



Índice de abundancia relativa y tasa de encuentro con trampas cámara: conceptos, limitaciones y alternativas

Salvador Mandujano^{1*} 

¹ Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, Xalapa 91070, Ver., México.

* Correspondencia: salvador.mandujano@inecol.mx

Resumen

El monitoreo de fauna silvestre se basa en conteos directos o indirectos de animales o sus rastros, en unidades de muestreo (cámaras, transectos, trampas, redes, grabadores, u otro). Los conteos por unidad o esfuerzo de muestreo se expresan como tasa de encuentro, tasa fotográfica, tasa de captura, etc. Cuando se asume que la tasa está relacionada con el tamaño poblacional, entonces es considerada como un índice de abundancia relativa (IAR). Los cuales son empleados como alternativa a las estimaciones absolutas de la abundancia o densidad. Los IAR son utilizados para monitorear el cambio de una población a través del tiempo, o bien para comparar poblaciones de la misma especie en localidades diferentes. Con el incremento en el uso de las trampas cámara se ha popularizado el cálculo de los IAR para todas las especies fotografiadas en el área de estudio. Sin embargo, se debe tener precaución con esta interpretación ya que los IAR están sesgados por la detectabilidad que varía entre especies. En este artículo se 1) revisa las definiciones, los supuestos y las limitaciones de los IAR; 2) explica la diferencia conceptual entre los IAR y las tasas de encuentro; 3) enfatiza la importancia de la probabilidad de detección como factor que afecta a los conteos y por ende a las tasas de encuentro; 4) sugiere usar los IAR solo para comparar a la misma especie temporal y espacialmente, mientras que la tasa de encuentro usarla para comparar entre especies; y 5) sugiero algunas alternativas de análisis estadísticos basados en modelos jerárquicos. Este artículo pretende aclarar que, si bien los IAR y las tasas de encuentro aritméticamente se calculan empleando la misma fórmula, conceptualmente son diferentes. La tasa de encuentro se puede interpretar como un IAR, solo si satisfacen los supuestos de 1) los conteos están correlacionados lineal y positivamente con la abundancia, y 2) la detección no varía a través del tiempo o entre localidades geográficas. Sin embargo, usualmente se desconoce si estos supuestos se cumplen para todas las especies en el área de estudio. Por lo tanto, se sugiere solo emplear a los IAR para monitorear cambios poblacionales de una misma especie a través del tiempo y espacio, y en lo posible evitar comparar entre especies con diferente detectabilidad.

Palabras clave: monitoreo, tamaño poblacional, detectabilidad, modelos.

Abstract

Wildlife monitoring is based on counts (direct of animals or indirect of their tracks) in sampling units (cameras, transects, traps, nets, recorders, or others). Counts per unit or sampling effort are expressed as rates (encounter rate, photographic rate, capture rate, or other). When it is assumed

that the rate is related to population size, then it is considered an index of relative abundance (RAI). RAIs have a long tradition in population monitoring of wildlife and are used as an alternative when absolute estimates of abundance or density are not required. By applying similar sampling designs, RAIs are used to monitor the change of a population over time or to compare populations of the same species in different locations. With the increase in the use of camera traps, the calculation of RAIs for all species photographed in the study area has become popular. The RAIs are then assumed to reflect differences in abundance between species. Caution should be taken with this interpretation as RAIs are biased by detectability that varies between species. This article aims to: 1) briefly review the definitions, assumptions, and limitations of RAIs; 2) explain the conceptual difference between RAIs and encounter rates; 3) emphasize the importance of detection probability as a factor affecting counts and therefore encounter rates; 4) use the RAI only to compare the same species temporally and spatially, while the encounter rate is used to compare between species; and 5) suggest some alternatives for statistical analysis based on hierarchical models. Essentially, this article aims to clarify that while RAIs and encounter rates are arithmetically calculated using the same formula, conceptually they are different. The encounter rate can be interpreted as an RAI only if it satisfies the assumptions that 1) counts are linearly and positively correlated with abundance, and 2) detection does not vary over time or between geographic localities. However, whether these assumptions hold for all species in the study area is usually unknown. Therefore, it is suggested only to use RAIs to monitor population changes of the same species over time and space, and if possible avoid comparing between species with different detectability.

Keywords: monitoring, population size, detectability, models.

1. INTRODUCCIÓN

La ecología es el estudio de los factores que determinan la distribución y abundancia de las especies y tiene importantes implicaciones para el manejo y conservación de la fauna silvestre (Krebs 1985, Caughley & Sinclair 1994, Kéry & Royle 2016). La abundancia poblacional se estima empleando diferentes métodos de campo y modelos de análisis estadísticos (Greenwood & Robinson 2006). La información sobre la abundancia se utiliza con diferentes propósitos como: 1) monitorear cambios de una población a través del tiempo, 2) conocer el estado de conservación en un momento dado, 3) comparar entre poblaciones de la misma especie habitando en localidades diferentes, 4) indicador de la calidad e integridad del hábitat, 5) definir cuotas de cacería sustentable, 6) indicador del éxito de la aplicación de planes de manejo para la protección de la población de interés y de mejoramiento del hábitat, entre algunos (Ojasti & Dallmeier 2000).

Usualmente es complicado estimar la abundancia absoluta (N , número total de individuos) o la densidad (D , número promedio de individuos por unidad de área) ya que demandan una mayor logística en campo y en el análisis de datos. En tales situaciones resulta más útil emplear los llamados índices de abundancia relativa (IAR) los cuales tienen una larga tradición en el monitoreo de la fauna (Caughley 1977). Aunque no exclusivamente, es común emplear estos índices para especies “raras” o con baja abundancia poblacional (Conn et al. 2004). Esencialmente, los IAR se usan para comparar la población de una especie en el área de estudio en diferentes periodos (meses, estaciones o épocas, años), o para comparar diferentes poblaciones de la misma especie, pero en diferentes localidades, tipos de hábitat u otra clasificación espacial (Lancia et al. 1994). Los índices se basan en información proveniente de conteos directos de animales o de conteos indirectos de sus rastros y se expresan por unidad o esfuerzo de muestreo (distancia, tiempo, captura, u otro). Un aspecto fundamental para que la comparación de los índices sea válida, es que se deben obtener los datos con diseños de muestreo y métodos de conteos similares en condiciones ambientales comparables (Caughley 1977). Algunos

Índices clásicos son los basados en conteos de huellas de carnívoros en estaciones olfativas (Linhart & Knowlton 1975, Conner et al. 1983), conteos de nidos, madrigueras y senderos (McCaffery 1976, Mathewson et al. 2008), conteos de huellas y de grupos fecales de cérvidos (Neff 1968, Mandujano 2005, Forsyth et al. 2007, Gomez-Valencia & Montenegro 2016, Mooty et al. 1984, Acevedo et al. 2010, Rivero et al. 2004), lepóridos (Rizo-Aguilar et al. 2015, Marchandeu et al. 2006), canguros (Coulson & Raines 1985), elefantes (Barnes 2001), y marmotas (Karels et al. 2004), por mencionar solo algunos.

Las trampas cámara se emplean para obtener información de mamíferos medianos y grandes (Tobler et al. 2008, Fleming et al. 2014, Boitani 2016). Para una introducción general del uso del fototrampeo para el estudio de mamíferos y fauna en general se puede consultar en diversos trabajos (Mandujano 2017, Lizcano 2018). A partir de las fotos obtenidas, es común calcular el IAR para cada especie en el área de estudio (O'Brien 2011, Lijun et al. 2019, Mandujano 2019a). Por ejemplo, en estudios en el Neotrópico los IAR se han calculado para diferentes especies de ungulados (Pérez-Irineo & Santos-Moreno 2016), felinos (Monroy-Vilchis et al. 2009) y cánidos (Álvarez-Córdova et al. 2022), por mencionar solo algunos. Considerando que las cámaras capturan fotografías, los IAR son usados como una medida de contribución relativa de cada especie a la comunidad (ya sea en términos de número de registros o de individuos) para estimar índices de diversidad basados en abundancia (Pérez-Irineo & Santos-Moreno 2012, Ríos-Solís et al. 2021, Soto-Werschitz et al. 2023). Otro ejemplo de uso de los IAR es como un estimativo de la disponibilidad de presas para depredadores (Burgas et al. 2014, Montalvo et al. 2023). También los IAR se utilizan en estudios sobre uso y selección de hábitat, patrones de actividad, ocupación, co-ocurrencia de especies, entre algunos (Arroyo-Arce et al. 2017, Blake et al. 2017, Buenrostro et al. 2020, Quispe-Lopez et al. 2021, Viscarra et al. 2022). Además, esta técnica puede aplicarse en estudios de posibles presiones humanas y acciones de conservación (Martin et al. 2012, Mendes-Oliveira et al. 2017, Torres-Porras et al. 2017, Pardo et al. 2018, Stachowicz et al. 2020).

Usualmente, con las fotos obtenidas en las trampas cámara es muy común emplear los IAR para comparar entre especies. Sin embargo, se debe tener mucha precaución para concluir que las diferencias entre los valores de los IAR reflejan diferencias en la abundancia de las poblaciones (Archaux et al. 2012, Mann et al. 2015). Esto se debe a que la detectabilidad es diferente entre las especies (Broadley et al. 2019, MacKenzie & Kendall 2002, Conn et al. 2004, White 2005, McIntyre et al. 2020). Es decir, para que la comparación entre especies sea estadísticamente válida se debería calibrar o corregir los IAR con la probabilidad de detección (Sollmann et al. 2013). Sin embargo, los modelos actuales para calcular el IAR no consideran este aspecto.

Este artículo tiene como objetivos: 1) revisar brevemente las definiciones, supuestos principales, y las limitaciones de los IAR; 2) explicar la diferencia conceptual entre los IAR y las tasas de encuentro; 3) enfatizar la importancia de la probabilidad de detección como factor que afecta a los conteos y por ende a las tasas de encuentro; 4) emplear los IAR solo para comparar a la misma especie temporal y espacialmente, mientras que la tasa de encuentro usarla para comparar entre especies; y 5) sugerir algunas alternativas de análisis basados en modelos lineales generalizados y modelos jerárquicos.

2. CONCEPTOS Y SUPUESTOS DE LOS IAR

De acuerdo al diccionario de la Real Academia Española, dos definiciones de la palabra "índice" particularmente útiles en el contexto del trabajo ecológico son: "*Indicio o señal*

de algo”, y “Expresión numérica de la relación entre dos cantidades”. Existen varios ejemplos del empleo de índices en ecología como: índices de diversidad (alfa, beta, gama), índice de Shannon-Wiener, índice de Simpson, índice de Pielou, índice de valor de importancia, índice de traslape de nicho de Pianka, índice de idoneidad de hábitat, índice de integridad ecológica, índice de capital natural, entre los más populares. En particular, los IARs sirven para monitorear especies a nivel poblacional. Por otra parte, la palabra “tasa” se define como “Relación entre dos magnitudes”. En el trabajo ecológico, particularmente en el monitoreo de poblaciones de fauna silvestre, los conteos directos de animales o indirectos de sus rastros por unidad de muestreo, se pueden expresar como tasas. Estas tasas han sido nombradas de diferentes formas: tasa fotográfica, tasa de encuentro, tasa de captura, tasa de detección, entre algunas. Algunos ejemplos son el número promedio de huellas de venados por kilómetro de recorrido; la frecuencia de visitas de coyotes en estaciones olfativas; el número de grupos fecales de conejos por parcela de muestreo; el número de cantos de una especie de ave durante un intervalo de minutos. Particularmente, con trampas cámara se expresa como el número promedio de fotos de una especie por cámara en 100 días de muestreo. Para profundizar sobre varios conceptos relacionados al monitoreo poblacional de fauna silvestre, se sugiere consultar a Caughley (1977), Davis & Winstead (1980), Lancia et al. (1994), Ojasti & Dallmeier (2000), Greenwood & Robinson (2006), O' Brien (2011), y McClintock & Thomas (2020).

Para entender qué son y cómo se interpretan los IAR se debe considerar que el censo completo o conteo de todos los individuos en una población, no es una práctica común para la mayoría de las especies de fauna silvestre. Usualmente se cuenta solo una fracción de individuos (C o n) de la población y se estima la abundancia (N) basado en inferencias estadísticas (Davis & Winstead 1980). En casos muy particulares, todos los individuos son detectados ($p \equiv 1.0$) en las unidades de muestreo (por ejemplo, en transectos de franja, en puntos de conteos con radio definido, en cuadrantes). Sin embargo, en la mayoría de las situaciones la probabilidad de detección (p) es menor a 1. Por lo tanto, el número esperado (E) de conteos es:

$$E(C) = Np \quad (\text{Ec.1}).$$

Cuando se estima la probabilidad de detección la abundancia se obtiene como:

$$N = \frac{C}{p} \quad (\text{Ec.2}).$$

De acuerdo a la Ecuación 2, a medida que la detección se aproxima a un valor de 1.0 se asume que los conteos (C) son un buen indicador de la abundancia (Kéry & Royle 2020). A partir de ésta última ecuación, en la Figura 1 se muestra el efecto que puede tener la probabilidad de detección sobre la estimación de la abundancia. A medida que la probabilidad de detección disminuye ($p < 1.0$), la abundancia se sobrestima, es decir, está sesgada. Por el contrario, conforme la detección es mayor el sesgo en la estimación de N disminuye. Por supuesto, en los monitoreos en campo es evidente que la abundancia real de la población no se conoce. Por lo tanto, se desconoce la magnitud del sesgo, pero conforme $p \approx 1.0$ el sesgo es menor (MacKenzie & Kendall 2002). Lo esencial es obtener un estimador de la detección.

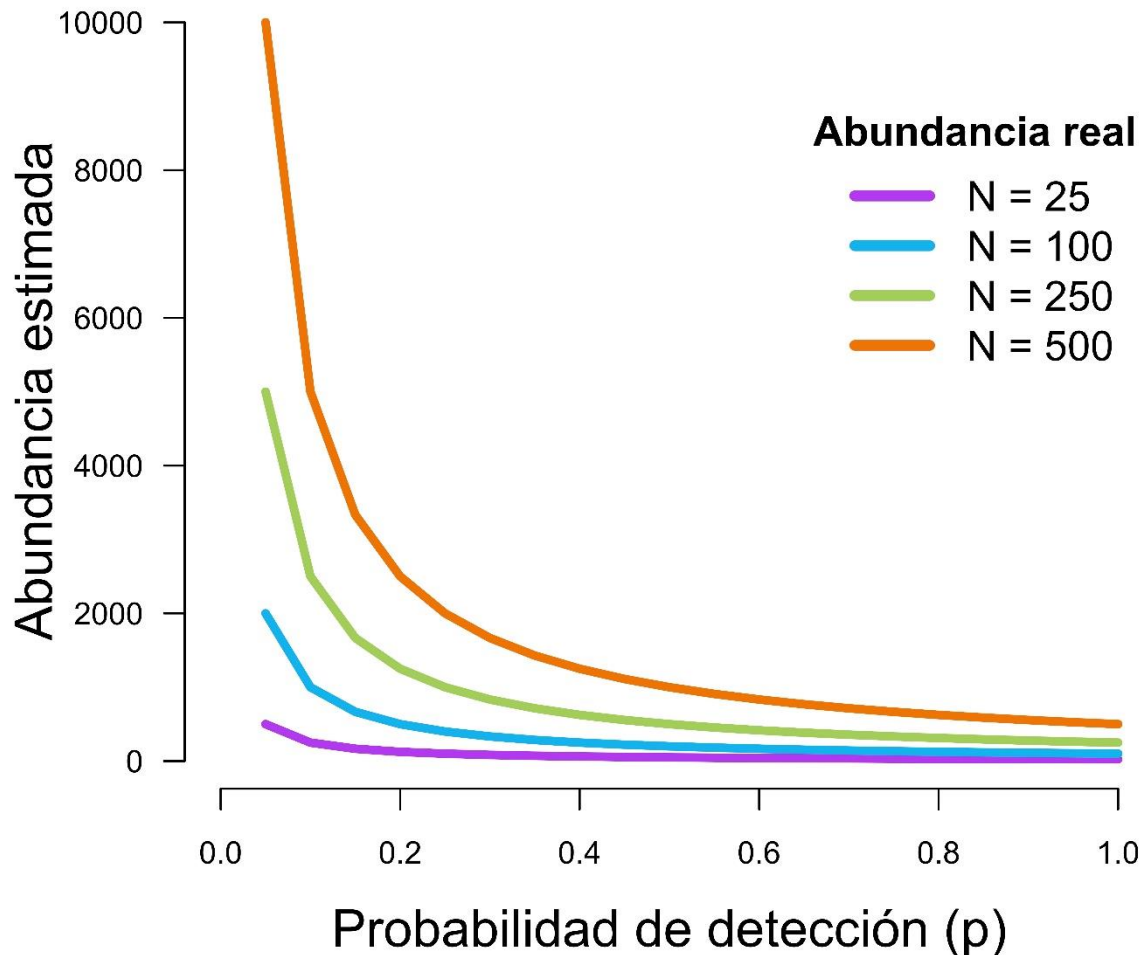


FIGURA 1. Ejemplo de la importancia de la detección en la estimación de la abundancia en cuatro poblaciones hipotéticas con abundancia real (N , número total de individuos) conocida. Observe que la magnitud del sesgo en la estimación de la abundancia aumenta conforme la probabilidad de detección es menor.

En particular, la comparación de la abundancia relativa de una misma especie a nivel temporal o espacial, se calcula como:

$$AR = \frac{C_2}{C_1} = \frac{p_2 N_2}{p_1 N_1} \quad (\text{Ec.3}).$$

Si $AR > 1$ entonces la población aumenta ya que los conteos C_2 son mayores que C_1 ; mientras que si $AR < 1$ entonces la población disminuye de la ocasión t_1 a la t_2 . La Ecuación 3 se basa en el supuesto de que la probabilidad de detección es similar entre períodos o sitios, es decir $p_1 = p_2$. Pero si estas probabilidades son diferentes ($p_1 \neq p_2$) entonces C no es un buen índice (Lancia et al. 1994). Esto último podría ser el caso más frecuente ya que la probabilidad de detección varía como consecuencia de diversos factores (MacKenzie & Kendall 2002, Sollmann et al. 2013, McIntyre et al. 2020). Este aspecto se amplía en una sección posterior. En la Figura 2 se representa esquemáticamente el proceso involucrado en el monitoreo poblacional. Observe que la abundancia relativa (AR) está dada por los conteos que dependen de la abundancia poblacional y la probabilidad de detección.

A partir de esto, los principales supuestos de los IAR son: 1) existe una relación lineal positiva entre la abundancia y los conteos, y 2) la probabilidad de detección es perfecta, es decir $p \equiv 1.0$ (Caughley 1977). Pero si $p < 1.0$ entonces los supuestos adicionales que se deben considerar son: 3) en promedio p es constante en el tiempo y el espacio, o bien 4) la variación en p es pequeña en relación con la variación en N (Kéry & Royle 2020). En consecuencia, el cálculo e interpretación de los índices es simple: con base en el valor IAR se evalúa si una población de una especie es relativamente más o menos abundante en un mismo sitio en diferentes momentos o entre sitios (Caughley 1977, O' Brien 2011). Pero se debe probar estadísticamente estas posibles diferencias.

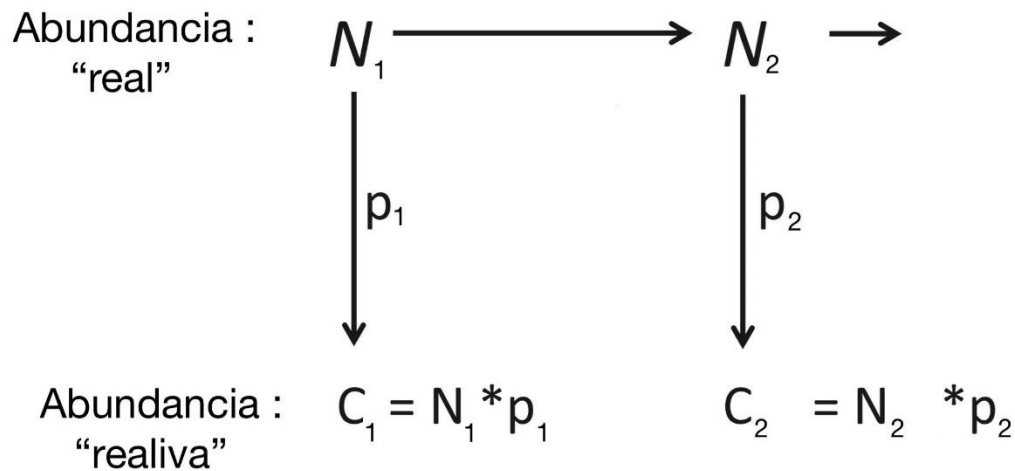


FIGURA 2. Representación esquemática de los procesos involucrados en la estimación poblacional. Abreviaciones: abundancia poblacional (N), conteos de individuos (C), probabilidad de detección (p), y ocasión (t_1, t_2). Basado en Kéry y Royle (2020).

3. IAR Y TASA DE ENCUENTRO CON TRAMPAS CÁMARA

Para calcular el IAR con datos del fototrampeo es común emplear la siguiente ecuación:

$$IAR_i = \frac{n_{tot}}{días_{tot}} \times 100 = TasaEncuentro \quad (Ec.4)$$

donde: n_{tot} es el número total de registros fotográficos independientes de la i -especie en las j -cámaras, $días_{tot}$ es el esfuerzo de muestreo o número total de días de toma de fotos, y 100 es un factor que se emplea comúnmente para interpretar el índice como número promedio de fotos por cámara cada 100 días. Para algunas especies como felinos, tapires y otras con muy baja abundancia, se emplea un factor de 1000 para expresar este índice (González-Maya et al. 2009, Anile & Devillard 2016).

Un aspecto importante es que usualmente se consideran como registros independientes los conteos cada 24 h. Sin embargo, considerando que la independencia de datos es un aspecto crucial en el trabajo ecológico (Korner-Nievergelt et al. 2015) y en este caso se trata de conteos con autocorrelación temporal, se requiere de una evaluación más profunda de este tema. Por ejemplo, Kolowski et al. (2021) evaluaron el efecto de la autocorrelación espacial de las trampas cámara sobre la tasa de encuentro de diferentes especies y lo sugieren como un factor importante a considerar en los diseños de muestreo.

Los IAR y las tasas de encuentro aritméticamente se calculan empleando la misma fórmula, pero conceptualmente son diferentes. La clave es entender que la tasa de encuentro se

puede interpretar como un IAR solo si se satisfacen los supuestos: 1) los conteos están relacionados lineal y positivamente con la abundancia, y 2) la probabilidad de detección no varía temporal o espacialmente. Otras variantes menos frecuentes de cálculo de los IAR se presentan en la Tabla 1. Es importante notar que en la Ecuación 4 y Tabla 1 no se considera la probabilidad de detección para el cálculo de los IAR. Este aspecto es uno de los principales factores que se debe tener en cuenta al interpretar e inferir conclusiones con los IAR.

El cálculo del IAR y de la tasa de encuentro se puede realizar con cualquier herramienta de análisis numérico. Una alternativa es a través de la versión beta del paquete `RAIeR` disponible en <https://github.com/SMandujanoR/RAIeR> (Mandujano 2019b, 2023). Para el análisis de datos de fototrampeo empleando diversos paquetes R se sugiere consultar los libros de Rovero & Zimmermann (2016) y Mandujano & Pérez-Solano (2019). El segundo disponible en: https://www.researchgate.net/publication/348922971_Fototrampeo_en_R_Organizacion_y_Analisis_de_Datos_Volumen_I.

TABLA 1. Variantes de modelos para calcular los índices de abundancia relativa (IAR). Basado en Liu et al. (2013) y Lijun et al. (2019).

Nombre	Modelo	Descripción
Porcentaje de índice de abundancia relativa	$IAR\% = \frac{n_i}{N} \times 100$	Porcentaje de observación de una especie relativo a todas las demás especies
Índice de abundancia relativa mensual (MIAR)	$MIAR = \frac{M_i}{N} \times 100$	M_i = número total de capturas de todas las especies detectadas en cada i -mes, y N = número total de capturas de todas las especies.
Índice de abundancia relativa por período de tiempo (TIAR)	$TIAR = \frac{T_{ij}}{N_i} \times 100$	T_{ij} = número de capturas de una especie en uno de los períodos de tiempo, y N_i = número total de capturas de la especie en todos los períodos de tiempo.
Índice de abundancia relativa nocturno (NIAR)	$NIAR = \frac{D_i}{N_i} \times 100$	D_i = número total de capturas de una especie durante el período nocturno, y N_i = número total de capturas de esta especie.

4. RELACIÓN DEL IAR CON EL TAMAÑO POBLACIONAL

Los índices suponen una relación lineal positiva entre los conteos y el tamaño de la población (abundancia, densidad). Es decir, al aumentar o disminuir el valor del índice se asume que de manera proporcional el tamaño de la población aumenta o disminuye (Figura 3a). Sin embargo, es posible que un aumento en el valor del índice no signifique que la población aumenta en la misma proporción (Figura 3b). Esto puede suceder cuando se obtienen los datos de pocas cámaras durante muchos días. En estos casos es muy posible que después de cierto número de días se vuelvan a fotografiar a los mismos individuos. De manera que si expresamos esto como un índice no significa que la abundancia de la población aumente. En este caso se estaría confundiendo la interpretación del índice en

términos de abundancia, cuando lo que en realidad aumenta es el uso del hábitat. Además, un aspecto fundamental es que la relación lineal entre los índices y el tamaño de las poblaciones puede variar entre especies (Figura 3c y 3d). Esto implica que se debe tener mucha cautela en la interpretación de los IAR como indicadores de la abundancia. Esto se debe a que la probabilidad de detección varía entre especies.

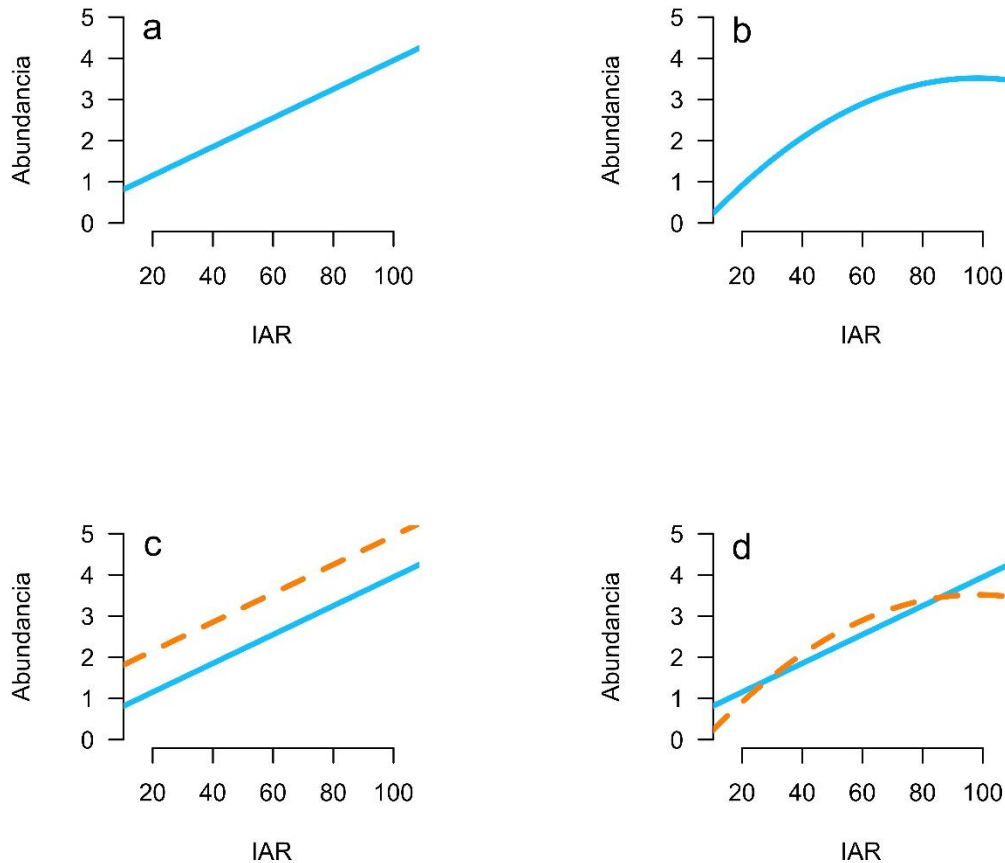


FIGURA 3. Ejemplos hipotéticos de la relación lineal y positiva entre el IAR y el tamaño poblacional (expresado como abundancia). En **a)** la relación es proporcional, mientras que en **b)** a determinado valor del índice no refleja una relación directamente proporcional con la abundancia. Los casos **c)** y **d)** ejemplifican para dos especies (tipo de línea y color).

5. IMPORTANCIA DE LA PROBABILIDAD DE DETECCIÓN

La detectabilidad o probabilidad de detección (p) se define como “la probabilidad de detectar al menos un individuo de una especie determinada durante el muestreo, dado que individuos de esa especie están presentes en el área de estudio” (Royle & Dorazio 2008). Es decir, la detección, como parte esencial del proceso observacional, debe ser incorporada en los análisis estadísticos para obtener estimativos no sesgados de la abundancia. De acuerdo a la Ecuación 3 y Figura 2, la probabilidad de detección se usa como un “factor de calibración” de los conteos. Sin embargo, en el cálculo del IAR (Ec. 4 y Tabla 1) los conteos no se calibran o ponderan por la detección. Diversos estudios (Treves et al. 2010, Denes et al. 2015, Guillera-Aroita 2017, Anile & Devillard 2016, Broadley et al. 2019, Lijun et al. 2019), señalan que la detectabilidad de los animales es afectada principalmente por cuatro factores: las características de las especies, características del hábitat, las condiciones temporales del hábitat y condiciones relacionadas al diseño de muestreo (Figura

4). Para una revisión crítica del empleo de los IAR sin considerar la detectabilidad, se sugiere consultar a Sollmann et al. (2013).

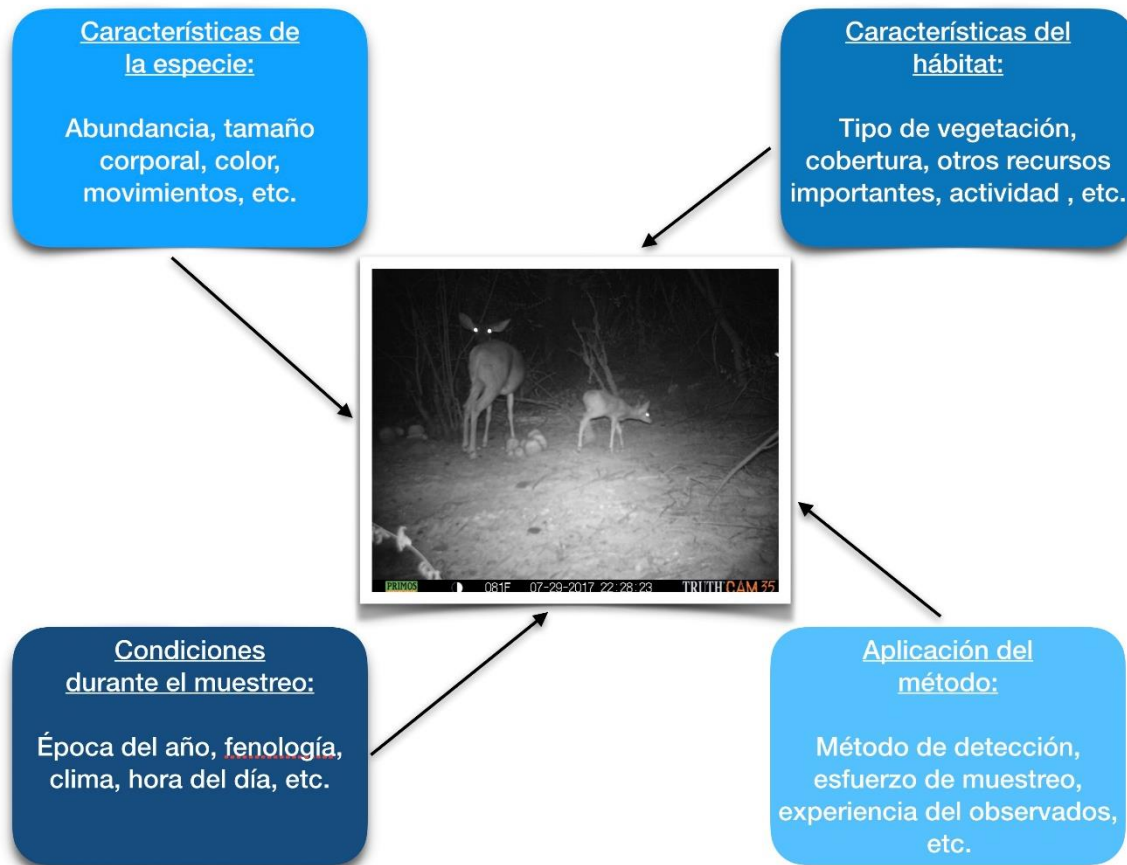


FIGURA 4. Factores que afectan la probabilidad de detección de los animales. Basado en Denes et al. (2015).

En consecuencia, la principal limitación de los IAR es que no consideran el efecto de la probabilidad de detección y como consecuencia los conteos no necesariamente se relacionan directa y exclusivamente con la abundancia de la población (Kéry & Royle 2020). En la Figura 5 se ejemplifica este efecto de la detección en los conteos y los riesgos de interpretación como índice poblacional. Es decir, el número de fotos obtenidas en las trampas cámara puede variar temporal o espacialmente debido a diferencias en la probabilidad de detección sin que esto signifique que la población cambió. Por lo tanto, a menos que la probabilidad de detección de una especie sea constante, los IAR no pueden ser considerados como indicadores confiables de la abundancia poblacional. El mismo razonamiento puede aplicarse cuando se compara los IAR entre especies. Esto se debe a que un ensamble de mamíferos está compuesta por diferentes especies con abundancias y detectabilidad que pueden variar en el sitio de estudio (Yamaura et al. 2016, Guillera-Aroita 2017, Iijima 2020).

6. EFECTO DEL DISEÑO DE MUESTREO

Un aspecto de interés no solo con el fototrampeo sino en general con cualquier método, es definir el diseño de muestreo. En particular, cuatro preguntas importantes son: ¿el monitoreo es para una especie en específico (nivel poblacional) o para todas las especies (nivel de ensamble) en el área de estudio?, ¿cuántas cámaras o sitios de muestreo se deben colocar?, ¿cuántos días se debe muestrear? y ¿a qué distancia y arreglo espacial (aleatorio, sistemático, dirigido) se deben colocar las cámaras? No hay una respuesta única y sencilla para estas preguntas. Por supuesto, estas no son las únicas preguntas que debemos considerar durante el diseño del muestreo, pero para el objetivo del presente artículo son relevantes en términos del cálculo de la tasa de encuentro. Un tratamiento más profundo del tema de diseño de muestreo con trampas cámara se puede consultar en otras fuentes (Hamel et al. 2013, Rovero et al. 2013, Srbek-Araujo & Chiarello 2013, Rich et al. 2019, Kays et al. 2020, Kolowski et al. 2021). Pero es importante insistir que el diseño de muestreo debe estar completamente acorde al proceso ecológico a estudiar o monitorear (Burton et al. 2015).

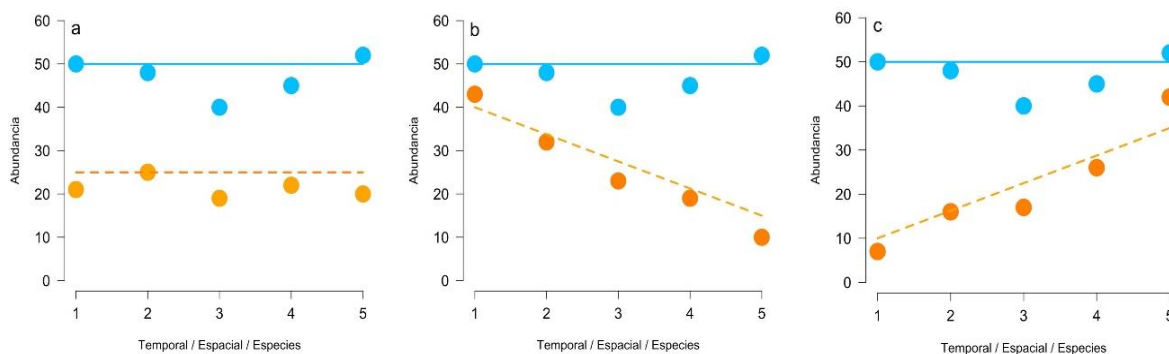


FIGURA 5. Ejemplos del efecto de la variación de la probabilidad de detección sobre la interpretación de la tendencia en la abundancia poblacional. En los tres casos la abundancia poblacional (puntos azules) es relativamente constante a lo largo de la dimensión temporal, espacial o entre especies; pero los conteos (puntos anaranjados) varían dependiendo de la probabilidad de detección. El caso **a)** representa la situación ideal cuando la tendencia de los IAR (línea naranja) sigue la trayectoria de la abundancia real de la población (línea azul). El caso **b)** representa una situación donde la probabilidad de detección va disminuyendo, mientras que en el caso **c)** la probabilidad aumenta. Por lo tanto, en estos dos últimos casos la trayectoria del IAR es diferente y sesgada respecto al tendencia de la población.

Si el objetivo del monitoreo se centra en una especie ya sea con fines de conservación, manejo sustentable, o como especie clave en el ecosistema, depredador tope, o algún otro, entonces el diseño de muestreo debe estar basado en un conocimiento profundo de la historia natural de esa especie. Desde el inicio se debe tener alguna idea si la especie es “muy abundante” o “muy rara” en el área de estudio. En este caso resulta útil información de estudios previos y/o la experiencia de la gente local (Camino et al. 2020). Otro aspecto importante a considerar es el conocimiento sobre los patrones de movimientos, ámbito hogareño y estrategias de búsqueda del alimento. En todo momento se debe tener en cuenta que el diseño de muestreo debe tener como propósito capturar el mayor número de fotos de la especie focal. Es decir, tratar de detectar al mayor número posible de individuos que habitan en el área de estudio.

Bajo diferentes diseños de muestreo (número de cámaras, distancia entre cámaras, número de días de muestreo, modelos de las cámaras, empleo de atrayentes, entre algunos factores), se espera que la detección de las especies pueda variar y no solo debido a su abundancia en un momento y localidad específicos, sino por cuestiones inherentes al diseño del muestreo (Figura 6). En este ejemplo hipotético es evidente que bajo una misma intensidad de muestreo (25 trampas cámara) pero a diferente distancia y ubicación, la tasa de encuentro puede variar debido a características de las especies como sus movimientos diarios. En general, aquellas especies que tienen mayor rango de movimientos y tamaños de ámbito hogareño relacionado con mayor volumen y talla corporal, tienen tasa de encuentro fotográfico mayor (Palmer et al. 2018).

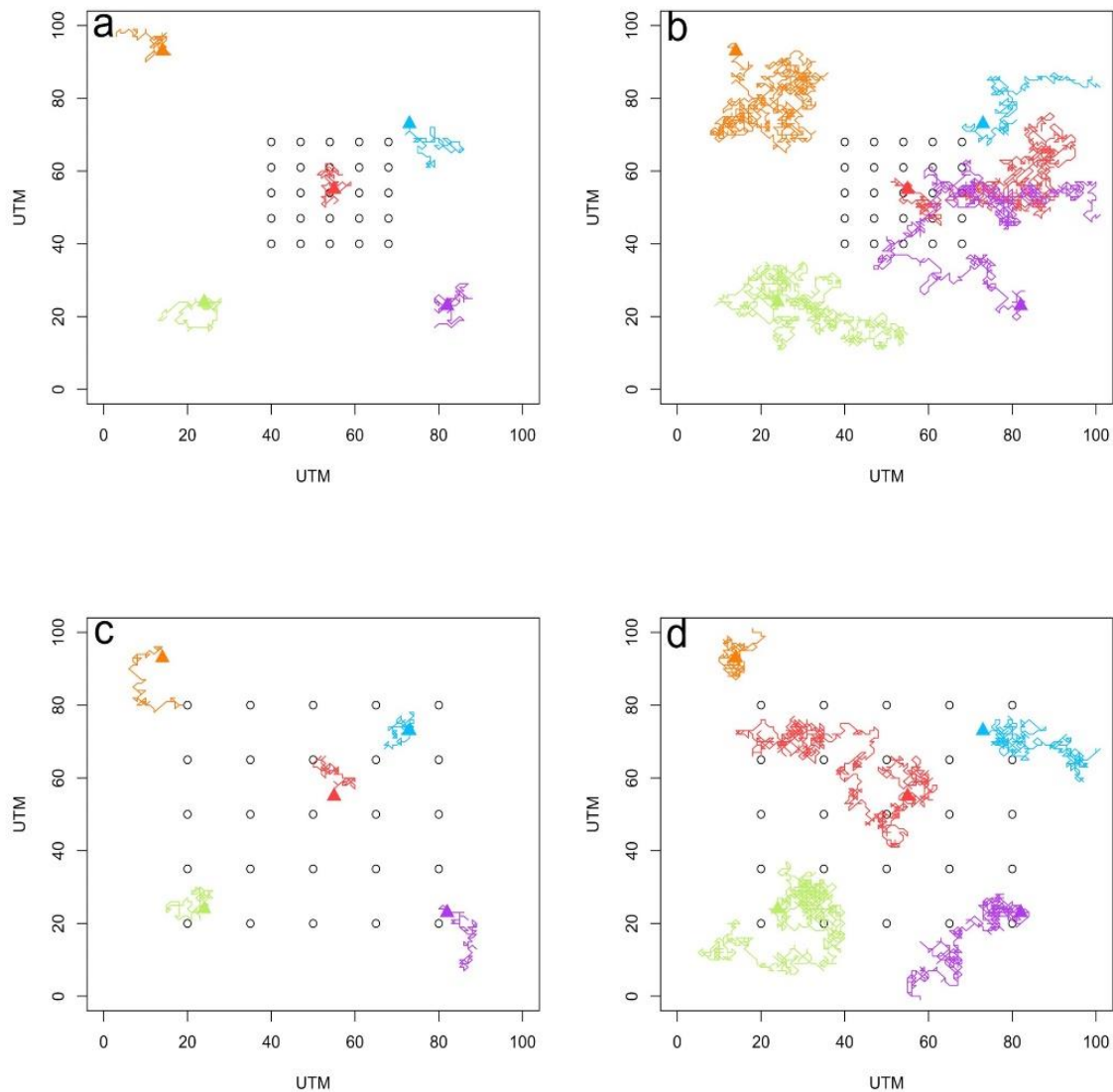


FIGURA 6. Ejemplos hipotéticos del posible efecto del diseño de muestreo y los movimientos de los animales en la tasa de encuentro. Se ejemplifica un diseño de 25 trampas cámara (círculos negros) en un arreglo en gradilla con menor distancia entre las cámaras en los casos **a)** y **b)**, y a mayor distancia en los casos **c)** y **d)**. En cada caso se presentan los movimientos de 5 animales hipotéticos de la misma especie (líneas diferentes colores) pero con diferente rango de movimientos diarios (o ámbitos hogareños estacionales). Estos ejemplos se realizaron empleando una simulación de tipo caminata aleatoria con la función `sim_JW` (Mandujano 2019c).

Para ilustrar la importancia del diseño de muestreo y la interpretación de la tasa de encuentro como IAR, en la Figura 7 se muestran los eventos o número de fotos por cámara trampa obtenidos para dos especies de cánidos durante un muestreo en un área de estudio hipotética. El número de fotos es la misma de 35 para cada especie, pero el coyote solo aparece en 2 sitios mientras que la zorra gris en 15 de los 18 sitios de muestreo. Es decir, tienen una ocupación naive de 0.11 y 0.83, respectivamente. El cálculo del IAR arroja un valor similar de 2.38 fotos/cámara/100 días para ambas especies. Basado en estos datos ¿deberíamos concluir que la abundancia relativa es similar entre ambas especies? Es evidente que para el coyote se tuvieron datos en dos sitios por lo que posiblemente sean los mismos individuos fotografiados en repetidas ocasiones; mientras que en el caso de la zorra gris se tuvieron registros en casi todas las cámaras y muy posiblemente provengan de varios individuos. Este ejemplo hipotético ilustra la precaución que se debe tener de suponer que la tasa de encuentro refleja la abundancia relativa.

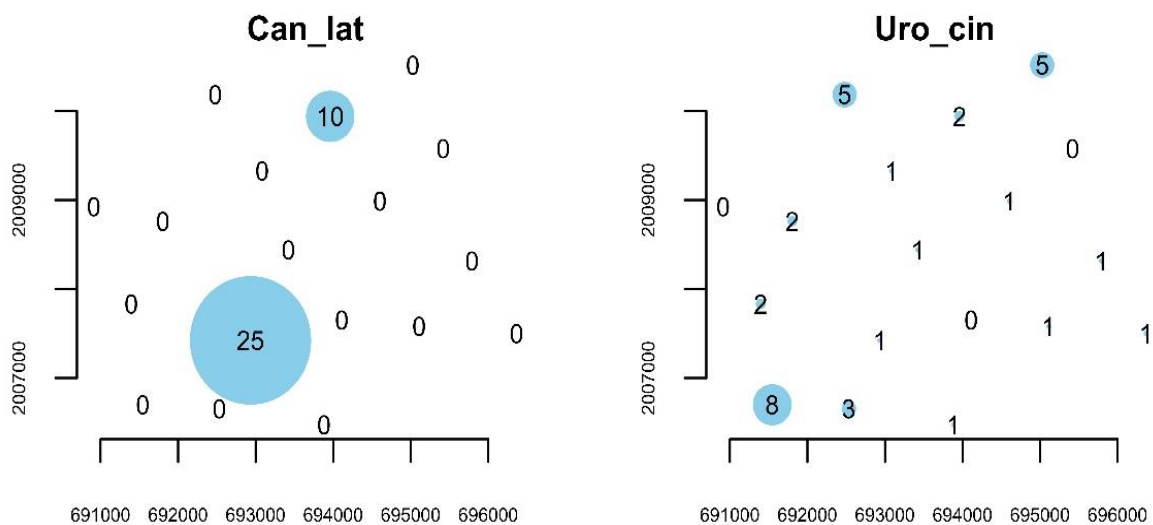


FIGURA 7. Ejemplo hipotético del número de fotos independientes (círculos color azul de tamaño proporcional al número de eventos) del coyote (Can-lat) y zorra gris (Uro_cin) en cada cámara trampa en un área de estudio.

Por último, dos aspectos a considerar en el diseño de muestreo, y que afecta la tasa de encuentro, son: 1) el uso de los caminos o senderos para colocar las cámaras, y 2) el área de detección frente a la cámara. Respecto a la primera, es una práctica muy común emplear los senderos para colocar las cámaras, sobre todo en terrenos accidentados de difícil acceso. Sin embargo, varios estudios han evaluado explícitamente este aspecto y concluyen que existe una considerable variación interespecífica en la probabilidad de detección la cual está significativamente influenciada por la ubicación de las cámaras en los caminos (Harmsen et al. 2010, Mann et al. 2015). Por lo tanto, no es recomendable emplear los caminos para colocar las trampas cámara. Respecto al segundo aspecto en la mayoría de los estudios se asume que el área de detección frente a la cámara es constante y por lo tanto implícitamente se considera que los conteos en cada cámara no son afectados por este factor (Kolowski et al. 2021). Sin embargo, en la práctica el área de detección frente a la cámara es afectada por lo menos por tres factores: el modelo de cámara empleada, la

visibilidad frente a la misma la cual depende de la topografía y la cobertura de la vegetación que cambia estacionalmente, y por la forma (altura, dirección, ángulo respecto al suelo) en que se colocan las cámaras (Rovero et al. 2013, Palencia et al. 2022). Para ejemplificar esto, observe las fotos de la Figura 8. Esto sugiere que se debe incluir al modelo de cámara trampa, al área de detección efectiva frente a cada cámara y otros aspectos, como covariables en los análisis numéricos. En particular, una manera de estimar el área efectiva es colocando marcas o estacas a distinta distancia frente a cada cámara. Esta práctica además tiene la ventaja de poder aplicar métodos de distancia para estimación poblacional, aspecto que se comenta en la última sección de este trabajo.



FIGURA 8. Ejemplos de la variación del área de detección frente a la cámara dependiendo de la visibilidad dada por la cobertura vegetal. En a) y b) se presentan fotos de venados frente a cámaras con distinta área de detección menor y mayor a 10 m, respectivamente. En c) y d) se presentan fotos de la misma cámara en la época seca y en la época de lluvia, respectivamente.

7. SUGERENCIAS DE EMPLEO DEL IAR Y TASA DE ENCUENTRO

La tasa de encuentro se obtiene a partir del promedio de los conteos por unidad o esfuerzo de muestreo. En muchos casos se asume implícitamente que esta tasa de encuentro está relacionada con la abundancia de la población; es decir, con el número total de individuos de una especie habitando en algún lugar y momento dados. Cuando se interpreta de esta manera, la tasa de encuentro es sinónimo de índice de abundancia. Un aspecto central es que este índice de abundancia solo tiene utilidad cuando se compara contra otro índice de la misma especie en la misma localidad a través del tiempo, o bien entre poblaciones de la misma especie habitando en localidades diferentes. Por ejemplo, si en una localidad determinada se emplea el mismo diseño de muestreo y el IAR de una población de conejos en la época seca se calcula en 2.0 fotos/cámara/100 días, y en la época de lluvias se obtiene un IAR de 3.0 fotos/cámara/100 días, de acuerdo a la Ecuación 3 se concluye que

la población es relativamente mayor en la época de lluvia respecto a la seca y se asume que creció el 50%. Es decir, cuando se realiza un monitoreo de una población a través del tiempo, y suponiendo que la detección es constante, entonces los IAR se asumen como un estimativo de la abundancia lo que permite conocer el cambio de la población a través del tiempo. Por lo tanto, si se calcula solo una vez la tasa de encuentro para una población específica, el IAR no tiene ninguna utilidad.

Sin embargo, es frecuente que en los estudios donde se emplean las trampas cámara solo se obtenga un solo estimador de la tasa de encuentro para cada especie. Es posible que esto haya motivado a que se emplee esta tasa de encuentro como un IAR para comparar entre las diferentes especies en el área de estudio, lo cual es riesgoso (Sollmann et al. 2013). Como ejemplo, si la tasa de encuentro de la zorra gris es de 4.5 fotos/cámara/100 días y la del conejo es de 2.8 fotos/cámara/100 días, entonces se puede concluir erróneamente que el depredador es más abundante que la presa. En la literatura se reportan conclusiones de este tipo. Siguiendo con este ejemplo, si las trampas cámara fueron cebadas y colocadas en senderos para atraer a las zorras, entonces la tasa de encuentro podría ser mayor para las zorras en comparación con los conejos, pero esto no se debe a que la abundancia sea mayor en la primera que en la segunda, sino que la detectabilidad fue mayor para las zorras que para los conejos. Es decir, la tasa de encuentro no es lo mismo que el índice de abundancia relativa.

Derivado de lo anterior, en este trabajo se sugiere primero utilizar el concepto de “índice de abundancia relativo” (IAR) solo para comparar una misma especie a través del tiempo o bien entre localidades. Bajo los supuestos de que el índice se relaciona con la abundancia de la población de esa especie y que la detección es relativamente similar. Esto recupera la idea original con la que fueron concebidos los IAR (Caughley 1977). Segundo, en este trabajo se sugiere el uso del concepto de “tasa de encuentro” para los casos en los que se quiere comparar varias especies en una misma localidad, o bien cuando exista la posibilidad de que una especie presente amplia variación en su detectabilidad. De hecho, en varios trabajos con trampas cámara se prefiere emplear este término de tasa de encuentro o alguno similar (Blake et al. 2017, Palmer et al. 2018, Broadley et al. 2019). En estos casos no se está interpretando a esta tasa como un indicativo de la abundancia de cada especie.

8. CONFIABILIDAD Y PODER ESTADÍSTICO DE LOS IAR

Considerando que los IAR son empleados principalmente para monitorear el posible cambio en la población de una especie a través del tiempo en un área dada, o bien cambios entre poblaciones de la misma especie habitando en diferentes lugares en una región, un aspecto central es definir si esos cambios son estadísticamente significativos. Basado en la Ecuación 4, usualmente se suman todos los conteos independientes y el número total de días o noches de muestreo de todas las cámaras, y luego se calcula solo un valor del IAR para cada especie en el área de estudio. Luego sin haber aplicado ninguna prueba estadística, no es infrecuente que se concluya que una especie determinada es “más abundante” que otra, o que la población de la especie de interés aumentó o disminuyó en el sitio de estudio.

En la Figura 9 se ejemplifica lo anterior. En el primer caso (a) se muestra la tendencia de una población a lo largo de tres periodos de tiempo. Es evidente que los IAR van aumentando por lo que se supondría que la población crece. La pregunta es: ¿hay evidencia estadística que sustente esta conclusión? Si se tiene un solo valor del IAR en

cada periodo no es posible concluir si la población está realmente creciendo. Para contestar esto se tiene que estimar la variabilidad de los IAR a través de estimar los intervalos de confianza (IC). Existen diferentes aproximaciones para derivar la variabilidad en los estimadores, una es calculando el IAR para cada cámara y luego calcular los IC para la población (Mandujano 2019b). A partir de esto, entonces es posible aplicar pruebas estadísticas para evaluar si es significativa la variación de los IAR. En la Figura 8b se muestra un caso donde los IC son muy amplios y estadísticamente podrían no ser diferentes. En la Figura 8c se muestra un caso donde los IC son más estrechos debido a menor variabilidad en los IAR, por lo que es posible que la prueba estadística resulte significativa sugiriendo posible aumento de la población durante el periodo de estudio. Por lo tanto, para detectar pequeños cambios en el tamaño poblacional durante los monitoreos, se requiere de estimadores con suficiente poder estadístico. No es objetivo de la presente revisión profundizar en este importante aspecto, por lo que se sugiere consultar otras referencias del tema (Link & Nichols 1994, Pollock et al. 2022, Vallecillo et al. 2021). Particularmente, para datos provenientes de trampas cámara se sugiere el trabajo de Beaudrot et al. (2019), y O'Brien et al. (2020) presentan un ejemplo de aplicación de monitoreo para detectar cambios en la tendencia poblacional de una especie en particular.

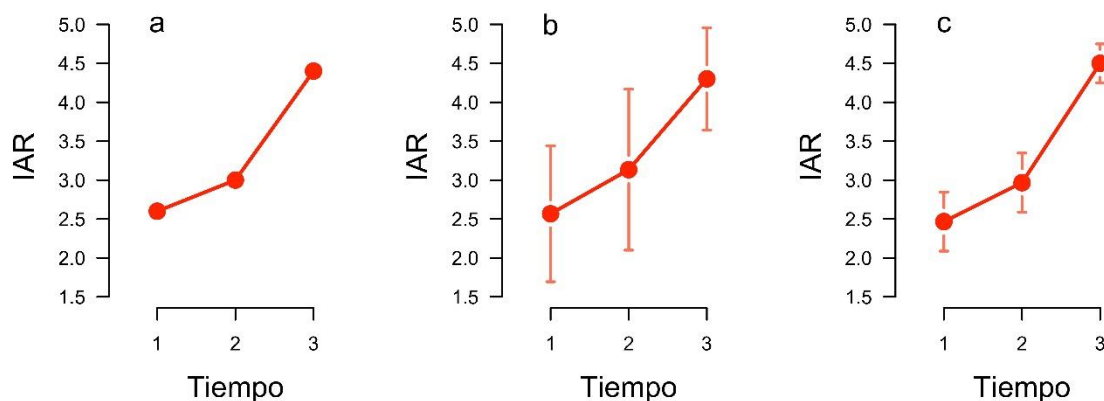


FIGURA 9. Ejemplo de monitoreo de una población empleando el mismo diseño de muestreo para calcular los IAR durante tres periodos de tiempo consecutivos. El caso a) cuando se obtiene un solo valor del IAR por periodo; mientras que en los casos b) y c) se presenta el valor promedio del IAR y los intervalos de confianza (IC) al 95% obtenidos a partir de calcular el IAR para cada cámara como una repetición. En c) los IC son más estrechos que en b); es decir, se obtuvo un estimador más preciso y con mayor poder estadístico para detectar pequeños cambios poblacionales.

9. VALIDACIÓN DE LOS IAR

Un aspecto fundamental en el trabajo ecológico es validar la exactitud de la estimación del parámetro de interés y la exactitud depende de que se cumplan los supuestos en los que se basan los modelos (Korner-Nievergelt et al. 2015). En el caso de los IAR se han empleado diferentes formas para tratar de validar los supuestos de que están relacionados linealmente con la abundancia poblacional (ver Figura 3a) y de que la detección es relativamente constante para una misma población (Pollock et al. 2004). Por ejemplo, una manera es a través de simulaciones numéricas controlando los valores de los parámetros de interés (Archaux et al. 2012). Otra alternativa es el método del doble muestreo el cual esencialmente consiste en una primera fase donde se aplican dos

métodos independientes simultáneamente, y la estimación de N o D obtenida con el primer método se considera más precisa pero más costosa de aplicar en el campo, mientras que el segundo produce resultados menos confiables pero es más fácil y económico. Luego durante una segunda fase la estimación obtenida con el método menos preciso se ajusta a la del método más confiable. Si hay datos pareados entre un índice con el tamaño poblacional, el índice se puede calibrar con un ajuste de regresión lineal (Eberhardt & Simmons 1987, Caughley 1977, Mandujano 2005, Greenwood & Robinson 2006). Esta aproximación se ha empleado para datos obtenidos con trampas cámara y otros métodos que brindan estimaciones de la densidad más confiables pero son más costosos (Rovero & Marshall 2009, Palmer et al. 2018). Por otro lado, para corregir la detección imperfecta empleando trampas cámara se puede usar el enfoque de doble observador para mejorar la precisión de los IAR en poblaciones en las cuales los animales no están marcados o no se reconocen individualmente (Nakashima et al. 2022).

10. IAR COMO GLM POISSON

Otra manera completamente distinta de analizar los datos del fototrampeo y calcular los IAR, es empleando modelos lineales generalizados (GLMs por sus siglas en inglés de *Generalized Linear Models*). Los GLMs extienden el concepto del efecto lineal de las covariables para los casos donde las variables de respuesta o dependiente no se distribuyen de manera normal (Kéry & Royle 2016). En particular, los GLMs son muy útiles para los datos de conteos $\{0,1,2,3,4\dots n\}$ obtenidos en el trabajo ecológico (Royle & Dorazio 2008). Una consideración importante es que los conteos no tienen una distribución normal, por lo que es necesario recurrir a otra distribución estadística y la candidata inicial para este tipo de datos es la distribución Poisson (Hilbe 2014).

Es frecuente que los conteos que se obtienen con las trampas cámara sean el resultado de diferente número de días de muestreo en cada dispositivo. Si este número de días fuera exactamente el mismo para todas las cámaras, entonces se podría emplear simplemente el número de fotos como un indicador de la abundancia sin necesidad de calcular el IAR (ver Ec. 3). Sin embargo, una manera apropiada para incorporar en los GLMs conteos provenientes de unidades de muestreo con diferente tamaño o esfuerzo de muestreo es introduciendo los “*offsets*”. Es decir, como una manera de compensar, subsanar o ponderar los diferentes días de muestreo entre las trampas cámara. Por lo tanto, los IAR se pueden calcular con GLMs tipo Poisson como:

$$n_{ij} \sim \text{Poisson}(Dias_i \times \lambda_i) \quad (\text{Ec.5})$$

$$\log(Dias_i \times \lambda_i) = \alpha_j + \beta \times \text{Covariable} + 1 \times \log(Dias_i)$$

donde: n es el número de conteos en la i -cámara para la j -especie, $Dias$ es el número de días o noche trampa de cada cámara; λ (lambda) es el número de conteos promedio esperados, α (alfa) y β (beta) son los coeficientes de la regresión, y $Covariable$ podría ser cualquier característica que se considere afecta o se relaciona con el IAR. El término $1 \times \log(Dias_i)$ es el “*offset*” introducido en el GLM como una manera de ponderar los conteos obtenidos con trampas cámara trabajando diferentes días. El símbolo “ \sim ” se lee “*distribuido como*”. Un aspecto a destacar del modelo de la Ecuación 5 es que cuando $\beta \times Covariable = 0$, es decir cuando no se incluyen covariables (modelo nulo), entonces α es exactamente igual a los IAR obtenidos en la Ecuación 4. La ventaja de emplear esta aproximación es que se pueden incluir directamente en el modelo las covariables que

podrían afectar a los IARs. Considerando que el área de detección frente a la cámara varía dependiendo de la visibilidad, ésta también se podría incluir como un “offset” en los GLMs.

Para profundizar en los GLMs para datos de conteos, se sugiere consultar el primer capítulo del segundo volumen del libro “*Applied Hierarchical Modeling in Ecology*” de Kéry & Royle (2021) donde se presentan diferentes modelos de abundancia relativa para analizar la dinámica poblacional empleando con GLMs basados en distribuciones Poisson, Binomial Negativa, ZIP y otras empleando el paquete `AHMBook` que acompaña al libro.

11. MODELOS DE ABUNDANCIA N-MIXTOS

Considerando las limitaciones inherentes a las tasas de encuentro y a los IARs como indicadores del tamaño poblacional (abundancia o densidad) y además tomando en cuenta el desarrollo relativamente reciente de enfoques de análisis estadísticos más robustos que incorporan la detección imperfecta de las especies, se sugiere considerar a los modelos jerárquicos (HMs por sus siglas en inglés de *Hierarchical models*) (Royle & Dorazio 2008). Los HMs permiten modelar simultáneamente el proceso ecológico (abundancia, densidad, ocupación, riqueza, co-ocurrencia, entre algunos) y el proceso observacional (probabilidad de detección) (Kéry & Royle 2016). En particular, estos modelos son una alternativa conceptual y analítica para los datos de conteos obtenidos mediante trampas cámara (Royle et al. 2009).

Entre los diferentes HMs, se encuentran los modelos N-mixtos que se basan en conteos $\{0, 1, 2, 3, 4, \dots, n\}$. Estos modelos combinan un submodelo del estado latente, en este caso la abundancia (N), y otro submodelo de las observaciones o conteos (C) el cual es condicional a N . En los N-mixtos, el submodelo observacional se basa en la distribución binomial, mientras que para el submodelo de estado latente se emplea la distribución Poisson por lo que también son referidos como modelos Binomial-Poisson mixtos (Royle & Dorazio 2008). El modelo más simple es:

$$\begin{aligned} N_i &\sim \text{Poisson}(\lambda) \\ C_{ij} | N_i &\sim \text{Binomial}(N_i, p) \end{aligned} \quad (\text{Ec.6})$$

El primer submodelo de la Ecuación 6 es del proceso de estado y el segundo es el submodelo del proceso observacional, en donde N_i es la abundancia latente del sitio $\{i = 1, 2, \dots, M\}$, λ (Lambda) es la abundancia promedio esperada en todos los sitios (muestreados y no muestreados); C_{ij} es el conteo de individuos en el i -sitio durante el j -muestreo $\{j = 1, 2, \dots, J\}$, y p es la probabilidad de detección. A cada submodelo GLM se le puede asociar efectos de covariables y linealizarlos empleando funciones de liga tipo *log* y *logit*, respectivamente.

Es importante comentar que si el “sitio” es una unidad de hábitat discontinuo (por ejemplo fragmentos), entonces la relación entre λ y la superficie es una estimación de la densidad (D). Pero en hábitats continuos esto es más complicado. En estos casos es frecuente que la región de estudio se divida en celdas (cuadradas, hexagonales) con determinado tamaño. Luego al dividir λ por la superficie de cada celda se obtiene un índice densidad. Para el caso particular de las cámaras-trampa, λ puede ser interpretado como un índice de abundancia calibrado por la probabilidad de detección. Esto brinda una alternativa más robusta en comparación a los IAR calculados con la Ecuación 4.

Los modelos N-mixtos se han utilizado para datos con trampas cámara (Zou et al. 2019, Luo et al. 2020, Farris et al. 2021). Para comparar entre especies se pueden utilizar modelos N-mixtos (Yamaura et al. 2016). Otra alternativa para estimar λ a partir de datos de detección y no detección $\{0,1,0,0,1... M\}$, es el modelo Royle-Nichols (Kéry & Royle 2016). Para profundizar sobre estos modelos se sugiere consultar el capítulo 6 del primer volumen del libro “Applied Hierarchical Modeling in Ecology” de Kéry & Royle (2016). Otros modelos no jerárquicos de estimación de la abundancia son los llamados “modelos de tiempo hasta el evento”, “espacio hasta el evento” y “muestreo instantáneo” (en inglés, Time-to-Event, Space-to-Event y Instantaneous Sampling Models) por Moeller et al. (2018).

12. ANÁLISIS OCUPACIÓN Y DENSIDAD

Otras alternativas para estimar el tamaño poblacional con datos obtenidos con las trampas cámara, son los HMs de ocupación y de densidad poblacional (Figura 10). Los modelos de ocupación están muy en boga en el trabajo ecológico y para un tratamiento profundo se sugiere consultar el libro “Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence” por MacKenzie et al. (2017). Por otro lado, en los casos que se pueden identificar a los individuos de la especie de estudio, los modelos espacialmente explícitos de captura-recaptura sirven para estimar la densidad poblacional (Royle et al. 2013), y se han empleado con datos de trampas cámara (Li & et al. 2018, Green et al. 2020). En cambio, para especies que no se reconocen a los individuos, es posible estimar la densidad con el modelo de encuentro aleatorio conocido como REM por sus siglas en inglés de “Random Encounter Model” (Rowcliffe et al. 2014), o con modelos de distancia (Chauvenet et al. 2017, Howe et al. 2017). Para una comparación de diferentes modelos para estimar la densidad de poblaciones sin marcar individuos, se sugiere consultar a Palencia et al. (2021). En la Tabla 2 se presentan diferentes programas computacionales y paquetes R para estimar la ocupación, abundancia y densidad poblacional.

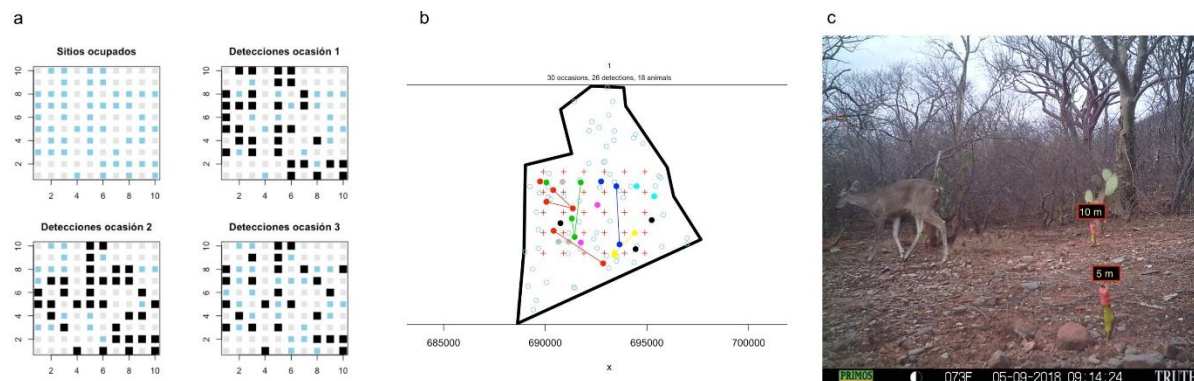


FIGURA 10. Ejemplos de empleo de trampas cámara para estimar la ocupación o la densidad poblacional con modelos jerárquicos: **a)** datos de detección y no detección en diferentes ocasiones de muestreo; **b)** datos de captura y recaptura de animales con reconocimiento individual en las trampas cámara; y **c)** datos de distancia para animales sin reconocimiento individual.

TABLA 2. Lista no exhaustiva de programas de y paquetes R para estimar el tamaño poblacional (ocupación, abundancia o densidad).

Programa / Paquete R	Objetivo principal	Fuente
PRESENCE, RPresence	Software y paquete R para modelos de ocupación	Hines (2006)
MARK	Software para estimar parámetros poblacionales a partir de datos de marca-encuentro	White (2008)
DISTANCE, distance, RDistance	Software y paquetes para el diseño y análisis de muestreo a distancia para estimar la densidad poblacional	Thomas et al. (2010), Miller (2016), McDonald et al. (2015)
DENSITY, secr, ipsecr	Software y paquetes para analizar datos de captura-recaptura con detectores pasivos	Efford et al. (2004), Efford (2022, 2023)
HMbook	Paquete del libro para estimar la distribución y abundancia poblacional	Kéry & Royle (2016, 2020)
scrbook	Paquete del libro de estimación densidad con datos de captura-recaptura espacialmente explícita con soluciones de máxima verosimilitud y Bayesianas	Royle et al. (2013)
oSCR	Paquete para analizar datos del historial de encuentros espaciales utilizando modelos de verosimilitud	Sutherland et al. (2019)
SPACECAP	Paquete para análisis de captura-recaptura espacialmente explícitos bayesianos	Gopalswamy et al. (2012)
unmarked	Paquete para modelar la distribución y abundancia de especies	Kellner et al. (2023)
spOccupancy	Paquete para modelos de ocupación de una o varias especies	Doser et al. (2022)
ubms	Paquete para modelos de ocupación y N-mixtos bayesianos	Kellner et al. (2022)
msocc	Paquete para modelos de ocupación de múltiples escalas con enfoque bayesiano	Stratton et al. (2020)
remBoot	Paquete para estimar la densidad de especies sin reconocimiento individual empleando modelado de encuentro aleatorio	Caravaggi (2017)
inlabru	Paquete para modelado espacial bayesiano de datos ecológicos	Bachl et al. (2019)
cameratrappR	Paquete para estimar la densidad poblacional con trampas cámara	Li et al. (2022)
spaceNtime	Paquete para estimar la abundancia de animales no marcados con trampas cámara	Moeller & Lukacs (2022)

13. DIAGRAMA DE TOMA DE DECISIONES

Para finalizar y a manera de síntesis, en la Figura 11 se presenta un diagrama de flujo para definir los posibles análisis para monitorear especies empleando trampas cámara que se han descrito en este trabajo. De acuerdo a Caughley (1977), Lancia et al. (1980) y otros autores, la primera pregunta que debemos considerar antes de iniciar cualquier estudio es: ¿se necesita estimaciones de la abundancia o densidad absoluta? La respuesta es importante, porque si efectivamente se requieren entonces se deben seleccionar métodos

de campo y análisis de datos apropiados para obtener estos estimativos de N o D . Pero si la respuesta a esta pregunta es que no es necesario un estimador absoluto, entonces se procede con la aplicación de algún método de campo que permita obtener conteos relativamente rápidos, representativos y sensibles a identificar posibles cambios en el tamaño poblacional. Para este caso, los índices son los recomendados.

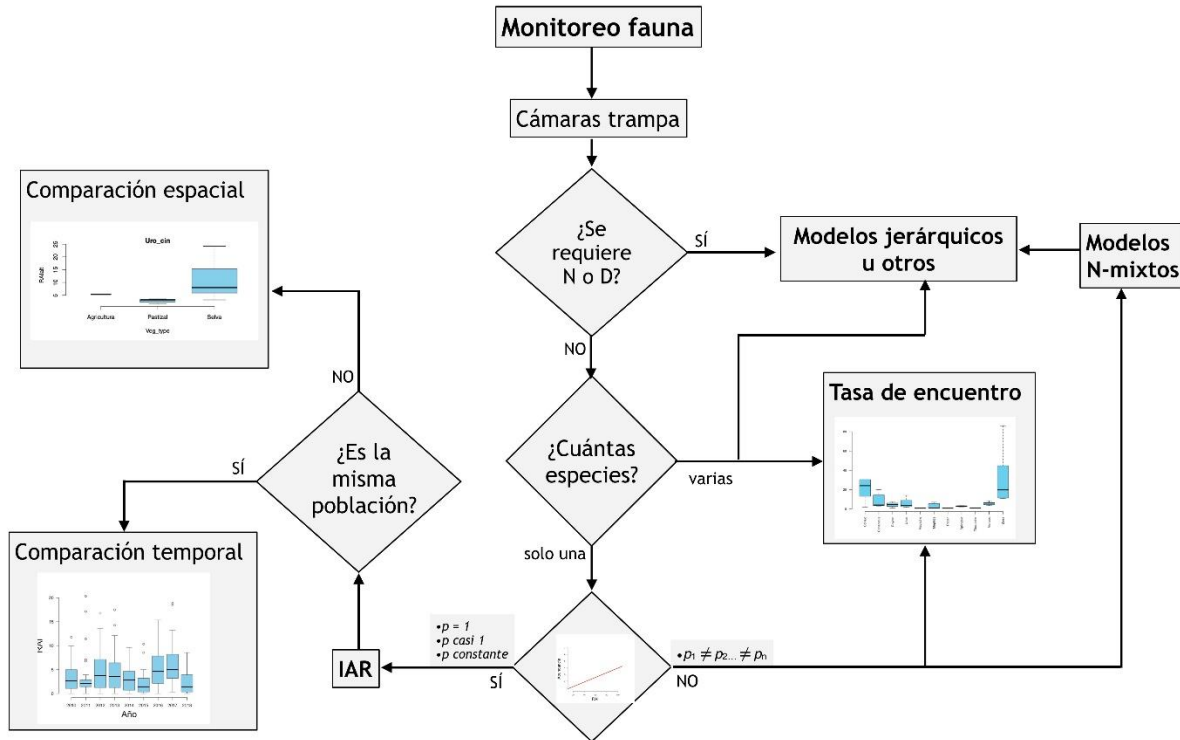


FIGURA 11. Diagrama de flujo para seleccionar posibles análisis de las fotos obtenidas con trampas cámara para estudiar o monitorear a la fauna silvestre.

La segunda pregunta que debemos tener definida desde el inicio del estudio es: ¿se va a monitorear a una o a varias especies? En el caso de que la respuesta sea varias especies, entonces se sugiere calcular solo las tasas de encuentro para comparar entre especies. Pero si la respuesta es monitorear solo a una especie, entonces debemos responder a la tercera pregunta ¿si los dos supuestos para considerar a la tasa de encuentro como un estimativo del IAR se cumplen? Es decir, si existe relación lineal entre el IAR y el tamaño poblacional, y si la probabilidad de detección es igual o casi igual a 1.0, o si esta probabilidad es constante. Si la respuesta es afirmativa entonces se calcula el IAR. Luego tenemos que responder a la cuarta pregunta: ¿se va a monitorear a la misma población a través del tiempo, o se van a monitorear diferentes poblaciones de la misma especie en diferentes localidades? La respuesta nos lleva a una análisis temporal en el primer caso, y espacial en el segundo caso. Finalmente, observe en este mismo diagrama que una alternativa es emplear modelos lineales, modelos generalizados lineales, o modelos jerárquicos.

14. CONCLUSIONES

La estimación del tamaño poblacional (abundancia, densidad) forma parte de los estudios ecológicos y tiene importante aplicaciones para el manejo y conservación de la fauna

silvestre. En los casos que no son necesarias estimaciones absolutas de N y D debido a la mayor demanda logística y procesamiento de la información, se emplean índices de abundancia basados en tasas de encuentros. Éstas tasas se puede interpretar como IAR solo si satisfacen los supuestos: 1) los conteos están relacionados lineal y positivamente con la abundancia, y 2) la probabilidad de detección no varía a través del tiempo o entre localidades geográficas. Además, para hacer comparativos los IAR usualmente se aplica el mismo diseño muestreo. Con el advenimiento de las trampas cámara se ha popularizado el cálculo de los IAR para todas las especies que son fotografiadas en uno o varios ensambles. Sin embargo, la comparación de los IAR entre especies resulta sesgada debido a que la probabilidad de detección usualmente varía notoriamente entre las especies. En este trabajo se sugiere emplear los IAR solo para comparar a la misma población a través del tiempo y/o espacio, y emplear la tasa de encuentro para comparar entre especies. Si bien numéricamente ambas se calculan con la misma fórmula, conceptualmente son diferentes. Alternativamente, con los datos obtenidos con las trampas cámara se pueden emplear modelos lineales generalizados y modelos jerárquicos. Éstos últimos modelan el proceso observacional condicional al proceso ecológico.

15. AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo forma parte del proyecto CB-2010-01-256549 financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y la Red de Biología y Conservación de Vertebrados del Instituto de Ecología, A. C. Particularmente, agradezco los comentarios de varios participantes de los Talleres de FototrampeoR que han empleado diferentes versiones del paquete RAIeR. También agradezco las sugerencias de los revisores y los comentarios y sugerencias de Juan Camilo Cepeda-Duque en diferentes momentos del proceso de elaboración de este paquete, y para mejorar la redacción y contenido de la versión final de esta revisión.

16. REFERENCIAS

- Acevedo P, Ferreres J, Jaroso R, Durán M. 2010. Estimating roe deer abundance from pellet group counts in Spain: An assessment of methods suitable for Mediterranean woodlands. *Ecological Indicators* 10(6):1226-1230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.04.006>
- Álvarez-Córdova F, Fernández JA, Camargo-Sanabria AA, Ontiveros JC, Titulaer M. 2022. Relative abundance, habitat selection, and diet of the coyote in northern México. *Therya* 13(3):253-258. <https://doi.org/10.12933/therya-22-2184>
- Anile S, Devillard S. 2016. Study design and body mass influence RAIs from camera trap studies: evidence from the felidae. *Animal Conservation* 19(1):35-45. <https://doi.org/10.1111/acv.12214>
- Archaux F, Henry PY, 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>
- Arroyo-Arce S, Thomson I, Fernández C, Salom-Pérez R. 2017. Relative abundance and activity patterns of terrestrial mammals in Pacuare Nature Reserve, Costa Rica. *UNED Research Journal* 9(1):15-21.
- Bachl FE, Lindgren F, Borchers DL, Illian JB. 2019. inlabru: an R package for Bayesian spatial modelling from ecological survey data. *Methods in Ecology and Evolution* 10(6):760-766. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13168>

- Barnes RFW. 2001. How reliable are dung counts for estimating elephant numbers? *African Journal of Ecology* 39:1-9. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2001.00266.x>
- Beaudrot L, Ahumada J, O'Brien TG, Jansen PA. 2019. Detecting tropical wildlife declines through camera-trap monitoring: an evaluation of the Tropical Ecology Assessment and Monitoring protocol. *Oryx* 53(1):126-129. <https://doi.org/10.1017/S0030605318000546>[Opens in a new window]
- Blake JG, Mosquera D, Loisel BA, Swing K, Romo D. 2017. Long-term variation in abundance of terrestrial mammals and birds in eastern Ecuador as measured by photographic rates and occupancy estimates. *Journal of Mammalogy* 98(4):1168-78. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx046>
- Boitani L. 2016. *Camera Trapping for Wildlife Research*. Pelagic Publishing Ltd.
- 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):14031-41. <https://doi.org/10.1002/ece3.5840>
- Buenrostro A, Osciell SA, García-Grajalés J. 2020. Daily activity patterns and relative abundance of medium and large mammals in a communal natural protected area on the central coast of Oaxaca, Mexico. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 12(3):159-168. <https://doi.org/10.5897/IJBC2020.1399>
- Burgas A, Amit R, Lopez BC. 2014. Do attacks by jaguars *Panthera onca* and pumas *Puma concolor* (Carnivora: Felidae) on livestock correlate with species richness and relative abundance of wild prey? *Revista de Biología Tropical* 62(4):1459-1467.
- Burton AC, Neilson E, Moreira D, Ladle A, Steenweg R, Fisher JT, 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>
- Camino M, Thompson J, Andrade L, Cortez S, Matteucci SD, Altrichter M. 2020. Using local ecological knowledge to improve large terrestrial mammal surveys, build local capacity and increase conservation opportunities. *Biological Conservation* 244:108450. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108450>
- Caravaggi A. 2017. remBoot: an R package for random encounter modelling. *Journal of Open Source Software* 2(10):176. <https://doi.org/10.21105/joss.00176>
- Caughley G. 1977. *Analysis of vertebrate populations*. Wiley, Lond, UK.
- Caughley G, Sinclair ARE. 1994. *Wildlife ecology and management*. Boston, Blackwell Scientific.
- Chauvenet ALM, Gill RMA, Smith GC, Ward AI, Massei G. 2017. Quantifying the bias in density estimated from distance sampling and camera trapping of unmarked individuals. *Ecological Modelling* 350(24):79-86. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.02.007>
- Conn PB, Bailey LL, Sauer JR. 2004. Indexes as surrogates to abundance for low-abundance species. In: Thompson WL, editor, *Sampling rare or elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters*. Washington, DC: Island Press, p. 59-74.
- Conner MC, Labisky RF, Progulsk DR. 1983. Scent-station indices as measures of population abundance for bobcats, raccoons, gray Foxes, and opossums. *Wildlife Society Bulletin* 11(2):146-52. <https://www.jstor.org/stable/3781036>
- Coulson GM, Raines JA. 1985. Methods for small-scale surveys of grey kangaroo populations. *Australian Wildlife Research* 12(2):119-125. <https://doi.org/10.1071/WR9850119>

- Davis DE, Winstead RL. 1980. Estimating the numbers of wildlife populations. In: Schemnitz S.D, editor. Wildlife management techniques manual. Fourth edition. The Wildlife Society. Washington, D. C. p. 221-245.
- Denes 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>
- Doser JW, Finley AO, Kéry M, Zipkin EF. 2022. spOccupancy: An R package for single-species, multi-species, and integrated spatial occupancy models. *Methods in Ecology and Evolution* 13(8):1670-1678. <https://raco.cat/index.php/ABC/article/view/57160>
- Eberhardt LL, Simmons MA. 1987. Calibration population indices by doubling sampling. *Journal of Wildlife Management* 51:665-675. <https://doi.org/10.2307/3801286>
- Efford MG, Dawson DK, Robbins CS. 2004. DENSITY: software for analysing capture-recapture data from passive detector arrays. *Animal Biodiversity and Conservation* 27(1):217-228. <https://raco.cat/index.php/ABC/article/view/57160>
- Efford M. 2022. secr: Spatially explicit capture-recapture models. R package version 4.5.3, <https://CRAN.R-project.org/package=secr>
- Efford MG. 2023. ipsecr: An R package for awkward spatial capture-recapture data. *Methods in Ecology and Evolution* 14(5):1182-1189. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14088>
- Farris, SC, Waddle JH, Hackett CE, Brandt LA, Mazzotti FJ. 2021. Hierarchical models improve the use of alligator abundance as an Indicator. *Ecological Indicators* 133:e108406. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108406>
- Forsyth DM, Barker RJ, Morriss G, Scroggie MP. 2007. Modeling the relationship between fecal pellet indices and deer density. *Journal of Wildlife Management* 71:964-970. <https://doi.org/10.2193/2005-695>
- Fleming P, Meek PI, Ballard G, Banks P, Claridge A, Sanderson J, Swann D. 2014. Camera trapping: wildlife management and research. Australia: CSIRO Publishing.
- Gómez-Valencia B, Montenegro O. 2016. Densidad, abundancia relativa u ocupación del pecari de collar? optimizando el esfuerzo de muestreo. *Mastozoología Neotropical* 23(2):543-550.
- González-Maya JF, Schipper J, Rojas-Jiménez K. 2009. Elevational distribution and abundance of Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) at different protection areas in Talamanca region of Costa Rica. *Tapir Conservation* 18(25):29-35.
- Gopalaswamy AM, Royle, JA, Hines JE, Singh P, Jathanna D, Kumar NS, Karanth KU. 2012. Program SPACECAP: software for estimating animal density using spatially explicit capture-recapture models. *Methods in Ecology and Evolution* 3(6):1067-1072. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00241.x>
- Greenwood JJD, Robinson RA. 2006. General census methods. In: Sutherland WJ, editor. *Ecological Census Techniques*. Cambridge University Press. p. 87-185.
- Green AM, Chynoweth MW, Şekercioğlu ÇH. 2020. Spatially explicit capture-recapture through camera trapping: a review of benchmark analyses for wildlife density estimation. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:e563477. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.563477>
- Guillera-Arroita G. 2017. Modelling of species distributions, range dynamics and communities under Imperfect detection: advances, challenges and opportunities. *Ecography* 40(2):281-95. <https://doi.org/10.1111/ecog.02445>
- Hamel S, Killengreen ST, Henden JA, 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>
- Harmsen BJ, Foster RJ, Silver S, Ostro L, Doncaster CP. 2010. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: a case study from Belize. *Biotropica*, 42(1):126-133. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00544.x>
- Hilbe JM. 2014. Modeling count data. Cambridge University Press.
- Hines JE. 2006. PRESENCE2: Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>
- Howe EJ, Buckland ST, Després-Einspenner ML, Kuhl HS. 2017. Distance sampling with camera traps. *Methods in Ecology and Evolution* 8(11):1558-1565. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12790>
- Iijima H. 2020. A Review of wildlife abundance estimation models: comparison of models for correct application. *Mammal Study* 45(3):177-88. <https://doi.org/10.3106/ms2019-0082>
- Karels TJ, Koppel L, Hik DS. 2004. Fecal pellet counts as a technique for monitoring an alpine-dwelling social rodent, the hoary marmot (*Marmota caligata*). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 36(4):490-494. <https://doi.org/10.1657/1523-0430>
- Kays R, Arbogast BS, Baker-Whetton M, Beirne C, Boone HM, Bowler M, Santiago F, Burneo, Cove MV, Ding P, Espinosa S, Sousa Gonçalves AL, Hansen CP, Jansen PA, Kolowski JM, Knowles TW, Moreira Lima MG, Millspaugh J, McShea WJ, Pacifici K, Parsons AW, Pease BS, Rovero F, Santos F, Schuttler SG, Sheil D, Si X, Snider M, Spironello WR. 2020. An empirical evaluation of camera trap study design: How many, how long and when?. *Methods in Ecology and Evolution* 11(6):700-713. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13370>
- Kellner KF, Fowler NL, Petroelje TR, Kautz TM, Beyer Jr DE, Belant JL. 2022. ubms: An R package for fitting hierarchical occupancy and N-mixture abundance models in a Bayesian framework. *Methods in Ecology and Evolution* 13(3):577-584. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13777>
- Kellner KF, Smith AD, Royle JA, Kéry M, Belant JL, Chandler RB. 2023. The unmarked R package: Twelve years of advances in occurrence and abundance modelling in ecology. *Methods in Ecology and Evolution Methods* 14:1408-1415. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14123>
- Kéry M, Royle JA. 2016. Applied hierarchical modeling in ecology: analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS: Volume 1: Basic models. Academic Press.
- Kéry M, Royle JA. 2020. Applied hierarchical modeling in ecology: analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS: Volume 2: Dynamic and advanced models. Academic Press.
- Krebs CJ. 1985. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Nueva York: Harper & Row.
- Kolowski JM, Oley J, McShea WJ. 2021. High-density camera trap grid reveals lack of consistency in detection and capture rates across space and time. *Ecosphere* 12(2):e03350. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3350>
- Korner-Nievergelt F, Roth T, Von Felten S, Guélat J, Almasi B, Korner-Nievergelt P. 2015. Bayesian data analysis in ecology using linear models with R, BUGS, and Stan. Academic Press.
- Lancia RA, Kendall WL, Pollock KH, Nichols JD. 1994. Estimating the number of animals in wildlife populations In: Braun CE, editor. Techniques for wildlife investigations and management. Wildlife Society, Bethesda, Maryland. p. 106-153.
- Li X, Bleisch WV, Jiang X. 2018. Using large spatial scale camera trap data and hierarchical occupancy models to evaluate species richness and occupancy of rare and elusive wildlife

- communities in Southwest China. *Diversity and Distributions* 24(11):1560–72. <https://doi.org/10.1111/ddi.12792>
- Li X, Tian H, Piao Z, Wang G, Xiao Z, Sun Y, Holyoak, M. 2022. cameratrapR: An R package for estimating animal density using camera trapping data. *Ecological Informatics* 69:e101597. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101597>
- Lijun C, Wenhong X, Zhishu, X. 2019. Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data. *Biodiversity Science* 27(3):243–248. <https://doi.org/10.17520/biods.2018327>
- Link WA, Nichols JD. 1994. On the importance of sampling variance to investigations of temporal variation in animal size. *Oikos* 69:539–544. <https://doi.org/10.2307/3545869>
- Linhart SB, Knowlton FF. 1975. Determining the relative abundance of coyotes by scent station lines. *Wildlife Society Bulletin* 3(3):119–24. <https://www.jstor.org/stable/3781822>
- Liu X, Wu P, Songer M, Cai Q, He X, Zhu Y, Shao X. 2013. Monitoring wildlife abundance and diversity with infra-red camera traps in Guanyinshan Nature Reserve of Shaanxi Province, China. *Ecological Indicators* 33:121–28. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.09.022>
- Lizcano DJ. 2018. Trampas cámara como herramienta para estudiar mamíferos silvestres. *Mammalogy Notes* 5(1-2):31–35. <https://doi.org/10.47603/manovol5n1.31-35>
- Luo G, Wei W, Dai Q, Ran J. 2020. Density estimation of unmarked populations using camera traps in heterogeneous space. *Wildlife Society Bulletin* 44(1):173–81. <https://doi.org/10.1002/wsb.1060>
- MacKenzie DI, Kendall WL. 2002. How should detection probability be incorporated into estimates of relative abundance? *Ecology* 83(9):2387–93. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083%5B2387:HSDPBI%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083%5B2387:HSDPBI%5D2.0.CO;2)
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey L, Hines JE. 2017. *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2012-0-01164-7>
- Mandujano S. 2005. Track count calibration to estimate density of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in Mexican dry tropical forest. *The Southwestern Naturalist* 50(2):223–29. [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2005\)050%5B0223:TCCTED%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2005)050%5B0223:TCCTED%5D2.0.CO;2)
- Mandujano S. 2017. Monitoreo de la biodiversidad de mamíferos en áreas naturales protegidas empleando cámaras-trampa: sugerencias de herramientas para la gestión y el análisis numérico de las fotos. *Paraquaria Natural* 5(1):20–29.
- Mandujano S. 2019a. Analysis and trends of photo-trapping in Mexico: text mining in R. *Therya* 10(1):25–32. <https://doi.org/10.12933/therya-19-666>
- Mandujano S. 2019b. Índice de abundancia relativa: RAI. In: Mandujano S, Pérez-Solano LA, eds., *Foto-trampeo en R: Organización y análisis de datos*. Xalapa, Ver., México: Instituto de Ecología A. C.
- Mandujano S. 2019c. Simulación de movimientos y efectos en la detección: sim_JW. In: Mandujano S, Pérez-Solano LA, eds., *Foto-trampeo en R: Organización y análisis de datos*. Xalapa, Ver., México: Instituto de Ecología A. C.
- Mandujano S. 2023. Beta version of the RAI_eR package, GitHub repository, https://github.com/SMandujanoR/RAI_eR. Updated: Nov 27, 2023.
- Mandujano S, Pérez-Solano LA. 2019. *Foto-trampeo en R: Organización y análisis de datos*. Xalapa, Ver., México: Instituto de Ecología A. C.

- Mann GK, O’Riain MJ, Parker DM. 2015. The road less travelled: assessing variation in mammal detection probabilities with camera traps in a semi-arid biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, 24, 531-545. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0834-z>
- Marchandean S, Aubineau J, Berger F, Gaudin J-C, Roobrouck A, Corda E, Reitz F. 2006. Abundance indices: reliability testing is crucial—a field case of wild rabbit *Oryctolagus cuniculus*. *Wildlife Biology* 12(1):19–27. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2006\)12%5B19:AIRTIC%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2006)12%5B19:AIRTIC%5D2.0.CO;2)
- Martin PS, Gheler-Costa C, Lopes PC, Rosalino LM, Verdade LM. 2012. Terrestrial non-volant small mammals in agro-silvicultural landscapes of Southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 282:185–95. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.002>
- Mathewson PD, Spehar SN, Meijaard E, Sasmirul A, Marshall AJ. 2008. Evaluating orangutan census techniques using nest decay rates: implications for population estimates. *Ecological Applications* 18(1):208–21. <https://doi.org/10.1890/07-0385.1>
- McCaffery KR. 1976. Deer trail counts as an index to populations and habitat use. *Journal of Wildlife Management* 40(2):308-316. <https://doi.org/10.2307/3800430>
- McClintock BT, Thomas L. 2019. Estimating abundance or occupancy from unmarked populations. In: Murray DL, Sandercock BT (Eds.). *Population ecology in practice*. Oxford: Wiley Blackwell. <https://doi.org/10.2307/3800430>
- McDonald T, Nielson R, Carlisle J, Augustine B, Griswald J, Reynolds J, McDonald MT. 2015. Package Rdistance. Microsoft R Application Network. <https://github.com/tmcd82070/Rdistance/wiki>
- McIntyre T, Majelantle TL, Slip DJ, Harcourt RG. 2020. Quantifying imperfect camera-trap detection probabilities: implications for density modelling. *Wildlife Research* 47(2):177–85. <https://doi.org/10.1071/WR19040>
- Mendes-Oliveira AC, Peres CA, de A Maués PCR, Linhares-Oliveira G, Mineiro IGB, Silva de Maria SL, Lima RCS. 2017. Oil palm monoculture induces drastic erosion of an Amazonian forest mammal fauna. *PLoS One* 12(11):e0187650. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187650>
- Miller DL. 2016. Package Distance. Versión 0.9, 6. <https://github.com/DistanceDevelopment/Distance/>
- Moeller AK, Lukacs PM, Horne JS. 2018. Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere* 9(8):e02331. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2331>
- Moeller AK, Lukacs PM, Horne JS. 2022. spaceNtime: an R package for estimating abundance of unmarked animals using camera-trap photographs. *Mammalian Biology* 102:581-590. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00181-8>
- Mooty JJ, Karns PD, Heisey DM. 1984. The relationship between white-tailed deer track counts and pellet-group surveys. *Journal of Wildlife Management* 48(1):275-279. <https://doi.org/10.2307/3808488>
- Monroy-Vilchis O, Rodríguez-Soto C, Zarco-González M, Urios V. 2009. Cougar and jaguar habitat use and activity patterns in central Mexico. *Animal Biology* 59(2):145-157. <https://doi.org/10.1163/157075609X437673>
- Montalvo VH, Sáenz-Bolaños C, Cruz-Díaz JC, Kamilar JM, Carrillo E, Fuller TK. 2023. Effects of camera trap placement on photo rates of jaguars, their prey, and competitors in northwestern Costa Rica. *Wildlife Society Bulletin* 47(2):e1428. <https://doi.org/10.1002/wsb.1428>
- Nakashima Y, Hongo S, Mizuno K, Yajima G, Dzeffck ZSC. 2022. Double-observer approach with camera traps can correct imperfect detection and improve the accuracy of density estimation of unmarked animal populations. *Scientific Reports* 12(1):2011. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05853-0>

- Neff DJ. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. *Journal of Wildlife Management* 32(3):597-614. <https://doi.org/10.2307/3798941>
- O'Brien TG. 2011. Abundance, density and relative abundance: A conceptual framework. In: O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU, editors. *Camera traps in animal ecology: methods and analyses*. Tokio, Japan: Springer.
- O'Brien TG, Ahumada J, Akampurila E, Beaudrot L, Boekee K, Brncic T, Hickey J, Jansen PA, Kayijamahe C, Moore J, Mugerwa B, Mulindahabi F, Ndoundou-Hockemba M, Niyigaba P, Nyiratuza M, Opepa CK, Rovero F, Uzabaho E, Strindberg S. 2020. Camera trapping reveals trends in forest duiker populations in African National Parks. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 6(2):168-180. <https://doi.org/10.1002/rse2.132>
- Ojasti J, Dallmeier F. 2000. *Manejo de fauna silvestre neotropical (Vol. 5)*. Estados Unidos: Smithsonian Institution/MAB Program.
- Palencia P, Rowcliffe JM, Vicente J, Acevedo P. 2021. Assessing the camera trap methodologies used to estimate density of unmarked populations. *Journal of Applied Ecology* 58(8):1583-1592. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13913>
- Palencia P, Vicente J, Soriguer RC, Acevedo P. 2022. Towards a best-practices guide for camera trapping: assessing differences among camera trap models and settings under field conditions. *Journal of Zoology* 316(3):197-208. <https://doi.org/10.1111/jzo.12945>
- Palmer MS, Swanson A, Kosmala M, Arnold T, Packer C. 2018. Evaluating relative abundance indices for terrestrial herbivores from large-scale camera trap surveys. *African Journal of Ecology* 56(4):791-803. . <http://localhost:8383/jspui/handle/123456789/882>
- Pardo LE, Campbell MJ, Edwards W, Clements GR, Laurance WF. 2018. Terrestrial mammal responses to oil palm dominated landscapes in Colombia. *PLoS One* 13(5):e0197539. <https://doi.org/10.1111/aje.12566>
- Perez-Irineo G, Santos-Moreno A. 2012. Diversidad de mamíferos terrestres de talla grande y media de una selva subcaducifolia del noreste de Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(1):164-69. <http://localhost:8383/jspui/handle/123456789/882>
- Pérez-Irineo G, Santos-Moreno A. 2016. Abundance, herd size, activity pattern and occupancy of ungulates in Southeastern Mexico. *Animal Biology* 66(1):97-109. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002490>
- Pollock KH, Nichols JD, Simons TR, Farnsworth GL, Bailey LL, Sauer JR. 2002. Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics: The official journal of the International Environmetrics Society* 13(2):105-119. <https://doi.org/10.1002/env.514>
- Pollock KH, Marsh H, Bailey LL, Farnsworth GL, Simons TR, Alldredge MW. 2004. Separating components of detection probability in abundance estimation: an overview with diverse examples. In: Thompson WL, editor, *Sampling rare or elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters*. Washington, DC: Island Press, p. 43-58.
- Quispe-Lopez M, Barreda S, Marcelo-Carranza D, Pacheco V, Aponte H, Ramirez DW. 2021. Relative abundance and habitat selection of the montane Guinea pig *Cavia tschudii* in a wetland at coastal desert with comments on its predators. *Therya* 12(3):423-433. <https://doi.org/10.12933/therya-21-1096>
- Rich LN, Miller DA, Muñoz DJ, Robinson HS, McNutt JW, Kelly MJ. 2019. Sampling design and analytical advances allow for simultaneous density estimation of seven sympatric carnivore species from camera trap data. *Biological Conservation* 233:12-20. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.018>

- Ríos-Solís JA, Flores-Martínez JJ, Sánchez-Cordero V, Lavariega MC. 2021. Diversity and activity patterns of medium-and large-sized terrestrial mammals at the Los Tuxtlas Biosphere Reserve, México. *Therya* 12(2):237-248. <https://doi.org/10.12933/therya-21-1105>
- Rivero K, Rumiz DI, Taber AB. 2004. Estimating brocket deer (*Mazama gouazoubira* and *M. americana*) abundance by dung pellet counts and other indices in seasonal Chiquitano forest habitats of Santa Cruz, Bolivia. *European Journal of Wildlife Research* 50:161-167. <https://doi.org/10.1007/s10344-004-0064-x>
- Rizo-Aguilar A, Guerrero JA, Hidalgo-Mihart MG, González-Romero A. 2015. Relationship between the abundance of the endangered volcano rabbit *Romerolagus diazi* and vegetation structure in the Sierra Chichinautzin mountain range, Mexico. *Oryx* 49:360-365. <https://doi.org/10.1017/S0030605313000975>
- Rovero F, Marshall AR. 2009. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology* 46(5):1011-1017. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01705.x>
- Rovero F, Zimmerman F. 2016. *Camera trapping for wildlife research*. Exeter: Pelagic Publishers, UK.
- Rovero F, Zimmermann F, Berzi D, Meek P. 2013. Which camera trap type and how many do I need? A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix* 24(2):148–156. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.2-8789>
- Rowcliffe JM, Carbone C, Kays R, Kranstauber B, Jansen PA, Meek P, Fleming P. 2014. Density estimation using camera trap surveys: the random encounter model. *Camera trapping: wildlife management and research*. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, p. 317–324.
- Royle JA, Chandler RB, Sollmann R, Gardner B. 2013. *Spatial capture-recapture*. Academic Press.
- Royle JA, Dorazio RM. 2008. *Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities*. Academic Press.
- Royle JA, Nichols JD, Karanth KU, Gopaldaswamy AM. 2009. A hierarchical model for estimating density in camera-trap studies. *Journal of Applied Ecology* 46(1):118–27. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01578.x>
- Sollmann R, Mohamed A, Samejima H, Wilting A. 2013. Risky business or simple solution – relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation* 159:405–12. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.025>
- Soto-Werschitz A, Mandujano, S, Passamani M. 2023. Influence of forest type on the diversity, abundance, and naïve occupancy of the mammal assemblage in the southeastern Brazilian Atlantic Forest. *Therya* 14(3):329-341. <https://doi.org/10.12933/therya-23-4991>
- Srbek-Araujo AC, Chiarello AG. 2013. Influence of camera-trap sampling design on mammal species capture rates and community structures in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 13: 51-62.
- Stachowicz I, Ferrer-Paris JR, Quiroga-Carmona M, Moran L, Lozano C. 2020. Baseline for monitoring and habitat use of medium to large non-volant mammals in Gran Sabana, Venezuela. *Therya* 11(2):169–79. <https://doi.org/10.12933/therya-20-891>
- Stratton C, Sepulveda AJ, Hoegh A. 2020. msocc: Fit and analyse computationally efficient multi-scale occupancy models in R. *Methods in Ecology and Evolution* 11(9):1113-1120. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13442>
- Sutherland C, Royle JA, Linden DW. 2019. oSCR: a spatial capture–recapture R package for inference about spatial ecological processes. *Ecography* 42(9):1459–1469. <https://doi.org/10.1111/ecog.04551>

- Thomas L, Buckland ST, Rexstad EA, Laake JL, Strindberg S, Hedley SL, Bishop JRB, Marques TA, Burnham KP. 2010. Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size. *Journal of Applied Ecology* 47(1):5–14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01737.x>
- Tobler MW, Carrillo-Percegueiro SE, Pitman RL, Mares R, Powell G. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11(3):169–78. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2008.00169.x>
- Torres-Porras J, Cobos E, Seoane JM, Aguirre N. 2017. Large and medium-sized mammals of Buenaventura Reserve, Southwestern Ecuador. *CheckList* 13(4):35–45. <https://doi.org/10.15560/13.4.35>
- Treves A, Mwima P, Plumptre AJ, Isoke S. 2010. Camera-trapping forest–woodland wildlife of Western Uganda reveals how gregariousness biases estimates of relative abundance and distribution. *Biological Conservation* 143(2):521–28. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.025>
- Vallecillo D, Gauthier-Clerc M, Guillemain M, Vittecoq M, Vandewalle P, Roche B, Champagnon J. 2021. Reliability of animal counts and implications for the interpretation of trends. *Ecology and Evolution* 11(5):2249–2260. <https://doi.org/10.1002/ece3.7191>
- Viscarra ME, Ayala, GM, Ticona, H, Wallace RB. 2022. Relative abundance and activity patterns of mesomammals in central Andes. *Therya* 13(3):265–275. <https://doi.org/10.12933/therya-22-1175>
- White GC. 2005. Correcting wildlife counts using detection probabilities. *Wildlife Research* 32(3):211–16. <https://doi.org/10.1071/WR03123>
- White GC. 2008. Closed population estimation models and their extensions in Program MARK. *Environmental and Ecological Statistics* 15:89–99. <https://doi.org/10.1007/s10651-007-0030-3>
- Yamaura Y, Kery M, Royle AJ. 2016. Study of biological communities subject to imperfect detection: bias and precision of community N-mixture abundance models in small-sample situations. *Ecological Research* 31(3):289–305. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1340-4>
- Zou F, Zhang Q, Zhang M, Lee M-B, Wang X, Gong Y, Yang C. 2019. Temporal patterns of three sympatric pheasant species in the Nanling Mountains: N-mixture modeling applied to detect abundance. *Avian Research* 10(1):1–10. <https://doi.org/10.1186/s40657-019-0181-6>

Editor: Diego J. Lizcano
Received 2023-10-09
Reviewed 2023-10-20
Accepted 2023-12-15
Published 2024-02-02