schaub 2012a; Guillera-Aroita 2017). Pueden usarse variables de observación como la cantidad de lluvia por evento de muestreo, la fase lunar o el día juliano, así como variables de sitio como el modelo de la cámara usada, o la cercanía a caminos. Una misma covariable pueda influir tanto en el proceso observacional como en el ecológico, pero es necesario argumentar con claridad el motivo por el cual se incluye en cada proceso (Hofmeester et al. 2019). Incluir covariables que afecten cada proceso es importante debido a que los supuestos del modelo asumen que la heterogeneidad en la ocupación o en la detección será modelada (Kéry & Royle 2015; MacKenzie et al. 2017a).

Las variables continuas seleccionadas deben ser estandarizadas para evitar que diferencias en órdenes de magnitud (e.g. distancia en km vs densidad de árboles) generen problemas de optimización y/o enmascaren relaciones de variables medidas a una magnitud menor (Kéry & Royle 2015). Adicionalmente, es necesario identificar la posible correlación o multicolinealidad de las covariables para evitar un efecto redundante en el parámetro de interés (Graham 2003; Murray & Conner 2009; MacKenzie et al. 2017b). Una vez identificadas las variables correlacionadas se pueden seguir dos estrategias: no usar las variables correlacionadas en el mismo modelo, o excluir del análisis una de ellas (MacKenzie et al. 2017a). En este último caso se debe dar prioridad a aquella variable con un mayor significado biológico (Graham 2003), y argumentar el criterio seguido para seleccionar la variable no excluida.

6. CONSIDERACIONES DE LA MODELACIÓN ESTADÍSTICA DE LA OCUPACIÓN

6.1. Métodos de estimación

Los modelos de ocupación pueden desarrollarse bajo dos aproximaciones: la frecuentista o de máxima verosimilitud (MLE por sus siglas en inglés) y bajo un enfoque bayesiano. En el enfoque frecuentista busca estimar el valor de un conjunto de parámetros en el cual se maximice la probabilidad de obtener los datos observados (máxima verosimilitud), por lo cual los parámetros son tratados como valores fijos y desconocidos (Kéry & Schaub 2012b). Esta aproximación es una de las más utilizada e implementada en paquetes estadísticos (Tabla 1), debido a la baja capacidad computacional que requiere (Royle & Dorazio 2009; Kéry & Royle 2015). No obstante, el enfoque frecuentista asume que el tamaño de la muestra tiende a infinito, por lo cual pierde precisión cuando se tienen tamaños de muestra pequeños (Kéry & Schaub 2012b; Kéry & Royle 2015). En estos casos es recomendable optar por el enfoque bayesiano.

El enfoque bayesiano por su parte posee un componente determinista el cual involucra la máxima verosimilitud y un componente estocástico que hace referencia a la distribución de probabilidad a la cual pertenecen los parámetros a estimar (distribución *a priori*), o en otras palabras el conocimiento previo del sistema (Ellison 2004; Kéry & Schaub 2012b). Al producto de la distribución *a priori* y el componente de máxima verosimilitud se le conoce como distribución posterior, la cual contendrá el valor del parámetro estimado (Kéry & Schaub 2012b). Debido a que el enfoque bayesiano se basa tanto en los datos como en la experiencia previa del sistema para estimar los parámetros de interés, es menos susceptible a los sesgos derivados de los muestreos de menor tamaño (Kéry & Royle 2015). No obstante, cuando se poseen tamaños de muestra grandes ambos enfoques generarán resultados similares (Kéry & Schaub 2012b; Kéry & Royle 2015). Otra ventaja del enfoque bayesiano permite mayor libertad en la parametrización del sistema (Tabla 1), por lo cual muchas extensiones del modelo básico se desarrollan bajo este enfoque (e.g. Modelos multi-especies, Guillera-Aroita et al. 2019).

6.2. Modelamiento estadístico

Cada modelo generado representa una hipótesis del efecto de las variables sobre el parámetro de interés, por lo cual pueden existir tantos modelos como covariables, que a su vez pueden variar en complejidad (número de covariables e interacciones por modelo). Para seleccionar un mejor modelo del set de candidatos, bajo el enfoque frecuentista generalmente se utiliza el criterio de información estadístico de Akaike (AIC) y su corrección para muestras pequeñas AIC_c (Aho et al. 2014; en bayesiano ver Hooten & Hobbs 2015). Debido a que los modelos de ocupación se componen de dos submodelos que describen procesos distintos (observacional y ecológico), es importante decidir cuál será el orden para ajustar los modelos candidatos. Esto se debe a que la estructura de un sub-modelo puede afectar la estructura del otro (Bromaghin et al. 2013). La opción más sencilla es modelar todas las posibles combinaciones de covariables para cada proceso al mismo tiempo. No obstante, cuando se tiene una gran cantidad de covariables y combinaciones, modelarlas en simultaneo es poco eficiente, y puede resultar en relaciones

espurias entre las covariables y los parámetros de respuesta (Anderson et al. 2001; Murray & Conner 2009; Kéry & Royle 2015). Por lo tanto, es posible optar por alguna de las siguientes estrategias:

Estrategia de sub-modelos secuenciales: Este enfoque aborda un proceso a la vez (ψ o p), de manera que la estructura de los sub-modelos subsecuentes dependerá de la estructura del sub-modelo escogido en el paso anterior. Por ejemplo, se ajusta un set de sub-modelos candidatos con covariables que influyen en p , una vez seleccionado él o los mejores modelos, se procede a ajustar los sub-modelos que influyen en ψ , dejando fija la estructura seleccionada anteriormente para p . En esta estrategia es necesario escoger cual proceso se modelará en primer lugar y aunque la mayoría de los autores modelan primero p , recientemente MacKenzie et al. (2017a) recomienda modelar ψ en primer lugar (Figura 4).

Estrategia de conjunto de modelos candidatos secundarios. Consiste en seleccionar de forma independiente los modelos candidatos para cada proceso, para posteriormente combinar los mejores modelos de cada proceso para su selección en una etapa final (Bromaghin et al. 2013). Es decir, se ajustan sub-modelos candidatos con covariables para p , mantenido ψ constante; e independientemente se modela ψ con covariables, manteniendo el parámetro p constante. Una vez seleccionados el o los mejores sub-modelos para cada proceso, se combinan para realizar una nueva selección (Figura 4).

Dependiendo de la complejidad de los modelos candidatos el umbral escogido de criterio de información puede afectar la selección del modelo final. Por ejemplo, utilizar un umbral de Δ AIC < 5 al escoger los mejores sub-modelos en cada etapa, puede ser eficaz para identificar sub-modelos con covariables importantes (Morin et al. 2020). Sin embargo, independientemente de la estrategia seleccionada la de encontrar un mejor modelo depende de si las covariables escogidas representan una hipótesis plausible respecto al proceso ecológico y la especie de estudio (Morin et al. 2020).

6.3. Evaluación del mejor modelo

Debido a la naturaleza relativa de los criterios de información es posible que el mejor modelo seleccionado del set de candidatos no explique gran parte de la variación que contienen los datos, por lo cual su capacidad predictiva será baja. Estas situaciones pueden darse debido a que las covariables escogidas no sean adecuadas, que exista una gran heterogeneidad de los datos o que la muestra no es lo suficientemente representativa (MacKenzie et al. 2017a). Por tal motivo, es recomendable utilizar una prueba estadística para determinar si aún existe variación que no es explicada por el modelo (Burnham & Anderson 2002; Kéry & Royle 2015; MacKenzie et al. 2017a). En el caso de los modelos de ocupación se puede aplicar la prueba de bondad de ajuste de MacKenzie & Bailey (2004). Esta prueba verifica la probabilidad de que los datos observados sean descritos por el modelo seleccionado. Si la prueba arroja un valor de umbral p mayor a 0.05 es razonable suponer que el modelo seleccionado se ajusta de manera correcta a los datos (MacKenzie & Bailey 2004; MacKenzie et al. 2017a). De manera complementaria, es posible explorar las inadecuaciones del modelo por medio de gráficos diagnósticos de

residuales para cada proceso (Warton et al. 2017; MacKenzie et al. 2017a; Wright et al. 2019). Estas aproximaciones tienen la ventaja de poder detectar problemas de correlación espacial o variables no informativas en los modelos de ocupación.

La sobre-dispersión de los datos también puede afectar el ajuste del modelo, y es considerada como la relación entre los estadísticos de la prueba chi de los datos observados y los datos esperados (Richards 2008). Si el valor es aproximadamente igual a uno, el modelo describe de manera adecuada los datos. Valores superiores a uno indican sobre-dispersión, es decir que existe mayor variación en los datos que la esperada por el modelo (MacKenzie & Bailey 2004; Richards 2008), mientras que valores menores a uno indican una variación menor de la esperada y por lo tanto sub-dispersión. Es posible aplicar criterios de información como el QuasiAIC para corregir la sobre-dispersión, pero la sub-dispersión generalmente es ignorada (Burnham & Anderson 2002; Richards 2008).



TABLA 1 Programas y paquetes de R para desarrollar y ajustar modelos de ocupación. MV: Máxima verosimilitud; EB: Enfoque bayesiano

Programa/ Paquete	Descripción	Enfoque	Ventaja	Desventaja	URL
<i>PRESENCE</i>	Programa para Windows especializado en modelos de ocupación	MV	Gran cantidad de modelos de ocupación e interfaz amigable	Algunos pasos poco intuitivos y menos versatilidad para manejar resultados	https://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html
<i>MARK</i>	Programa para ajustar modelos de captura-recaptura y de ocupación	MV	Diversidad de modelos e interfaz amigable	Menor versatilidad para manejar resultados	http://www.phidot.org/software/mark/
<i>E-SURGE</i>	Programa para ajustar diversos tipos de modelos	EB	Flexibilidad para construir los modelos	Poco intuitivo	http://occupancyinurgence.wikidot.com/
<i>Unmarked</i>	Paquete de R desarrollado para ajustar modelos jerárquicos incluidos modelos de ocupación	MV	Gran flexibilidad, disponibilidad de modelos y tutoriales en la red	Conocimientos previos de R	https://cran.r-project.org/web/packages/unmarked/index.html
<i>wiqid</i>	Paquete de R para ajustar modelos poblacionales incluidos modelos de ocupación	MV	Sintaxis sencilla	Variedad de modelos de ocupación limitada y requiere de conocimientos previos de R	https://cran.r-project.org/web/packages/wiqid/index.html
<i>RPresence</i>	Paquete de R basado en el programa PRESENCE	MV	PRESENCE en la versatilidad de R	No posee todos los modelos del programa y la sintaxis requiere experiencia en R	https://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html
<i>RMark</i>	Paquete de R basado en el programa MARK	MV	MARK en la versatilidad de R	No posee todos los modelos y la sintaxis requiere experiencia en R	https://cran.r-project.org/web/packages/RMark/index.html
<i>rjags/R2WinBUGS/R2OpenBUGS/jagsUI/nimble</i>	Paquetes que conectan el lenguaje de BUGS con R para ajustar cualquier tipo de modelo	EB	Flexibilidad total para construir los modelos bajo enfoque bayesiano	Requiere de conocimiento avanzado en R y BUGS	Asociado a cada paquete
<i>nimbleEcology</i>	Paquete en R para construir modelos jerárquicos	EB	Facilita la parametrización de modelos jerárquicos bajo enfoque bayesiano	Requiere de conocimiento en R y BUGS	https://cran.r-project.org/web/packages/nimbleEcology/index.html
<i>ubms</i>	Paquete para ajustar modelos jerárquicos con enfoque bayesiano	EB	Ventajas de enfoque bayesiano con la sintaxis sencilla de unmarked	Requiere conocimientos en R y no cuenta con todos los modelos de unmarked	https://cran.r-project.org/web/packages/ubms/index.html



7. CONCLUSIONES

Décadas de estudios han demostrado que la detectabilidad imperfecta es una característica inherente del muestreo con CT y por lo tanto un proceso que no debe ser ignorado (MacKenzie et al. 2002; Burton et al. 2015; Guillera-Aroita 2017). El uso de CT con modelos de ocupación se ha convertido en un campo promisorio con avances significativos en la ecología manejo y conservación de mamíferos (Tobler et al. 2015; Semper-Pascual et al. 2019; Thornton et al. 2020; Semper-Pascual et al. 2020). Sin embargo, la capacidad de generar resultados válidos o aplicables, no solo depende del conocimiento de los conceptos, supuestos y elementos del modelo.

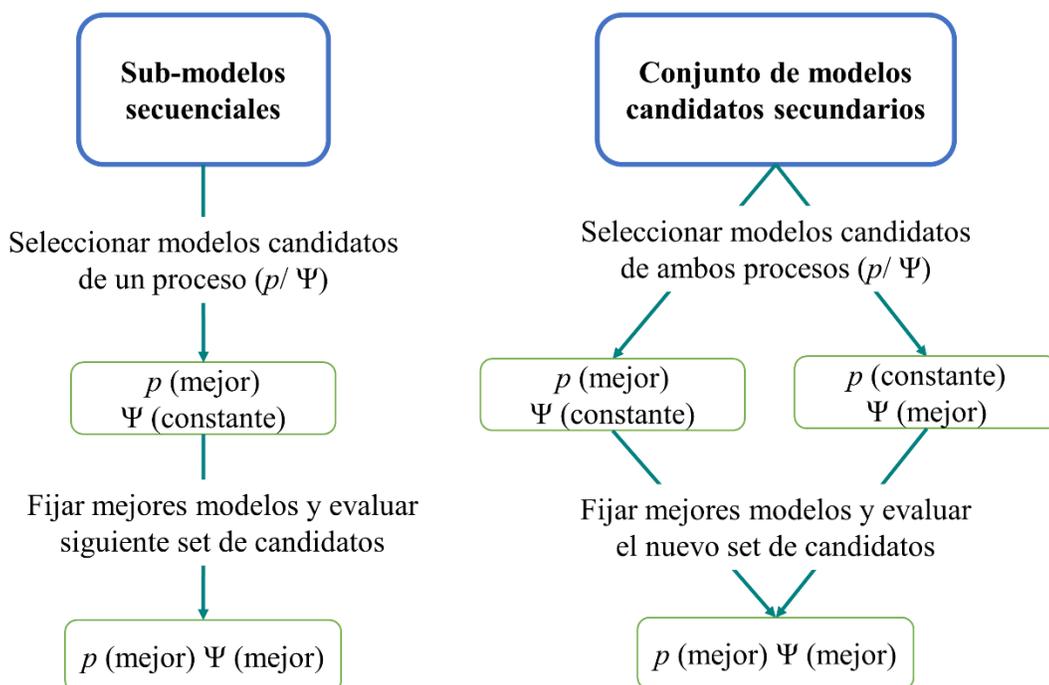


FIGURA 4. Estrategias de selección del mejor modelo por medio del criterio de información de Akaike. p : sub-modelos de la probabilidad de detección; Ψ : sub-modelos de la probabilidad de ocupación. Constante: hace referencia al sub-modelo con ausencia de covariables. (mejor): hace referencia al mejor o mejores sub-modelos seleccionados de un set de candidatos.

También requiere de la correcta articulación de los objetivos, la hipótesis ecológica planteada y el alcance e interpretación de los parámetros estimados. Por ello, la investigación que pretenda hacer uso de este tipo de modelos estadísticos, debe estar enmarcada dentro de una teoría ecológica que permita identificar la escala y el nivel de organización en que la hipótesis del sistema tenga sentido o pueda ser contrastada (Chave 2013; Guillera-Aroita et al. 2015; Hofmeester et al. 2019). De lo contrario, se corre el riesgo de que el valor estimado de ocupación no represente más que un número abstracto, cuya interpretación para la investigación, la conservación y manejo de poblaciones, carezca de un sentido práctico o ecológico.

8. AGRADECIMIENTOS

G.A.P. y K.L.V. agradecen al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (CONACyT) por la beca otorgada (G.A.P.: 865148 K.L.V.:862903). Agradecemos a José Jiménez, Verónica Farias y Wesley Dáttilo por las revisiones y comentarios realizados a las primeras versiones del manuscrito.

9. REFERENCIAS

- Aho K, Derryberry D, Peterson T. 2014. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology*. 95(3):631–636. <https://doi.org/10.1890/13-1452.1>
- Anderson DR, Burnham KP, Gould WR, Cherry S. 2001. Concerns about finding effects that are actually spurious. *Wildlife Society Bulletin 1973-2006*. 29(1):311–316. <https://www.jstor.org/stable/3784014>
- Archaux F, Henry P-Y, Gimenez O. 2012. When can we ignore the problem of imperfect detection in comparative studies? *Methods in Ecology and Evolution*. 3(1):188–194. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00142.x>
- Bailey LL, MacKenzie DI, Nichols JD. 2014. Advances and applications of occupancy models. *Methods in Ecology and Evolution*. 5(12):1269–1279. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12100>
- Broadley K, Burton AC, Avgar T, Boutin S. 2019. Density-dependent space use affects interpretation of camera trap detection rates. *Ecology and evolution*. 9(24): 14031-14041. <https://doi.org/10.1002/ece3.5840>
- Bromaghin JF, McDonald TL, Amstrup SC. 2013. Plausible combinations: An improved method to evaluate the covariate structure of Cormack-Jolly-Seber mark-recapture models. *Open Journal of Ecology*. 3(1): 12. <https://doi.org/10.4236/oje.2013.31002>
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. New York: Springer-Verlag.
- Burton AC, Neilson E, Moreira D, Ladle A, Steenweg R, Fisher JT, Bayne E, Boutin S. 2015. Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*. 52(3):675–685. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12432>
- Buyaskas M, Evans BE, Mortelliti A. 2020. Assessing the effectiveness of attractants to increase camera trap detections of North American mammals. *Mammalian Biology*. 100(1):91–100. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00011-3>
- Caravaggi A, Banks PB, Burton AC, Finlay CMV, Haswell PM, Hayward MW, Rowcliffe MJ, Wood MD. 2017. A review of camera trapping for conservation behaviour research. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. 3(3):109–122. <https://doi.org/10.1002/rse2.48>
- Charbonnel A, D'Amico F, Besnard A, Blanc F, Buisson L, Némoz M, Laffaille P. 2014. Spatial replicates as an alternative to temporal replicates for occupancy modelling when surveys are based on linear features of the landscape. *Journal of Applied Ecology*. 51(5):1425–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12301>
- Chave J. 2013. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*. 16(s1):4–16. <https://doi.org/10.1111/ele.12048>

-
- Clare J, McKinney ST, DePue JE, Loftin CS. 2017. Pairing field methods to improve inference in wildlife surveys while accommodating detection covariance. *Ecological Applications*. 27(7):2031–2047. <https://doi.org/10.1002/eap.1587>
- Cusack JJ, Dickman AJ, Rowcliffe JM, Carbone C, Macdonald DW, Coulson T. 2015. Random versus Game Trail-Based Camera Trap Placement Strategy for Monitoring Terrestrial Mammal Communities. *PLOS ONE*. 10(5):e0126373. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126373>
- Dénes FV, Silveira LF, Beissinger SR. 2015. Estimating abundance of unmarked animal populations: accounting for imperfect detection and other sources of zero inflation. *Methods in Ecology and Evolution*. 6(5):543–556. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12333>
- Efford MG, Dawson DK. 2012. Occupancy in continuous habitat. *Ecosphere*. 3(4):art32. <https://doi.org/10.1890/ES11-00308.1>
- Ellis MM, Ivan JS, Tucker JM, Schwartz MK. 2015. rSPACE: Spatially based power analysis for conservation and ecology. *Methods in Ecology and Evolution*. 6(5):621–625. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12369>
- Ellison AM. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters*. 7(6):509–520. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00603.x>
- Ferreras P, Díaz-Ruiz F, Monterroso P. 2018. Improving mesocarnivore detectability with lures in camera-trapping studies. *Wildlife Research*. 45(6):505–517. <https://doi.org/10.1071/WR18037>
- Findlay MA, Briers RA, White PJC. 2020. Component processes of detection probability in camera-trap studies: understanding the occurrence of false-negatives. *Mammal Research*. 65(2):167–180. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00478-y>
- Gálvez N, Guillera-Arroita G, Morgan BJT, Davies ZG. 2016. Cost-efficient effort allocation for camera-trap occupancy surveys of mammals. *Biol Conserv*. 204:350–359. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.019>
- Geyle HM, Stevens M, Duffy R, Greenwood L, Nimmo DG, Sandow D, Thomas B, White J, Ritchie EG. 2020. Evaluation of camera placement for detection of free-ranging carnivores; implications for assessing population changes. *Ecological Solutions and Evidence*. 1(1):e12018. <https://doi.org/10.1002/2688-8319.12018>
- Graham MH. 2003. Confronting Multicollinearity in Ecological Multiple Regression. *Ecology*. 84(11):2809–2815. <https://doi.org/10.1890/02-3114>
- Guillera-Arroita G, Ridout MS, Morgan BJ. 2010. Design of occupancy studies with imperfect detection. *Methods in Ecology and Evolution*. 1(2):131–139. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00017.x>
- Guillera-Arroita G, Morgan BJ, Ridout MS, Linkie M. 2011. Species occupancy modeling for detection data collected along a transect. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics*. 16(3):301–317. <https://doi.org/10.1007/s13253-010-0053-3>
- Guillera-Arroita G, Ridout MS, Morgan BJT, Linkie M. 2012. Models for species-detection data collected along transects in the presence of abundance-induced heterogeneity and clustering in the detection process. *Methods in Ecology and Evolution*. 3(2):358–367. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00159.x>
- Guillera-Arroita G, Lahoz-Monfort JJ. 2012. Designing studies to detect differences in species occupancy: power analysis under imperfect detection. *Methods in Ecology and Evolution*. 3(5):860–869. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00225.x>

-
- Guillera-Arroita G, Lahoz-Monfort JJ, MacKenzie DI, Wintle BA, McCarthy MA. 2014. Ignoring Imperfect Detection in Biological Surveys Is Dangerous: A Response to ‘Fitting and Interpreting Occupancy Models’. *PLoS ONE*. 9(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099571>
- Guillera-Arroita G, Lahoz-Monfort JJ, Elith J, Gordon A, Kujala H, Lentini PE, McCarthy MA, Tingley R, Wintle BA. 2015. Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography*. 24(3):276–292. <https://doi.org/10.1111/geb.12268>
- Guillera-Arroita G. 2017. Modelling of species distributions, range dynamics and communities under imperfect detection: advances, challenges and opportunities. *Ecography*. 40(2):281–295. <https://doi.org/10.1111/ecog.02445>
- Guillera-Arroita G, Kéry M, Lahoz-Monfort JJ. 2019. Inferring species richness using multispecies occupancy modeling: Estimation performance and interpretation. *Ecology and Evolution*. 9(2):780–792. <https://doi.org/10.1002/ece3.4821>
- Gulbrandsen P, Schroeder TV, Milerad J, Nylenna M. 2002. Paper or screen, mother tongue or English: which is better? A randomized trial. *JAMA*. 287(21):2851–2853. <https://doi.org/10.1001/jama.287.21.2851>
- Hamel S, Killengreen ST, Henden J-A, Eide NE, Roed-Eriksen L, Ims RA, Yoccoz NG. 2013. Towards good practice guidance in using camera-traps in ecology: influence of sampling design on validity of ecological inferences. *Methods in Ecology and Evolution*. 4(2):105–113. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00262.x>
- Hayes DB, Monfils MJ. 2015. Occupancy modeling of bird point counts: Implications of mobile animals. *Journal of Wildlife Management*. 79(8):1361–1368. <https://doi.org/10.1002/jwmg.943>
- Heilbrun RD, Silvy NJ, Peterson MJ, Tewes ME. 2006. Estimating bobcat abundance using automatically triggered cameras. *Wildlife Society Bulletin*. 34(1):69–73. [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2006\)34\[69:EBAUAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2006)34[69:EBAUAT]2.0.CO;2)
- Hines JE, Nichols JD, Royle JA, MacKenzie DI, Gopalaswamy AM, Kumar NS, Karanth KU. 2010. Tigers on trails: occupancy modeling for cluster sampling. *Ecological Applications*. 20(5):1456–1466. <https://doi.org/10.1890/09-0321.1>
- Hines JE. 2012. PRESENCE- Software to estimate patch occupancy and related parameters. (USGS PWRRC). <http://www.mbrpwr.usgs.gov/software/presence.html>
- Hofmeester TR, Crowsigt JPGM, Odden J, Andrén H, Kindberg J, Linnell JDC. 2019. Framing pictures: A conceptual framework to identify and correct for biases in detection probability of camera traps enabling multi-species comparison. *Ecology and Evolution*. 9(4):2320–2336. <https://doi.org/10.1002/ece3.4878>
- Hooten MB, Hobbs NT. 2015. A guide to Bayesian model selection for ecologists. *Ecological Monographs*. 85(1):3–28. <https://doi.org/10.1890/14-0661.1>
- Johnson DS, Conn PB, Hooten MB, Ray JC, Pond BA. 2013. Spatial occupancy models for large data sets. *Ecology*. 94(4), 801-808. <https://doi.org/10.1890/12-0564.1>
- Kays R, Slauson K. 2008. Remote cameras. In: Long EA, MacKay P, Zielinski J, Ray C, editors. *Noninvasive Survey Methods for Carnivores*. Washington DC.: Island Press.
- Kays R, Arbogast BS, Baker-Whatton M, Beirne C, Boone HM, Bowler M, Burneo SF, Cove MV, Ding P, Espinosa S. 2020. An empirical evaluation of camera trap study design: how many, how long, and when? *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13370>

-
- Kellner KF, Swihart RK. 2014. Accounting for Imperfect Detection in Ecology: A Quantitative Review. *PLoS ONE*. 9(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111436>
- Kendall WL, White GC. 2009. A cautionary note on substituting spatial subunits for repeated temporal sampling in studies of site occupancy. *Journal of Applied Ecology*. 46(6):1182–1188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01732.x>
- Kéry M, Schaub M. 2012a. Chapter 13 - Estimation of occupancy and species distributions from detection/nondetection data in metapopulation designs using site-occupancy models. En: Kéry M, Schaub M, editores. *Bayesian population analysis using WinBUGS*. Boston: Academic Press. p. 413–461 <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387020-9.00013-4>
- Kéry M, Schaub M. 2012b. Chapter 2 - Brief introduction to bayesian statistical modeling. En: Kéry M, Schaub M, editores. *Bayesian population analysis using WinBUGS*. Boston: Academic Press. p. 23–45. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387020-9.00002-X>
- Kéry M, Royle A. 2015. *Applied Hierarchical modeling in ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS - 1st Edition*. Elsevier.
- Kolowski JM, Forrester TD. 2017. Camera trap placement and the potential for bias due to trails and other features. *PLOS ONE*. 12(10):e0186679. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186679>
- Lizcano DJ. 2020. Simulación y análisis de ocupación. Entendiendo las simulaciones y el modelo básico de ocupación. Versión 1. <http://doi.org/10.5281/zenodo.4028019>
- Long RA, Zielinski WJ, Long R, MacKay P, Zielinski W, Ray J. 2008. Designing effective noninvasive carnivore surveys. In: *Noninvasive survey methods for carnivores*. Island Press. p. 8–44.
- MacKenzie, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Andrew Royle J, Langtimm CA. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*. 83(8):2248–2255. [http://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)
- MacKenzie DI, Nichols JD, Hines JE, Knutson MG, Franklin AB. 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*. 84(8):2200–2207. <https://doi.org/10.1890/02-3090>
- MacKenzie DI, Bailey LL. 2004. Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. 9(3):300–318. <https://doi.org/10.1198/108571104X3361>
- Mackenzie DI, Royle JA. 2005. Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology*. 42(6):1105–1114. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01098.x>
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE. 2017a. Chapter 4 - Basic Presence/Absence Situation. En: MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE, editores. *Occupancy Estimation and Modeling (Second Edition)*. Boston: Academic Press. p. 115–215. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407197-1.00006-5>
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE. 2017b. Chapter 11 - Design of Single-Season Occupancy Studies. In: MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE, editors. *Occupancy Estimation and Modeling (Second Edition)*. Boston: Academic Press. p. 439–476. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407197-1.00015-6>
- MacKenzie, Nichols J, Royle A, Pollock KH, Bailey LL, Hines J. 2017c. *Occupancy Estimation and Modeling*. 2nd ed. Elsevier.

-
- Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR, Kuhnert PM, Field SA, Low-Choy SJ, Tyre AJ, Possingham HP. 2005. Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters*. 8(11):1235–1246. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00826.x>
- McCallum J. 2013. Changing use of camera traps in mammalian field research: habitats, taxa and study types. *Mammal Reviews*. 43(3):196–206. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2012.00216.x>
- Meek PD, Ballard GA, Falzon G. 2016. The higher you go the less you will know: placing camera traps high to avoid theft will affect detection. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. 2(4):204–211. <https://doi.org/10.1002/rse2.28>
- Moriarty KM, Linnell MA, Thornton JE, Watts GW. 2018. Seeking efficiency with carnivore survey methods: A case study with elusive martens. *Wildlife Society Bulletin*. 42(3):403–413. <https://doi.org/10.1002/wsb.896>
- Morin DJ, Yackulic CB, Diffendorfer JE, Lesmeister DB, Nielsen CK, Reid J, Schaub EM. 2020. Is your ad hoc model selection strategy affecting your multimodel inference? *Ecosphere*. 11(1):e02997. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2997>
- Murray DL, Bastille-Rousseau G, Beaty LE, Hornseth ML, Row JR, Thornton D. 2020. From Research Hypothesis to Model Selection: A Strategy for Robust Inference in Population Ecology. In: Murray DL, Sandercock B, editors. *Population Ecology in Practice*. Jhon Wiley & Sons. p. 448.
- Murray K, Conner MM. 2009. Methods to quantify variable importance: implications for the analysis of noisy ecological data. *Ecology*. 90(2):348–355. <https://doi.org/10.1890/07-1929.1>
- Neilson EW, Avgar T, Burton AC, Broadley K, Boutin S. 2018. Animal movement affects interpretation of occupancy models from camera-trap surveys of unmarked animals. *Ecosphere*. 9(1):e02092. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2092>
- Nichols JD, Bailey LL, Jr AFO, Talancy NW, Grant EHC, Gilbert AT, Annand EM, Husband TP, Hines JE. 2008. Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. *Journal of Applied Ecology*. 45(5):1321–1329. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01509.x>
- Noon BR, Bailey LL, Sisk TD, Mckelvey KS. 2012. Efficient Species-Level Monitoring at the Landscape Scale. *Conservation Biology*. 26(3):432–441. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01855.x>
- O’Connell AF, Nichols JD, Karanth KU. 2010. *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Springer Science & Business Media.
- O’Connell AF, Bailey LL. 2011. Inference for Occupancy and Occupancy Dynamics. In: O’Connell AF, Nichols JD, Karanth KU, editors. *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Tokyo: Springer Japan. p. 191–204. https://doi.org/10.1007/978-4-431-99495-4_11
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria (R Foundation for Statistical Computing,). <http://www.R-project.org/>
- Ramírez-Castañeda V. 2020. Disadvantages in preparing and publishing scientific papers caused by the dominance of the English language in science: The case of Colombian researchers in biological sciences. *PLoS ONE*. 15(9):e0238372. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0238372>
- Richards SA. 2008. Dealing with overdispersed count data in applied ecology. *Journal of Applied Ecology*. 45(1):218–227. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01377.x>
- Rovero F, Zimmermann F. 2016. *Camera trapping for wildlife research*. Pelagic Publishing Ltd.

-
- Rowcliffe JM, Field J, Turvey ST, Carbone C. 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*. 45(4):1228–1236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01473.x>
- Rowcliffe JM, Kays R, Kranstauber B, Carbone C, Jansen PA. 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*. 5(11):1170–1179. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12278>
- Rowcliffe JM. 2017. Key frontiers in camera trapping research. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. 3(3):107–108. <https://doi.org/10.1002/rse2.65>
- Royle JA, Nichols JD. 2003. Estimating abundance from repeated presence–absence data or point counts. *Ecology*. 84(3):777–790. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0777:EAFRPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0777:EAFRPA]2.0.CO;2)
- Royle JA, Dorazio RM. 2009. 2 - Essentials of statistical inference. En: Royle JA, Dorazio RM, editores. *Hierarchical Modeling and Inference in Ecology*. San Diego: Academic Press. p. 27–82. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374097-7.00004-1>
- Schank CJ, Cove MV, Kelly MJ, Mendoza E, O’Farrill G, Reyna-Hurtado R, Meyer N, Jordan CA, González-Maya JF, Lizcano DJ, et al. 2017. Using a novel model approach to assess the distribution and conservation status of the endangered Baird’s tapir. *Diversity and Distribution*. 23(12):1459–1471. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374097-7.00004-1>
- Semper-Pascual A, Decarre J, Baumann M, Busso JM, Camino M, Gómez-Valencia B, Kuemmerle T. 2019. Biodiversity loss in deforestation frontiers: Linking occupancy modelling and physiological stress indicators to understand local extinctions. *Biological Conservation*. 236:281–288. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.050>
- Semper-Pascual A, Decarre J, Baumann M, Camino M, Di Blanco Y, Gómez-Valencia B, Kuemmerle T. 2020 Aug 20. Using occupancy models to assess the direct and indirect impacts of agricultural expansion on species’ populations. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-02042-1>
- Shannon G, Lewis JS, Gerber BD. 2014. Recommended survey designs for occupancy modelling using motion-activated cameras: insights from empirical wildlife data. *PeerJ*. 2. <https://doi.org/10.7717/peerj.532>
- Sollmann R. 2018. A gentle introduction to camera-trap data analysis. *Afr J Ecol*. 56(4):740–749. <https://doi.org/10.1111/aje.12557>
- Steenweg R, Whittington J, Hebblewhite M, Forshner A, Johnston B, Petersen D, Shepherd B, Lukacs PM. 2016. Camera-based occupancy monitoring at large scales: Power to detect trends in grizzly bears across the Canadian Rockies. *Biological Conservation*. 201:192–200. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.020>
- Steenweg R, Hebblewhite M, Kays R, Ahumada J, Fisher JT, Burton C, Townsend SE, Carbone C, Rowcliffe JM, Whittington J. 2017. Scaling-up camera traps: Monitoring the planet’s biodiversity with networks of remote sensors. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 15(1):26–34. <https://doi.org/10.1002/fee.1448>
- Steenweg R, Hebblewhite M, Whittington J, Lukacs P, McKelvey K. 2018. Sampling scales define occupancy and underlying occupancy–abundance relationships in animals. *Ecology*. 99(1):172–183. <https://doi.org/10.1002/ecy.2054>

- Steenweg R, Hebblewhite M, Whittington J, McKelvey K. 2019. Species-specific differences in detection and occupancy probabilities help drive ability to detect trends in occupancy. *Ecosphere*. 10(4):e02639. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2639>
- TEAM N. 2011. Terrestrial vertebrate protocol implementation manual, v. 3.1. Arlington, VA, USA: Centre for applied biodiversity science, Conservation International.
- Thornton D, Reyna R, Perera-Romero L, Radachowsky J, Hidalgo-Mihart MG, Garcia R, McNab R, Mcloughlin L, Foster R, Harmsen B, et al. 2020. Precipitous decline of white-lipped peccary populations in Mesoamerica. *Biological Conservation*. 242:108410. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108410>
- Tobler MW, Carrillo-Percestequi SE, Powell G. 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*. 25(3):261–270. <https://doi.org/10.1017/S0266467409005896>
- Tobler MW, Hartley AZ, Carrillo-Percestequi SE, Powell GVN. 2015. Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap data. *Journal of Applied Ecology*. 52(2):413–421. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12399>
- Tourani M, Brøste EN, Bakken S, Odden J, Bischof R. 2020. Sooner, closer, or longer: detectability of mesocarnivores at camera traps. *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/jzo.12828>
- Trolliet F, Huynen M-C, Vermeulen C, Hambuckers A. 2014. Use of camera traps for wildlife studies. A review. *BASE*. <https://popups.uliege.be/443/1780-4507/index.php?id=11542>
- Ullas Karanth K, Nichols JD. 2010. Chapter 18 - Non-invasive Survey Methods for Assessing Tiger Populations. In: Tilson R, Nyhus PJ, editors. *Tigers of the World (Second Edition)*. Boston: William Andrew Publishing. (Noyes Series in Animal Behavior, Ecology, Conservation, and Management). p. 241–261. <https://doi.org/10.1016/B978-0-8155-1570-8.00018-9>
- Warton DI, Stoklosa J, Guillera-Arroita G, MacKenzie DI, Welsh AH. 2017. Graphical diagnostics for occupancy models with imperfect detection. *Methods in Ecology and Evolution*. 8(4):408–419. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12761>
- Wearn OR, Glover-Kapfer P. 2017. *Camera-trapping for conservation: a guide to best practices*. 1st ed. Woking, United Kingdom: WWF conservation technology series.
- Wearn OR, Glover-Kapfer P. 2019. Snap happy: camera traps are an effective sampling tool when compared with alternative methods. *Royal Society open science*. 6(3):181748. <https://doi.org/10.1098/rsos.181748>
- Wright WJ, Irvine KM, Higgs MD. 2019. Identifying occupancy model inadequacies: can residuals separately assess detection and presence? *Ecology*. 100(6):e02703. <https://doi.org/10.1002/ecy.2703>

Editor: Andrés Felipe Suárez-Castro

Recibido: 2020-12-03

Revisado: 2021-02-12

Aceptado: 2021-05-03

Publicado: 2021-06-04