

# Foto-trampeo R: Vol.II

Análisis de ocupación y captura-recaptura

*Versión: 2020-04-10 17:33:38*



# Índice general

<b>1. Modelos de ocupación de interacción entre especies:</b>	
<b>unmarked</b>	<b>5</b>
<i>Gabriel Andrade-Ponce y Karen Velasquez-Carrillo</i>	5
1.1. Introducción	5
1.2. Base conceptual	6
1.3. Paquetería	8
1.4. Preparación de los datos	8
1.4.1. Uso de covariables	8
1.4.2. Tratamiento de covariables	9
1.4.3. Cargar las historias de detección	9
1.5. Construcción de los modelos	10
1.5.1. Generar el dataframe de unmarked	10
1.5.2. Ajustar los modelos	11
1.6. Grafico de resultados	15
1.7. Importancia de la interacción	18
1.8. Sumario	19
1.9. Referencias	20



# Capítulo 1

## Modelos de ocupación de interacción entre especies: unmarked

*Gabriel Andrade-Ponce y Karen Velasquez-Carrillo*

### 1.1. Introducción

Entender como se relaciona el uso del espacio de un depredador y su presa, dos especies que compiten o incluso de especies mutualistas, nos ayuda a descifrar como se estructura determinada comunidad (Tadesse 2017). Es por ello que el análisis de la co-ocurrencia de especies es un tema recurrente en la ecología de comunidades, el cual ha sido abordado por diferentes metodologías. No obstante, ninguna de las aproximaciones clásicas incluye formalmente el efecto de la

---

<sup>1</sup>©Mandujano, S. (Ed.). 2020 *Fototrampeo en R: Análisis de ocupación y captura-recaptura. Volumen II. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Ver., México.*

detección imperfecta en la ocurrencia de las especies, sino hasta el desarrollo del modelo de ocupación de co-ocurrencia por MacKenzie et al. (2004). Éste modelo es una exención del modelo básico de ocupación de una temporada, en el que se calcula la ocupación y detección conjunta de dos o más especies, por lo cual sigue su misma lógica (MacKenzie et al. 2017).

Sin embargo, el modelo desarrollado presenta problemas de convergencia numérica cuando hay pocos datos y se utilizan covariables (MacKenzie et al. 2004). Debido a los problemas de convergencia, posteriormente varios autores desarrollaron una re-parametrización del modelo básico de co-ocurrencia, construyendo modelos condicionales, es decir que asumen *a priori* que una especie es dominante frente a otra (Richmond et al. 2010, Waddle et al. 2010), y modelos no condicionales los cuales no asumen dominancia (Rota et al. 2016).

Para este capítulo vamos a explorar el modelo desarrollado por Rota et al. (2016). Como se mencionó anteriormente, este modelo no asume *a priori* la dominancia de alguna de las especies, motivo por el cual también permite modelar la interacción de más de dos especies simultáneamente. Sin embargo, cabe aclarar que aunque sea posible la inclusión de más de dos especies, a medida de que incluimos interacciones de orden mayor, aumentamos el número de parámetros exponencialmente, lo que dificulta la interpretación biológica de los resultados y hace que el modelo requiera mayor cantidad de datos.

## 1.2. Base conceptual

Similar a los modelos de ocupación de una especie y una temporada, este modelo presenta un componente ecológico ( $\psi$ ) y uno observacional ( $p$ ), sin embargo su planteamiento es diferente. En el modelo de co-ocurrencia la ocupación latente  $Z$  para cada especie  $s$  en cada sitio  $i$  sigue una distribución *Bernoulli* multivariada

$$Z_i \sim MVB(\psi_i)$$

donde  $Z_i$  es un vector de dimensiones  $s$  (número de especies) que contiene 1's, cuando la especie esta presente y 0's cuando esta ausente, mientras que  $\psi_i$  es un vector de dimensiones  $2_s$  el cual contiene la probabilidad de todas las secuencias de unos y ceros que puede contener  $Z_i$ .

Por otro lado, el modelo de detección es muy similar al del modelo original donde las detecciones y no detecciones de las especies  $s$  en un sitio  $i$  durante un muestreo  $t$ , condicional a la presencia de la especie  $s$  ( $Z_s = 1$ ), siguen una distribución *Bernoulli*

$$y_{sij}|Z_{si} \sim \text{Bernoulli}(Z_{si}p_{sit})$$

Para ilustrar un poco el uso de la distribución *Bernoulli* multivariada describe un ejemplo usando distribución bivariada, o para interacción de dos especies (Rota et al. 2016).

La probabilidad  $\log$  de que una especie ocupe un sitio puede estar dada por dos estados, presencia ( $\psi$ ) o ausencia ( $1-\psi$ ) y esta definida como:

$$f = \log\left(\frac{\psi}{1-\psi}\right)$$

También conocida como “Parámetro natural”.

Ahora en el caso donde  $s = 2$  tenemos 4 posibles estados: 1) presencia de ambas especies ( $\psi_{11}$ ), 2) presencia de especie A ( $\psi_{10}$ ), 3) presencia de especie B ( $\psi_{01}$ ) y 4) ausencia de ambas especies ( $\psi_{00}$ ). De esta manera podemos obtener los parámetros naturales definidos de la siguiente manera:

Cuando la especie A esta presente y la B ausente

$$f_1 = \log\left(\frac{\psi_{10}}{\psi_{00}}\right)$$

Cuando la especie B esta presente y la especie A ausente

$$f_2 = \log\left(\frac{\psi_{01}}{\psi_{00}}\right)$$

Y finalmente la interacción de las dos especies

$$f_{12} = \log\left(\frac{\psi_{11}\psi_{00}}{\psi_{01}\psi_{10}}\right)$$

A partir de los parámetros naturales es posible derivar las probabilidades de ocupación marginales, así como modelarlas en función de covariables por medio de la unión **logit-link**; y bajo la misma lógica se pueden construir los parámetros naturales para un mayor número de especies interactuantes.

## 1.3. Paquetería

El modelo desarrollado por Rota et al. (2016) recientemente fue agregado a la última versión de la paquetería **unmarked** versión 0.12-3 (Fiske y Chandler 2019), lo cual permite el desarrollo de este tipo de modelos de manera relativamente sencilla. No obstante, es posible que en el futuro el modelo esté sujeto a nuevas actualizaciones y mejoras, por lo cual es recomendable seguir las futuras actualizaciones de la paquetería: <https://cran.r-project.org/web/packages/unmarked/index.html>

## 1.4. Preparación de los datos

### 1.4.1. Uso de covariables

El modelo de interacción permite la inclusión de covariables que puedan influir sobre los parámetros independientes de cada especie ( $f_1, f_2$ ), así como los parámetros de interacción ( $f_{12}$ ) de manera independiente, sin embargo, debido a la cantidad de parámetros del modelo, el uso de muchas covariables dificulta la construcción de los mismos, así como su optimización y posterior interpretación.

Al igual que en un modelo de ocupación de una especie, es recomendable utilizar covariables siguiendo una hipótesis biológica plausible,



es decir que dada la biología o ecología de las especies definimos las variables que puedan influir de manera importante sobre el parámetro ecológico de la especie. Así mismo, utilizar covariables que puedan influir en la probabilidad de detección de una especie y por ende en el componente observacional del modelo (tipo de cámara trampa, cebo utilizado, patrones de forrajeo, etc.).

Una manera de seleccionar variables importantes, es ajustar previamente modelos de ocupación de una especie para determinar aquellas covariables relevantes para la especie y de tal manera solo incluir estas en el modelo de interacción. De igual forma, dependiendo de la pregunta de investigación también es posible probar alguna covariable de interés, por ejemplo: queremos saber ¿cómo el grado de disturbio afecta la co-ocurrencia de las especies?, por lo cual utilizaríamos la covariable de índice de disturbio para modelar los parámetros naturales .

### 1.4.2. Tratamiento de covariables

El tratamiento de las covariables es el mismo de un modelo de ocupación para una especie y una temporada, por lo tanto podemos seguir la guía del capítulo de modelos de ocupación:

1. Cargar los datos
2. Revisar su estructura
3. Estandarizar variables
4. Analizar posible correlación entre las variables

### 1.4.3. Cargar las historias de detección

Las historias de detección utilizadas provienen de registros de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus*, el gato montés *Lynx rufus* y el conejo *Sylvilagus floridanus*, obtenidos a partir de información de fototrampeo en la localidad de San Gabriel Casa Blanca, Oaxaca. En los modelos de co-ocurrencia las historias de detección de todas

las especies deben tener las mismas dimensiones, es decir el mismo número de sitios y ocasiones de muestreo.

Primero cargamos las historias de detección por separado, creando un objeto para cada archivo .csv.

```
#Datos de zorra gris:
Urci <- read.csv("Fox.hist5.csv")[,-1]
# Datos de lince:
Lyru <- read.csv("Lynx.hist5.csv")[,-1]
# Datos de conejos:
Syfl <- read.csv("Rabbit.hist5.csv")[,-1]
```

El comando `[-1]` indica que eliminamos la primera columna que corresponde a los nombres de las estaciones de muestreo.

El siguiente paso es unir en una lista las matrices de historias de detección de las especies, ya que así las requiere el formato de la función `OccuMulti()`

```
y <- list(as.matrix(Urci),
          as.matrix(Lyru),
          as.matrix(Syfl))
# Indica los nombres de las especies:
names(y) <- c("zorra", "lince", "conejo")
```

Una vez tenemos listo nuestro objeto con las historias de detección de las tres especies, procedemos a desarrollar los modelos.

## 1.5. Construcción de los modelos

### 1.5.1. Generar el dataframe de unmarked

Para la construcción de los modelos iniciaremos cargando la librería `unmarked`. Posteriormente, generamos el marco de datos utilizando la función `unmarkedFrameOccuMulti()`, la cual requiere los mismos componentes que la función de ocupación simple: las historias de detección, covariables de sitio y covariables de observación.

```
library(unmarked)
# lista de historias de detección
int <- unmarkedFrameOccuMulti(y = y,
  siteCovs = NULL # covariables de sitio
  ,obsCovs = NULL) # covariables de observación
summary(int)

## unmarkedFrame Object
##
## 66 sites
## 3 species: zorra lince conejo
## Maximum number of observations per site: 36
## Mean number of observations per site:
## zorra: 18.1212121212121 lince: 18.1212121212121 conejo:
18.1212121212121
## Sites with at least one detection:
## zorra: 30 lince: 22 conejo: 30
## Tabulation of y observations:
## zorra:
## 0 1 <NA>
## 1079 117 1180
## lince:
## 0 1 <NA>
## 1153 43 1180
## conejo:
## 0 1 <NA>
## 1009 187 1180
```

Es aconsejable utilizar la función `summary()` para analizar el panorama general de los datos, así como la función `plot()` que gráfica las historias de detección de las especies en el muestreo.

### 1.5.2. Ajustar los modelos

La sintaxis del modelo de interacción difiere de la del modelo clásico. Primero para modelar necesitamos crear un objeto que contenga las formulas para cada uno de los parámetros naturales

```
formupsi <- c("~1", "~1", "~1", "~0", "~0", "~0", "~0")
formup <- c("~1", "~1", "~1")
```

El objeto `formupsi` es un vector que contiene las formulas individuales para cada parámetro natural, es decir que debe tener el mismo número y orden de las columnas de `int@fDesign`. `@fDesign` contiene los posibles estados de  $\psi$  en las filas y el nombre de los parámetros naturales en las columnas. Por ejemplo  $f_1$  corresponde a la presencia de la zorra gris y  $f_7$  a la interacción de las tres especies.

En este caso modelamos  $f_1$ ,  $f_2$ , y  $f_3$ , lo cual es equivalente a realizar modelos de ocupación simple para cada una de las especies. Por su parte `formup` contiene las formulas para el componente de la detección y deben corresponder al número de especies, en este caso 3.

Ahora ajustemos el primer modelo:

```
summary(m1 <- occuMulti(formup, formupsi, data = int))
```

```
##
## Call:
## occuMulti(detformulas = formup, stateformulas =
formupsi, data = int)
##
## Occupancy (logit-scale):
## Estimate SE z P(>|z|)
## [zorrra] (Intercept) -0.0795 0.258 -0.308 0.758
## [lince] (Intercept) -0.1524 0.355 -0.429 0.668
## [conejo] (Intercept) -0.1448 0.251 -0.577 0.564
##
## Detection (logit-scale):
## Estimate SE z P(>|z|)
## [zorrra] (Intercept) -1.371 0.1079 -12.70 5.79e-37
## [lince] (Intercept) -2.492 0.2059 -12.10 1.03e-33
## [conejo] (Intercept) -0.733 0.0899 -8.15 3.53e-16
##
## AIC: 1841.947
## Number of sites: 66
## optim convergence code: 0
## optim iterations: 32
## Bootstrap iterations: 0
```

Otra manera de decirle al modelo que no queremos considerar interacciones de determinado orden, es mediante el comando `maxOrder`, así, si queremos que no considere las interacciones utilizamos `maxOrder=1`, si queremos considerar solo interacciones de segundo orden (pares de especies) `maxOrder=2`, para interacciones de tercer orden (interacciones triples) `maxOrder=3`, y así sucesivamente dependiendo de la cantidad de especies y sus posibles interacciones.

En nuestro modelo podemos integrarlo así: `summary(m1 <- occuMulti(formup,formupsi, data=int, maxOrder=1))`. Mediante este método no es necesario adicionar los “~0” de los parámetros naturales que no queremos considerar en el vector de las formulas de ocupación (`formupsi`). Sin embargo, en la versión actual del paquete, cuando construimos la lista de los modelos, la función requiere el mismo número de formulas, por lo cual si se busca seleccionar modelos mediante algún criterio de información, a la fecha es necesario poner las formulas de ocupación completas.

El primer modelo `m1` no asume ninguna interacción, es decir que las especies ocurren de manera independiente, no obstante, nuestro interés es analizar las interacciones entre especies por lo cual vamos a construir diferentes modelos para contrastar esta hipótesis.

Por ejemplo podemos ajustar un modelo donde la ocupación de lince y la zorra están relacionadas. Estas dos especies son carnívoros de tamaños similares, por lo cual podrían competir por los recursos, de manera que los lince pueden segregar a las zorras por competencia de interferencia.

```
formupsi2 <- c("~1", "~1", "~1", "~1", "~0", "~0", "~0")
formup2 <- c("~1", "~1", "~1")
# La ocupación del lince y la zorra estan relacionadas
summary(m2 <- occuMulti(formup2, formupsi2, data = int))
```

```
##
## Call:
## occuMulti(detformulas = formup2, stateformulas =
formupsi2, data = int)
##
## Occupancy (logit-scale):
## Estimate SE z P(>|z|)
```

```
## [zorra] (Intercept) -0.313 0.403 -0.777 0.437
## [lince] (Intercept) -0.408 0.478 -0.855 0.393
## [conejo] (Intercept) -0.145 0.251 -0.577 0.564
## [zorra:lince] (Intercept) 0.502 0.657 0.765 0.444
##
## Detection (logit-scale):
## Estimate SE z P(>|z|)
## [zorra] (Intercept) -1.370 0.1078 -12.71 5.33e-37
## [lince] (Intercept) -2.488 0.2057 -12.09 1.14e-33
## [conejo] (Intercept) -0.733 0.0899 -8.15 3.53e-16
##
## AIC: 1843.355
## Number of sites: 66
## optim convergence code: 0
## optim iterations: 34
## Bootstrap iterations: 0
```

De esta manera podemos construir modelos que reflejen distintas hipótesis de interacción entre las 3 especies.

1. La ocupación del conejo y de la zorra estan relacionas:

```
formupsi3 <- c("~1", "~1", "~1", "~0", "~1", "~0", "~0")
formup3 <- c("~1", "~1", "~1")
summary(m3 <- occuMulti(formup3, formupsi3, data = int))
```

2. La ocupación del conejo y lince estan relacionadas:

```
formupsi4 <- c("~1", "~1", "~1", "~0", "~0", "~1", "~0")
formup4 <- c("~1", "~1", "~1")
summary(m4 <- occuMulti(formup4, formupsi4, data = int))
```

3. Las tres especies presentan dependencia pareada:

```
formupsi5 <- c("~1", "~1", "~1", "~1", "~1", "~1", "~0")
formup5 <- c("~1", "~1", "~1")
summary(m5 <- occuMulti(formup5, formupsi5, data = int))
```

Una vez tenemos los modelos que reflejan las hipótesis que queremos probar, podemos proceder a escoger uno de ellos mediante el criterio de información de Akaike (AIC).

```
fl <- fitList("independencia" = m1,
             "Fox+Lynx" = m2,
             "Fox+Rabbit" = m3,
             "Lynx+Rabbit" = m4,
             "interacción pareada" = m5)

modSel(fl)
```

##	nPars	AIC	delta	AICwt	cumltvWt
## interacción pareada	9	1820.65	0.00	7.1e-01	0.71
## Fox+Rabbit	7	1822.43	1.78	2.9e-01	1.00
## Lynx+Rabbit	7	1838.34	17.69	1.0e-04	1.00
## independencia	6	1841.95	21.30	1.7e-05	1.00
## Fox+Lynx	7	1843.35	22.71	8.3e-06	1.00

Según valor de AIC nuestro mejor modelo es aquel que asume la interacción pareada de todas las especies, seguida por la interacción del conejo con las zorras, lo cual nos indica que si parece existir una relación espacial entre los pares de especies. Notese que no analizamos la interacción triple de las especies, ni agregamos covariables a nuestros modelos, que en efecto pueden incidir sobre la relación de las especies, sin embargo, para este ejemplo mantendremos las interacciones más sencillas.

## 1.6. Grafico de resultados

A continuación vamos a explorar los resultados de nuestro mejor modelo. Lo que realmente nos interesa comprender es como se ve afectada la ocupación de una especie en función de la otra, para ello vamos a construir gráficos de la ocupación condicional.

Observemos como cambia la ocupación de la zorra con la presencia y ausencia de las otras dos especies

```
# Zorra / conejo presente:
foxplusrabbitt <- predict(m5, 'state', species = 'zorra',
                          cond = 'conejo')[1,]
```

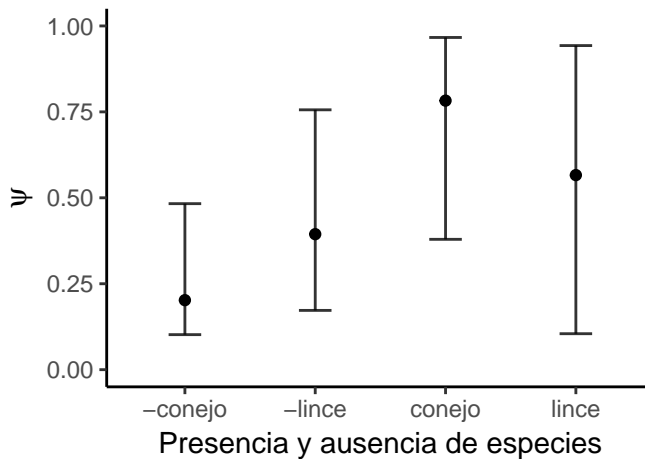


Figura 1.1: Probabilidad de ocupación condicional de la zorra gris.

```
# Zorra / conejo ausente
foxminusrabbit <- predict(m5, 'state', species = 'zorra',
  cond = '-conejo')[1,]

# Zorra / lince presente
foxpluslynx <- predict(m5, 'state', species = 'zorra',
  cond = 'lince')[1,]

# Zorra / lince ausente
foxminuslynx <- predict(m5, 'state', species = 'zorra',
  cond = '-lince')[1,]

predall2 <- rbind(foxplusrabbit, foxminusrabbit,
  foxpluslynx, foxminuslynx)
interactionfox <- c("conejo", "-conejo", "lince",
  "-lince")
predall2 <- data.frame(interactionfox, predall2)
```

En la Figura 1.1 en ambos casos la ocupación de la zorra gris es



mayor con la presencia de las otras especies, particularmente el valor de ocupación es mayor en presencia de conejos, lo cual puede deberse a que sea una de sus presas más importantes.

Ahora analicemos como varía la ocupación del Lince en relación a las otras especies.

```
# Lince / conejo presente
lynxplusrabbit <- predict(m5, 'state', species = 'lince',
  cond = 'conejo')[1,]

# Lince / conejo ausente
lynxminusrabbit <- predict(m5, 'state', species = 'lince',
  cond = '-conejo')[1,]

# Lince / zorra presente
lynxplusfox <- predict(m5, 'state', species = 'lince',
  cond = 'zorra')[1,]

# Lince / zorra ausente
lynxminusfox <- predict(m5, 'state', species = 'lince',
  cond = '-zorra')[1,]

predall3 <- rbind(lynxplusrabbit, lynxminusrabbit,
  lynxplusfox, lynxminusfox)
interactionlynx <- c("conejo", "-conejo", "zorra",
  "-zorra")
predall3 <- data.frame(interactionlynx, predall3)
```

En la Figura 1.2 al igual que con la zorra gris, nuestros resultados indican que el lince tiene una mayor probabilidad de ocupación en presencia de conejos. Así mismo, el comportamiento de su ocupación condicional a la zorra fue un reflejo del gráfico anterior, es decir su probabilidad de ocupación es menor cuando no hay presencia de las zorras grises.

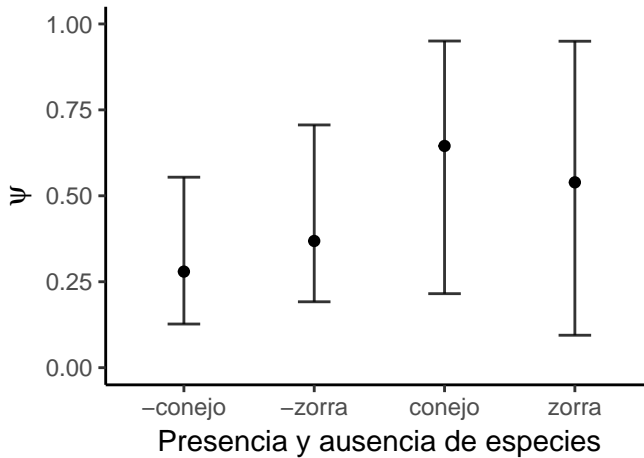


Figura 1.2: Probabilidad de ocupación condicional del linco.

## 1.7. Importancia de la interacción

Para determinar si el efecto de la interacción de las especies evaluadas es importante, utilizaremos la función `confint`. Su modo de empleo es igual que en un modelo de ocupación de una especie, de manera que si los intervalos de credibilidad de nuestros interceptos no solapan el 0, podemos decir que hay evidencia de que la ocupación de una especie si varia en la presencia o ausencia de otra.

```
confint(m5, type = "state")
```

```
##                                0.025      0.975
## psi([zorra] (Intercept))      -2.25129110 -0.3372242
## psi([linco] (Intercept))      -1.90156318  0.1225945
## psi([conejo] (Intercept))     -3.68913646 -0.9052175
## psi([zorra:linco] (Intercept)) -1.95395042  1.3538290
## psi([zorra:conejo] (Intercept)) 1.33327862  4.2171846
## psi([linco:conejo] (Intercept)) 0.08011884  3.3683684
```

Solo hay evidencia de la interacción de zorras y linco con los conejos, mientras que la interacción de linco y zorra no es importante.

Según nuestros resultados es evidente que existe una interacción entre las especies analizadas. Ambos carnívoros ocurren con mayor probabilidad en sitios donde los conejos están presentes, posiblemente por que los conejos son una de las presas principales para ambas especies. Por otro lado, no hay evidencia de competencia por segregación entre lince y zorras grises. Sin embargo, por el momento no hay manera de evaluar si la relación de los lince y las zorras grises esta dada por la detección, es decir que, a pesar de que ocupen los mismos sitios su probabilidad de detección cambia en razón de la detección de la otra especie. Esta prueba aun no esta implementada en la función `occuMulti()`, pero si es posible realizarla en otros software como PRESENCE y MARK o paqueteria `RPresence` o `wqid` los cuales incluyen el modelo condicional (Richmond et al. 2010), que sin embargo se limita a interacciones de solo dos especies.

Por otro lado, cabe resaltar que no utilizamos ninguna covariable durante este ejemplo, por lo que aun es posible explorar relaciones más complejas entre estas especies, por ejemplo; no sabemos si la ocupación condicional este dada por el tipo de hábitat, por la productividad de la vegetación o incluso por la topografía. Si quisiéramos explorar este tipo de hipótesis basta con agregar su efecto en `formupsi` así: `formupsi <- c("~veg", "~veg", "~veg", "~veg", "~veg", "~veg", "~0")` de esta manera exploramos el efecto del tipo de la vegetación sobre la ocupación independiente y sobre la ocupación condicional.

Finalmente, hay que recordar que este tipo de modelos fue agregado recientemente a la paquetería de `unmarked`, por lo que posiblemente reciba posteriores actualizaciones para añadir o corregir funciones, lo que podría generar pequeños cambios o nuevas adiciones al código actual.

## 1.8. Sumario

En este capítulo se utiliza la paquetería `unmarked` para desarrollar modelos de ocupación de co-ocurrencia de dos o más especies. Se ejemplifica el uso de la paquetería y las funciones necesarias para la

construcción y análisis de los modelos, a través del uso de datos de fototrampeo de la zorra gris, el gato montés y el conejo. Se ajustan varios modelos teniendo en cuenta las posibles hipótesis de interacción espacial entre las especies y se comparan los resultados. Se obtuvo una mayor probabilidad de ocupación de ambos predadores en presencia de conejo, lo que nos sugiere que es una de sus presas principales.

## 1.9. Referencias

- Fiske, I., and R. Chandler. 2019. “Overview of Unmarked: An R Package for the Analysis of Data from Unmarked Animals.” R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria.[online] URL: [http . . . .](http://)
- Kéry, M., and J. A. Royle. 2015. *Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of Distribution, Abundance and Species Richness in R and Bugs: Volume 1: Prelude and Static Models*. Academic Press.
- MacKenzie, D. I., and L. L. Bailey. 2004. “Assessing the Fit of Site-Occupancy Models.” *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 9 (3). Springer: 300–318.
- MacKenzie, D. I., L. L. Bailey, and J. D. Nichols. 2004. “Investigating Species Co-Occurrence Patterns When Species Are Detected Imperfectly.” *Journal of Animal Ecology* 73 (3). Wiley Online Library: 546–55.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, G. B. Lachman, Sam Droege, J. A. Royle, and C. A. Langtimm. 2002. “Estimating Site Occupancy Rates When Detection Probabilities Are Less Than One.” *Ecology* 83 (8). Wiley Online Library: 2248–55.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, J. A. Royle, K. H. Pollock, L. L. Bailey, and J. E. Hines. 2006. *Occupancy Estimation and Modelling*. Academic Press, Burlington, Massachusetts.
- . 2017. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Elsevier.
- Richmond, O. M.W., J. E. Hines, and S. R. Beissinger. 2010. “Two-Species Occupancy Models: A New Parameterization Ap-

plied to Co-Occurrence of Secretive Rails.” *Ecological Applications* 20 (7). Wiley Online Library: 2036–46.

- Rota, C. T., M. A. R. Ferreira, R. W. Kays, T. D. Forrester, E. L. Kalies, W. J. McShea, A. W. Parsons, and J. J. Millsaugh. 2016. “A Multispecies Occupancy Model for Two or More Interacting Species.” *Methods in Ecology and Evolution* 7 (10). Wiley Online Library: 1164–73.
- Tadesse, S. A. 2017. “Community Structure and Trophic Level Interactions in the Terrestrial Ecosystems: A Review.” *Int J Avian & Wildlife Biol* 2 (6): 00040.
- Waddle, J. H., R. M. Dorazio, S. C. Walls, K. G. Rice, J. Beauchamp, M. J. Schuman, and F. J. Mazzotti. 2010. “A New Parameterization for Estimating Co-Occurrence of Interacting Species.” *Ecological Applications* 20 (5). Wiley Online Library: 1467–75.