CONSIDERACIONES PARA LA ESTIMACIÓN DE
ABUNDANCIA DE POBLACIONES DE MAMÍFEROS

R. Susan Walker, Andrés J. Novaro y James D. Nichols

CONSIDERACIONES PARA LA ESTIMACIÓN DE ABUNDANCIA DE POBLACIONES DE MAMÍFEROS

R. Susan Walker^{1,2*}, Andrés J. Novaro^{1,3} y James D. Nichols⁴

¹Centro de Ecología Aplicada del Neuquén, C.C. 7, Junín de los Andes, (8371) Neuquén, Argentina; ²Dept. of Wildlife Ecology and Conservation, University of Florida, P.O. Box 110430, Gainesville, FL 32611, EE.UU.; E-mail: novawalk@jandes.com.ar. ³Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad del Comahue, Bariloche (8400), Argentina. ⁴U. S. Geological Survey, Patuxent Wildlife Research Center, Laurel, MD 20708, EE.UU. *Autor a quien se debe dirigir la correspondencia (a dirección en Neuquén).

RESUMEN: La estimación de abundancia de poblaciones de mamíferos es imprescindible para programas de monitoreo y para muchas investigaciones ecológicas. La primera etapa para cualquier estudio de variación espacial o temporal de abundancia de mamíferos es definir los objetivos y cómo y por qué los datos de abundancia serán usados. Los datos que se usan para estimar abundancia son estadísticos de conteo en la forma de conteos de animales o sus signos. Hay dos fuentes de incertidumbre importantes que se deben considerar en el diseño del estudio: la variación espacial y la relación entre abundancia y estadístico de conteo. La variación espacial en la distribución de animales o signos puede ser considerada con un diseño de muestreo espacial apropiado. Los estadísticos de conteo pueden ser considerados variables aleatorias, con valor esperado representado por la abundancia poblacional verdadera multiplicada por el coeficiente p . En conteos directos p representa la probabilidad de detección o captura de individuos y en conteos indirectos representa la tasa de producción de signos y su probabilidad de detección. Las comparaciones de abundancia utilizando estadísticos de conteo de diferentes lugares y tiempos suponen que p_i es igual para todos los lugares y tiempos comparados ($p = p_i$). A pesar de que existe abundante evidencia que indica que este supuesto raramente es válido, es hecho comúnmente en estudios de abundancia de mamíferos, como cuando el número mínimo vivo o un índice basado en signos de animales se usa para comparar abundancia entre distintos hábitats o tiempos. Las alternativas para no depender de esta suposición son calibrar los índices, poniendo a prueba la suposición de $p = p_i$ o incorporar la estimación de p al diseño del estudio.

ABSTRACT: Considerations for the estimation of abundance of mammal populations. Estimation of abundance of mammal populations is essential for monitoring programs and for many ecological investigations. The first step for any study of variation in mammal abundance over space or time is to define the objectives of the study and how and why abundance data are to be used. The data used to estimate abundance are count statistics in the form of counts of animals or their signs. There are two major sources of uncertainty that must be considered in the design of the study: spatial variation and the relationship between abundance and the count statistic. Spatial variation in the distribution of animals or signs may be taken into account with appropriate spatial sampling. Count statistics may be viewed as random variables, with the expected value of the count statistic equal to the true abundance of the population multiplied by a coefficient p . With direct counts, p represents the probability of detection or capture of individuals, and with indirect counts it represents the rate of production of the signs as well as their probability of detection. Comparisons of abundance using count statistics from different times or places assume that the p_i are the same for all times or places being compared ($p = p_i$). In spite of considerable evidence that this assumption rarely holds true, it is commonly made in studies of mammal abundance, as

when the minimum number alive or indices based on sign counts are used to compare abundance in different habitats or times. Alternatives to relying on this assumption are to calibrate the index used by testing the assumption of $p = p_i$ or to incorporate the estimation of p into the study design.

Palabras clave: estimación de abundancia, diseño del muestreo, probabilidad de detección, índice, monitoreo, signos de animales

Key words: abundance estimation, sampling design, detection probability, index, monitoring, animal signs

OBJETIVOS DE LOS ESTUDIOS DE ABUNDANCIA DE MAMÍFEROS

La base para programas de monitoreo y muchas investigaciones ecológicas sobre poblaciones de mamíferos es la estimación de abundancia absoluta o relativa con el objetivo de hacer inferencias sobre variación en el espacio y/o tiempo. La especificación de los objetivos es un primer paso esencial en el desarrollo de cualquier estudio de abundancia de mamíferos. ¿Por qué se buscan inferencias sobre variación en abundancia y con qué objetivo se utilizarán estas inferencias?

Existen escasos programas rigurosos de monitoreo de poblaciones animales para proveer información para manejo (ej., Nichols et al., 1995) en Sudamérica. Los programas de monitoreo designados para el manejo de poblaciones animales generalmente tienen dos roles en el proceso de manejo. Uno de esos roles es proveer evaluaciones periódicas del estado del sistema en momentos potenciales de decisión dentro del proceso de manejo. El manejador desea conocer el tamaño de la población en el tiempo t antes de decidir la acción de manejo apropiada a ser aplicada durante el intervalo t a $t+1$. El otro rol del monitoreo es ayudar al manejador a desarrollar conocimiento sobre la manera en que el sistema podría responder a diferentes alternativas de manejo. En un mundo incierto este conocimiento se expresa típicamente en hipótesis o modelos sobre la dinámica del sistema manejado. El desarrollo de estos modelos casi siempre se basa en datos sobre respuestas pasadas del sistema a diversas acciones de manejo, y los programas de monitoreo proveen esos datos. Se puede usar diversos métodos científicos para desarrollar modelos a partir de datos

históricos, incluyendo análisis retrospectivo, experimentación condicionada o manipulativa estricta y manejo adaptativo. Todos estos métodos requieren monitorear la abundancia de la población de interés.

Las investigaciones ecológicas involucran la descripción y/o explicación de patrones de distribución y abundancia de organismos. En estas investigaciones, el objetivo de un estudio de abundancia de mamíferos es distinguir si condiciones ambientales o bióticas o tratamientos experimentales están relacionados con variaciones en abundancia en diferentes sitios o hábitats o a lo largo del tiempo. Los estudios descriptivos pueden comparar abundancia en diferentes lugares para evaluar el uso de hábitat de una especie o entre especies, o correlacionar abundancia de mamíferos con variables o condiciones bióticas y/o abióticas, como la presencia o abundancia de otras especies animales o vegetales, o condiciones climáticas. Los estudios explicativos pueden involucrar la estimación de abundancia de poblaciones en la misma área en diferentes tiempos, por ejemplo antes y después de un tratamiento experimental. En estos casos el investigador puede buscar cambios en la abundancia de poblaciones de mamíferos relacionados con la remoción o introducción de un competidor potencial, la remoción o introducción de un depredador, alimentación suplementaria, o cambios inducidos experimentalmente en el hábitat o variables ambientales.

Los detalles del diseño de un estudio de abundancia poblacional de mamíferos dependerán marcadamente de los objetivos. Es importante especificar estos objetivos a priori y luego ajustar el estudio a estos objetivos. El paso inicial en el desarrollo del estudio es, entonces, especificar los objetivos y la forma

en que los datos de abundancia serán utilizados para alcanzar esos objetivos.

CONSIDERACIONES DE DISEÑO

Virtualmente todos los métodos utilizados para relevar poblaciones animales involucran la obtención de alguna clase de estadístico de conteo directo o indirecto. Los conteos directos pueden ser del número de animales capturados en una grilla de trapeo o en redes de niebla, número de animales detectados caminando una transecta de línea o número de animales fotografiados en trampas-cámara. Los conteos indirectos son el número de alguna clase de signo producido por el animal de interés, como cuevas, heces o huellas encontradas en transectas, cuadrados u otras unidades de muestreo. La obtención de estadísticos de conteo con el objetivo de hacer inferencias sobre variación de abundancia animal en el espacio y/o tiempo requiere la consideración de dos importantes fuentes de variación e incertidumbre, (1) la variación espacial y (2) la variación en la relación entre el estadístico de conteo y la abundancia real (Thompson, 1992; Lancia et al., 1994).

Los individuos de una población generalmente no están distribuidos uniformemente en el espacio. La incertidumbre debida a la variación espacial surge comúnmente cuando el investigador no puede aplicar técnicas de relevamiento o monitoreo en la totalidad del área para la cual se harán inferencias. En este caso deben seleccionarse áreas de muestreo dentro de la totalidad del área de interés y aplicar el esfuerzo de muestreo sólo a aquellas áreas. Los resultados de esas áreas muestreadas son usados luego para hacer inferencias sobre toda el área de interés.

Cuando los estadísticos de conteo son basados en conteos directos, la incertidumbre debida a variaciones en la relación entre el estadístico y el tamaño poblacional real se debe a que generalmente los métodos de muestreo no detectan a todos los animales presentes en el área muestreada. Incluso en las áreas que son seleccionadas para el muestreo, generalmente no puede enumerarse al total de los animales presentes. Esta variación es denominada pro-

babilidad de detección (sinónimo de probabilidad de captura en estudios con trapeo de animales).

Cuando los estadísticos de conteo son conteos indirectos, la variación en la relación entre el estadístico de conteo y la abundancia real incluye al menos dos componentes. Primero, puede haber diferencias en la tasa de producción del signo (ej., tasa de defecación) entre individuos, o en el mismo individuo en diferentes tiempos o sitios. Segundo, la detectabilidad del signo puede variar entre tiempos o sitios.

Las estimaciones de abundancia poblacional deben considerar estas fuentes de variación e incertidumbre. A continuación discutimos brevemente las formas de considerar la variación espacial. Luego discutimos en más profundidad el problema de la variación en la relación entre el estadístico de conteo y la abundancia real y cómo considerar ésta variación.

Variación espacial

El diseño del estudio debe incluir un método de muestreo espacial que permita hacer inferencias sobre la totalidad del área de interés. La variación espacial en la distribución de la población del mamífero bajo estudio puede ser tenida en cuenta a través de un muestreo espacial adecuado. El muestreo espacial típicamente involucra dividir el área de interés en unidades muestrales potenciales. El diseño de muestreo espacial involucra luego la manera en que algunas de estas unidades muestrales son seleccionadas para ser muestreadas (Thompson, 1992). Como el nombre lo implica, el "muestreo simple aleatorio" está basado en la selección al azar de las unidades potenciales. En algunos casos, en base al conocimiento de la historia natural del mamífero estudiado (ej., requerimientos de hábitat), podría ser preferible dividir el total del área de interés en diferentes estratos o áreas que, a priori, difieran con respecto a la densidad de la especie. Dentro de cada estrato, las unidades son incluidas en la muestra seleccionándolas al azar, aunque la intensidad de muestreo (la proporción de unidades de muestreo potenciales seleccionadas dentro de cada estrato) puede diferir entre los estratos. Otros diseños

de muestreo también son posibles; éstos incluyen muestreo sistemático, muestreo agrupado y muestreo agrupado adaptativo. El punto importante es que el diseño para el muestreo espacial debe ser seleccionado al iniciar el estudio (o luego de un muestreo piloto) y debe permitir inferencias razonables sobre toda el área de interés.

Relación entre estadísticos de conteo y abundancia real

Independientemente del tipo exacto de conteo usado en el estudio, es razonable considerar a los estadísticos de conteo como variables aleatorias. Esto significa que si el estadístico de conteo pudiera ser obtenido múltiples veces exactamente en la misma situación (mismos animales expuestos al esfuerzo de muestreo, mismas condiciones ambientales, etc.), no se obtendría el mismo conteo cada vez, sino que variaría hasta cierto grado entre las réplicas. El valor esperado del estadístico de conteo puede ser visto como el valor promedio que obtendríamos si repitiéramos el conteo una y otra vez exactamente en la misma situación, y puede ser expresado como (Lancia et al., 1994):

$$E(C) = Np, \quad (1)$$

donde E es el valor esperado, C es el estadístico de conteo, N es la abundancia real (la cantidad de interés) y p es el coeficiente que relaciona C y N . En el caso de conteos directos, p representa la probabilidad de detección (la probabilidad de que un miembro de N aparezca en el estadístico de conteo). En el caso de conteos indirectos, p representa la tasa de producción del signo y su probabilidad de detección. Si tenemos un estimador de p asociado con el estadístico de conteo, en base a (1) podemos estimar la abundancia como:

$$\hat{N} = \frac{C}{\hat{p}}, \quad (2)$$

donde el sombrero denota estimadores. Prácticamente todos los métodos para estimar abundancia de animales (ej., Seber, 1982) siguen la

forma general de (2) (ver Lancia et al., 1994; Wilson et al., 1996).

Hay dos formas de utilizar estadísticos de conteo para hacer inferencias sobre la variación de abundancia en el espacio o el tiempo: una es tratar a los estadísticos de conteo como "índices" y la otra es obtener datos auxiliares en conjunción con los conteos que permitan la estimación de la probabilidad de detección.

Índices. Un índice es una medida (conteo incompleto o conteo indirecto de signos) que está correlacionada con la abundancia animal (Caughley, 1977). El uso de índices para estudiar variaciones en la abundancia de animales en el espacio o tiempo requiere que la relación entre el índice y la abundancia poblacional real sea constante (Lancia et al., 1994; Conroy, 1996), al menos con respecto a la comparación de interés. Esto implica que p (coeficiente del índice) en la ecuación (1) debe ser constante en el espacio y tiempo para poder hacer comparaciones válidas.

Definimos $\lambda_{ij} = N_j/N_i$ como el cociente entre abundancias en dos tiempos o lugares, i y j . Si i y j son dos puntos diferentes en el tiempo ($i < j$), entonces λ_{ij} es comúnmente llamado "tendencia", mientras que si i y j se refieren a dos puntos en el espacio, entonces λ_{ij} es comúnmente llamado "abundancia relativa". En el caso de índices, λ_{ij} es generalmente estimado como el cociente entre estadísticos de conteo:

$$\hat{\lambda}_{ij} = \frac{C_j}{C_i}, \quad (3)$$

Sin embargo, podemos aproximar el valor esperado de este estimador [usando (1)] como:

$$E(\hat{\lambda}_{ij}) \approx \frac{E(C_j)}{E(C_i)} = \frac{N_j p_j}{N_i p_i}, \quad (4)$$

Examinando (4) vemos que el estimador en (3) es razonable (es aproximadamente no sesgado) solo cuando $p_i = p_j$, esto es, cuando las probabilidades de detección o coeficientes de índices son iguales en los tiempos o sitios (i y j) comparados.

Un enfoque común (y generalmente erróneo) para el uso de estadísticos de conteo como índices, es simplemente suponer que las probabilidades de detección o coeficientes de índices son similares para todos los tiempos o lugares para los cuales se hacen comparaciones de abundancia (ej., que $p_i = p_j$ para todos los i y j en la comparación). Esto implica suponer que la ecuación (3) provee un estimador razonable de N . Hay considerable evidencia, sin embargo, de que este supuesto generalmente es incorrecto (Nichols, 1986; Fuller, 1991; Diefenbach et al., 1994; Nichols et al., 1994; Kendall et al., 1997). Por lo tanto, es muy riesgoso utilizar datos basados en suponer igualdad de probabilidades de detección o coeficientes de índices en programas de monitoreo o estudios ecológicos.

Por ejemplo, el supuesto de igualdad de p_i está implícito cuando se usa el mínimo número conocido vivo (MNCV o MNV) para hacer comparaciones entre especies, hábitats, o tiempos. Nichols (1986) estimó las probabilidades de captura en un estudio con grilla de trapeo para los roedores microtinos *Microtus pennsylvanicus* y *Zapus hudsonius*. Las probabilidades estimadas fueron mayores para *M. pennsylvanicus*, lo que brindó evidencia de que la ecuación (3), basada en el MNV, habría dado estimadores de abundancia sesgados.

Frecuentemente los investigadores que usan índices estandarizan los métodos para obtener estadísticos de conteo esperando que esto garantice que las probabilidades de detección o los coeficientes de índices sean iguales para todos los tiempos o lugares en que se hacen comparaciones. En algunos casos, la obtención de medidas de índices es acompañada por la medición de un número pequeño de covariables (ej., variables de clima) que se cree pueden influenciar la probabilidad de detección. Bajo el supuesto de que esas covariables influyen sólo a las probabilidades de detección o los coeficientes de índices (y no a la abundancia), las covariables pueden ser incorporadas a los análisis que usan los estadísticos de índices para obtener inferencias sobre la abundancia. Desafortunadamente, en todos los relevamientos basados en conteos, suelen existir muchas fuentes de variación en p que no

están asociadas con covariables observables, y que incluso podemos no reconocer o comprender. Estas fuentes de variación no pueden ser consideradas a través de la estandarización o la medición de covariables.

Se debe tener en cuenta que el estimador en (3) también puede ser considerado razonable cuando los mismos p_i son vistos como variables aleatorias que surgen de una distribución que no cambia entre los tiempos o lugares comparados. Sin embargo, la variación del hábitat en el tiempo o el espacio, y los cambios temporales en variables climáticas que afectan la actividad y comportamiento animal (ej., Crick et al., 1997), hacen que incluso este supuesto sobre distribución sea probablemente falso en muchas comparaciones.

Un enfoque más riguroso para el uso de estadísticos de conteo como índices es poner a prueba el supuesto sobre igualdad de probabilidad de detección o coeficientes de índices. Las pruebas formales de la hipótesis $p_i = p_j$ son consideradas generalmente ejercicios de "validación" o "calibración" de índices. Si la hipótesis de igualdad de p_i no es rechazada, entonces el índice es considerado "válido", lo que significa que provee estimadores aproximadamente no sesgados para la comparación de interés (que involucra a i y j). Este supuesto puede ser puesto a prueba usando un método de regresión en el que estimadores no sesgados de abundancia son usados como la variable independiente, y el estadístico de conteo como la variable dependiente (Eberhardt y Simmons, 1987).

Si un estudio de validación provee evidencia de igualdad de p_i para las comparaciones de interés, suele existir la tentación de usar los estadísticos de conteo como índices en estudios futuros y en distintos sitios. Este enfoque podría ser razonable en algunos casos, pero debe tenerse en cuenta que se está asumiendo una aplicabilidad amplia de las inferencias sobre probabilidad de detección o coeficientes de índices, más allá del lugar y tiempo del estudio de validación.

En una revisión no exhaustiva de estudios publicados que utilizan índices (MNV, conteos de huellas, etc.) para estimar abundancia absoluta o relativa de mamíferos en Latino-

américa, no hallamos ninguna validación de los índices. Sólo hallamos una validación para una especie de reptil en Brasil (Rocha, 1996). Esta falencia, sin embargo, no es exclusiva de Latinoamérica. En la literatura norteamericana, por ejemplo, los estudios de validación de índices sólo han comenzado a ser frecuentes en años recientes (ej., Fuller, 1991; Diefenbach et al., 1994; Mallick et al., 1997; ver otras referencias en Novaro et al., 2000 y Walker et al., 2000).

Estimación de p_i como parte del diseño del estudio. Debido a que es poco deseable tener que basarse en supuestos restrictivos, generalmente es preferible intentar incorporar a los estudios de abundancia de animales la obtención de datos adicionales para estimar los p_i asociados con el estadístico de conteo. Existen muchos métodos para estimar las probabilidades de detección asociadas con conteos directos de animales, y la selección de un método apropiado depende de la clase de conteos usados. Los métodos basados en la observación de animales pueden usar técnicas de doble observador (con conteos aéreos o terrestres; Cook and Jacobson, 1979) o muestreo de distancias (Buckland et al., 1993) para estimar la probabilidad de detección (ver Southwell, 1996). Se han desarrollado muchos modelos para estimar probabilidad de captura [y por lo tanto abundancia, ecuación (2)] a partir de datos de captura-recaptura y remoción (Otis et al., 1978; Seber, 1982; White et al., 1982; Pollock et al., 1990; Nichols and Dickman, 1996). Los programas de computación para analizar los datos de la mayoría de estos métodos son de acceso libre (ver <http://www.mbr~pwr.usgs.gov/software.html>). Antes del inicio del estudio, los investigadores deben familiarizarse con los requerimientos del diseño y los supuestos de los modelos para asegurarse de que los datos son obtenidos en forma apropiada para el método elegido.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La estimación de la abundancia de poblaciones de mamíferos es un componente impor-

tante de los programas de monitoreo, para proveer datos para manejo, y de las investigaciones ecológicas, para describir patrones de distribución de mamíferos y explicar los procesos que determinan esas distribuciones. Dos importantes fuentes de variación e incertidumbre involucradas en la obtención de datos, la variación espacial y la relación entre la abundancia y el estadístico de conteo, deben ser consideradas para poder hacer inferencias sobre variaciones de abundancia animal en el espacio y el tiempo. La variación espacial puede ser tenida en cuenta por medio de un muestreo espacial apropiado. La probabilidad de detección, o la probabilidad de que cualquier individuo sea contado en el proceso de muestreo, es ignorada (supuesta como 1) cuando se usan métodos de enumeración directa para estimar tamaño poblacional. La posible variación en la producción y detección de signos en conteos indirectos es ignorada cuando se usan índices que no han sido validados para estudiar densidades relativas o uso de hábitat. Estos métodos se basan en el supuesto implícito de que p_i es igual entre hábitats, sitios, especies, o tiempos comparados. Hay considerable evidencia de que éste supuesto es generalmente falso.

Hay dos alternativas al basar las estimaciones de abundancia de mamíferos en este supuesto de igualdad de p_i . Primero, si debe usarse un índice, puede hacerse un estudio de validación para poner a prueba la hipótesis de que p_i es igual entre las unidades de tiempo o espacio que se comparará. Este estudio puede determinar que el índice propuesto no es válido para comparaciones en el espacio o el tiempo, o que lo es sólo en ciertas condiciones, como hábitats o rangos de densidad específicos. En este último caso debe reconsiderarse el diseño o la factibilidad del estudio. Si la hipótesis de igualdad de p_i no es rechazada, el índice puede ser usado para hacer comparaciones dentro del área y/o tiempo de interés. Sin embargo, el uso de un índice más allá del rango para el cual la igualdad de p_i fue puesta a prueba involucra también el supuesto, aunque no necesariamente equivocado, de que los resultados de la prueba son válidos más allá del tiempo y lugar del estudio de validación.

La segunda alternativa, y más deseable, son los métodos para hacer inferencias sobre variación en abundancia animal en el tiempo y/o espacio que no requieren supuestos restrictivos sobre p_i . Estos métodos permiten la estimación de p_i cada vez que se obtienen datos de abundancia, e incluyen el doble observador, el muestreo de distancias, captura-recaptura y remoción. Siempre que el hábitat y el comportamiento y demografía animal lo permitan, es preferible usar estos métodos que no dependen del supuesto de igualdad de p_i entre las unidades de comparación. La clave desarrollada por Conroy y Nichols (1996) puede ser usada para seleccionar el mejor método de estimación de abundancia para las especies de interés.

LITERATURA CITADA

- BUCKLAND, S.T.; D.R. ANDERSON, K.P. BURNHAM y J.L. LAAKE. 1993. Distance sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman Hall, London, England, 464 pp.
- CAUGHLEY, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley and Sons, New York, NY, 234 pp.
- CONROY, M.J. 1996. Abundance indices. Pp. 179-192. *En*: Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals (Wilson, D.E.; F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran y M. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 409 pp.
- CONROY, M.J. y J.D. NICHOLS. 1996. Recommendations. Pp. 226-228. *En*: Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals (Wilson, D.E.; F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran y M. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 409 pp.
- COOK, R.D. y J.O. JACOBSON. 1979. A design for estimating visibility bias in aerial surveys. *Biometrics*, 35:735-742.
- CRICK, H.Q.P.; C. DUDLEY, D.E. GLUE y D.L. THOMPSON. 1997. UK birds are laying eggs earlier. *Nature*, 388:526.
- DIEFENBACH, D.R.; M.J. CONROY, R.J. WARREN, W.E. JAMES, L.A. BAKER y T. HON. 1994. A test of the scent-station survey technique for bobcats. *Journal of Wildlife Management*, 58:10-17.
- EBERHARDT, L.L., y M.A. SIMMONS. 1987. Calibrating population indices by double sampling. *Journal of Wildlife Management*, 51:665-675.
- FULLER, T.K. 1991. Do pellet counts index white-tailed deer numbers and population change? *Journal of Wildlife Management*, 55:393-396.
- KENDALL, W.L.; J.D. NICHOLS y J.E. HINES. 1997. Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology*, 78:563-578.
- LANCIA, R.A.; J.D. NICHOLS y K.H. POLLOCK. 1994. Estimating the number of animals in wildlife populations. Pp. 215-253. *En*: Research and management techniques for wildlife and habitats (Bookhout, T., ed.). The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, 740 pp.
- LEBRETON, J.D.; K.P. BURNHAM, J. CLOBERT y D.R. ANDERSON. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62:67-118.
- MALLICK, S.A.; M.M. DRIESSEN y G.J. HOCKING. 1997. Diggings as a population index for the eastern barred bandicoot. *Journal of Wildlife Management*, 61:1378-1383.
- NICHOLS, J.D. 1986. On the use of enumeration estimators for interspecific comparisons, with comments on a "trappability" estimator. *Journal of Mammalogy*, 67:590-593.
- NICHOLS, J.D. y C.R. DICKMAN. 1996. Capture-recapture methods. Pp. 217-226. *En*: Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals (Wilson, D.E.; F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran y M. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 409 pp.
- NICHOLS, J.D.; J.E. HINES, K.H. POLLOCK, R.L. HINZ y W.A. LINK. 1994. Estimating breeding proportions and testing hypotheses about costs of reproduction with capture-recapture data. *Ecology*, 75:2052-2065.
- NICHOLS, J.D.; F.A. JOHNSON y B.K. WILLIAMS. 1995. Managing North American waterfowl in the face of uncertainty. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26:177-199.
- NOVARO, A.J.; M.C. FUNES, C. RAMBEAUD y O. MONSALVO. 2000. Calibración del índice de estaciones odoríferas para estimar tendencias poblacionales del zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*) en Patagonia. *Mastozoología Neotropical*, 7(2):81-88.
- OTIS, D.L.; K.P. BURNHAM, G.C. WHITE y D.R. ANDERSON. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62.
- POLLOCK, K.H.; J.D. NICHOLS, C. BROWNIE y J.E. HINES. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, 107.
- ROCHA, C.F. 1996. Indirect estimate of a lizard population size and age structure. *Vida Silvestre Neotropical*, 5:143-146.
- SEBER, G.A.F. 1982. Estimation of animal abundance and related parameters. Macmillan, New York, 653 pp.
- SOUTHWELL, C. 1996. Estimation of population size and density when counts are incomplete. Pp. 193-210. *En*: Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals (Wilson, D.E.; F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rudran y M. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 409 pp.
- THOMPSON, S.K. 1992. Sampling. John Wiley, New York, 343 pp.
- WALKER, R.S.; V. PANCOTTO, J. SCHACHTER-BROIDE, G. ACKERMANN y A.J. NOVARO. 2000. Evaluation of a fecal-pellet index of abundance for

- mountain vizcachas (*Lagidium viscacia*) in Patagonia. *Mastozoología Neotropical*, 7(2):89-94.
- WHITE, G.C.; D.R. ANDERSON, K.P, BURNHAM y D.L. OTIS. 1982. Capture-recapture removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory Publication LA-8787-NERP., 235 pp.
- WILSON, D.E.; F.R. COLE, J.D. NICHOLS, R. RUDRAN y M. FOSTER (eds). 1996. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 409 pp.