•研究报告•

基于标记–重捕模型开展野生动物 红外相机种群监测的方法及案例

肖文宏¹ 胡 力² 黄小群¹ 肖治术^{1,3*}

1 (中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

2 (四川龙溪—虹口国家级自然保护区管理局, 四川都江堰 611830)

3 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 红外相机技术的广泛应用推动了动物种群生态学研究方法的发展和革新, 特别是基于标记–重捕模型框架通过非损伤取样方式对物种数量和密度等种群参数的可靠估计, 为保护濒危物种和评估保护成效提供了有力的科学依据。对于身体上具有独特天然标记的动物(如多数猫科动物), 可依据红外相机拍摄身体上的独特斑点或条纹鉴别个体, 再运用标记–重捕模型, 估计动物种群数量、密度等参数。本文概述了标记–重捕模型的基本原理、特点以及国内外的应用, 特别是近年来发展出的空间标记–重捕模型。总结了从相机布设到数据分析的具体流程、操作原则, 并以青城山家猫为实例, 展示了应用红外相机数据通过空间标记–重捕模型估计种群密度和数量的基本步骤。最后展望了该模型在种群动态、景观廊道设计、资源选择等方面的应用和发展趋势。

关键词: 红外相机; 标记–重捕; 数据分析; 密度估计

Using capture-recapture models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case

Wenhong Xiao¹, Li Hu², Xiaoqun Huang¹, Zhishu Xiao^{1,3*}

1 State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 Management Bureau of Longxi-Hongkou National Nature Reserve, Dujiangyan, Sichuan 611830

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: The widespread use of camera trap promoted the development and innovation in wildlife population ecology research. Capture-recapture as a non-invasive sampling method can reliably estimate population parameters such as abundance and density, providing crucial information on endangered species protection and the effectiveness of conservation management. For animals with unique natural markings, such as felids, spots or stripes on the body recorded by camera traps can be used to identify individuals, and in turn to estimate population parameters based on capture-recapture models. In this review paper, we discuss the basic principle and application of capture-recapture research worldwide, with a focus on spatial capture-recapture models. We then summarize the operational procedures and considerations from camera deploy to data analyses. Using stray cat in Qingchengshan as an example we demonstrate the basic steps for using camera trap data to estimate population density and abundance through spatial capture-recapture models. Finally, we discuss the future development of capture-recapture models in studying population dynamics, landscape corridor design and resource selection.

Key words: camera trap; capture-recapture; data analysis; density estimation

收稿日期: 2018-07-16; 接受日期: 2018-10-12

基金项目: 国家重点研发项目(2016YFC0500105)、国家自然科学基金(31700469)、中国科学院生物多样性监测与研究网络兽类多样性监测网运行经费和 2017 年中央林业改革发展资金

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: xiaozs@ioz.ac.cn

数量和密度作为种群的基本数量特征,不仅是生态学研究的基本问题,也是管理和保护野生动物的重要科学依据。尤其是珍稀濒危野生动物,了解它们的种群数量、变化趋势及威胁因素是开展针对性保护的基础。然而,这些物种往往数量稀少,行踪神秘且晨昏活动,运用传统的调查方法很难观测到,准确估计种群数量更是一项挑战。红外相机技术的出现为估计具有独特斑纹的动物种群数量提供了可能。大部分猫科动物和一些特征明显的动物,由于个体身上(包括体侧、头部、颈部、腿部、尾部等部位)具有独特的天然标记,可作为鉴别个体的依据,再运用标记-重捕(capture-recapture)模型估计其数量、密度等种群参数。如Karanth (1995)运用红外相机技术拍摄印度Nagarahole National Park的孟加拉虎(*Panthera tigris tigris*),并以虎体侧独特的斑纹特征作为标记-重捕样本的依据,估计其种群数量和密度。随后,更多研究采用了该模型,推动了模型的不断完善与发展(O'Brien et al, 2003; Wegge et al, 2004; Johnson et al, 2006),如今该模型广泛应用在国内外野生动物种群生态学研究之中。

在国外,标记-重捕模型广泛用于兽类种群研究中,主要概括为以下三大类:(1)虎是最早也是最普遍开展基于红外相机标记-重捕的物种,该方法在各国的虎种群监测与保护中发挥了重要作用(Karki et al, 2015)。如在印度,Karanth等(2006)估计了虎的种群动态变化。Simcharoen等(2007)基于该模型估计了泰国Huai Kha Khaeng保护区虎及其猎物的数量和密度,通过与种群密度较高的印度对比分析,明确了未来的保护方向。Luskin等(2017)在印度尼西亚苏门答腊岛估计了苏门答腊虎(*Panthera tigris sumatrae*)的种群变化趋势,分析了森林采伐对种群存活的影响。(2)基于红外相机数据的标记-重捕模型也广泛应用在其他猫科动物,包括雪豹(Jackson et al, 2006; Sharma et al, 2014)、美洲豹(*Panthera onca*) (Silver et al, 2004; Sollmann et al, 2011)、虎猫(*Leopardus pardalis*)(Trolle & Kéry, 2003)、豹(Gray & Prum, 2012; Goldberg et al, 2015)、美洲狮(*Puma concolor*)(Kelly et al, 2008)、非洲金猫(*Caracal aurata*)、短尾猫(*Lynx rufus*)(Heilbrun et al, 2006)、猯猫(*L. lynx*)(Zimmermann et al, 2013)、云豹(*Neofelis diardi*)(Wilting et al, 2012)、石纹猫(*Pardofelis marmorata*) (Hearn et al, 2016)、南美草原虎猫

(*Leopardus colocolo*)、安第斯山虎猫(*L. jacobita*) (Reppucci et al, 2011)等。(3)除猫科动物外,基于红外相机数据的标记-重捕模型还应用在其他具有天然标记特征的动物中,如条纹鬣狗(*Hyaena hyaena*) (Tichon et al, 2017)、獬类(Rayan et al, 2012; Tobler et al, 2014)、马岛缟狸(*Fossa fossana*)(Gerber et al, 2012)、猩猩(*Pongo pygmaeus morio*)(Spehar et al, 2015)等。另有一些标记-重捕研究则是通过在相机附近放置诱饵的方式,增加拍摄到动物身上独特特征的方法来识别个体。例如,Ngoprasert等(2012)使用食物诱饵来引诱亚洲黑熊(*Ursus thibetanus*)和马来熊(*Helarctos malayanus*)站立以拍摄到喉部独特的条纹。Royle等(2011)通过悬挂食物诱饵来引诱狼獾(*Gulo gulo*)暴露喉部的独特条纹,以此判断个体,估计种群数量和密度。

在我国,红外相机技术越来越多地用于野生动物种群数量调查,特别是根据动物个体身上独特的特征来辨识个体以估计动物数量。此方法在华北豹(*Panthera pardus japonensis*)(宋大昭等, 2014)、雪豹(*P. uncia*)(马鸣等, 2006)、金猫(*Felis temminckii*)(武阿莉等, 2014)等大型猫科动物中都有应用。杨子诚等(2018)还将此方法应用在亚洲象(*Elephas maximus*)中,根据象头部、耳部和尾部的特征判断个体,根据身高判断象群的年龄组成,进而估算出尚勇保护区内亚洲象的最小种群数。

随着标记-重捕模型的发展与完善,基于此模型框架的红外相机监测调查越来越多地应用在动物生态学研究之中。Alexander等(2015, 2016)运用基于贝叶斯框架的标记-重捕模型估计了甘肃省祁连山国家级自然保护区的雪豹种群密度和数量,评估了猎物、放牧和坡度对雪豹种群空间分布的影响。北京师范大学基于多年在吉林和黑龙江两省建立的东北虎豹及其猎物红外相机监测网络,对我国东北虎(*Panthera tigris altaica*)和东北豹(*P. pardus orientalis*)的种群状况开展了全面评估(Wang et al, 2016, 2017; Xiao et al, 2016),为东北虎豹国家公园的建立提供了科学依据,并首次通过与俄罗斯虎豹数据的联合分析,更新了对全球东北豹种群数量和分布状况的科学认识(Vitkalova et al, 2018)。此外,标记-重捕方法还应用在基于DNA样本的个体鉴别中,Zhu等(2010)根据粪便DNA技术辨识大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)个体,并运用标记-重捕模

型估计了我国最小且孤立的大熊猫种群数量, 并据此分析了种群濒危原因及保护对策。

本文概述了标记-重捕模型的基本原理、特点及其在国内外的应用, 特别是近年来发展出的空间标记-重捕模型。总结了从相机布设到数据分析的具体流程、操作原则, 并以青城山家猫为实例, 展示了应用红外相机数据通过空间标记-重捕模型估计种群密度和数量的基本步骤。最后展望该模型在种群动态、景观廊道设计、资源选择等方面的应用和发展趋势。

1 标记-重捕模型的基本原理

标记-重捕模型适用于不能对种群中所有个体计数的现实情况, 最早用于人口统计学调查, 后来普遍用于动物数量等种群参数的估计, 其在生物学中的应用最早可追溯到19世纪。Petersen (1896)和Lincoln (1930)提出的Lincoln-Petersen方法假定所研究的种群是封闭的, 采样期间没有个体出生、死亡、迁入和迁出。后来, Sekar和Deming (1949)将这一模型应用到开放种群中, 用以估计出生和死亡个体的数量。20世纪50年代后, 标记-重捕模型快速发展, 特别是Cormack-Jolly-Seber model种群动态模型的出现, 使得该模型广泛应用在多个动物类群, 用于估计存活率、捕获率、种群数量等参数的动态变化(Lebreton et al, 1992)。

1.1 传统的标记-重捕模型

最基础的标记-重捕模型建立的前提是: 在一个种群中捕获部分个体, 标记后释放, 经过一段时间后重捕, 假设重捕个体中已标记个体的比例与种群中已标记个体的比例相等。根据这一假设, 通过多次重采样采集到的个体样本(C), 估计捕获率 p , 进而估计种群数量 N (Otis et al, 1978; White, 1982)。

$$\hat{N} = \frac{C}{\hat{p}} \quad (1)$$

此模型有两个前提假设(Otis et al, 1978): 第一, 调查期间种群是封闭的, 即满足种群上的封闭(没有出生和死亡)和地理上的封闭(没有迁入和迁出); 第二, 捕获概率的变异均可以被解释, 个体的捕获率可以是恒定不变的(M0模型)。该模型还可因捕获时间(Mt模型)、个体异质性(Mh模型), 对捕获事件的行为反应(Mb模型)等因素单独或者共同作用产生变化。

传统的标记-重捕模型只需要采集个体数据建立捕获历史, 通过估计捕获率(p)进而估计种群数量(N), 对于密度(D)的估计则是用种群数量除以调查区域面积。在红外相机监测中, 对于如何定义调查区域的有效采样面积(effective sampling area)一直没有定论(Parmenter et al, 2003; Balme et al, 2009), 通常是在最外层的红外相机围成的多边形外添加缓冲带, 缓冲带的宽度通常采用平均最大移动距离(mean maximum distance moved, MMDM)或平均最大移动距离的一半($1/2$ MMDM)这种临时的方法(Karanth & Nichols, 1998; O'Connell et al, 2011)。由于方法不一且缺乏理论依据(Efford, 2004; Royle et al, 2009b), 平均最大移动距离的大小又与个体重捕获的次数相关, 数量稀少的动物重捕获次数往往较低, 可能会过高估计种群密度(Soisalo & Cavalcanti, 2006), 最终会影响保护决策。另外, 由于动物通常具有自己的家域或活动空间范围, 其活动中心位置与相机位点的空间关系是影响捕获率的重要因素, 传统的标记-重捕模型往往忽视了这一问题(Royle et al, 2009a)。

1.2 空间标记-重捕模型

本世纪初发展的空间标记-重捕模型(spatially capture-recapture, SCR)是一个分层模型(Royle & Dorazio, 2008), 它基于点过程模型, 将种群中的每个个体 i 看成是空间中的点, 都具有自己的活动中心 s_i ($i = 1, 2, \dots, N$)。然后, 整合传统的封闭种群模型(用来描述“捕获”动物个体)和描述点过程的模型, 这样对不完美的探测(“捕获”动物个体)和生态学过程(动物个体的空间分布)都有了明确的模型估计(Efford, 2004; Royle et al, 2009b)。由于在模型中明确了相机位点以及捕获个体的空间位置, 建立捕获历史时, 需要整合个体(i)、时间(k)和捕获空间位置(j)信息, 即 $y_{i,j,k}$ 。通常认为探测过程是伯努利过程:

$$y_{i,j,k} \sim \text{Bernoulli}(p_{i,j,k}) \quad (2)$$

$p_{i,j,k}$ 即个体 i 在第 k 个观测周期在相机位点 j 被捕获的概率。SCR考虑了动物的空间活动范围, 并根据家域中心和相机位点的距离关系建立捕获率的函数。捕获率取决于相机位点 x_j 和个体家域中心 s_i 的距离, 呈半正态分布的捕获率过程表示如下:

$$p_{i,j} = p_0 \exp(-\|x_j - s_i\|^2 / 2\sigma^2) \quad (3)$$

其中, $p_{i,j}$ 为个体 i 在相机位点 j 的捕获率, p_0 为家域

中心与相机位点重合时的探测率, σ 为决定捕获率随家域中心与相机位点距离下降速率的空间尺度参数。

与传统的标记-重捕模型相比, SCR模型除了需要明确相机和动物个体的空间位置外, 不会因为采样面积而影响密度估计的准确性(密度估计对采样范围不敏感)。在调查设计上, 基于SCR方法也更加灵活, 允许相机布设中出现空洞(Royle et al, 2018)。此外, 应用该方法估计的绝对数量和密度在不同空间或时间尺度、相同或不同物种间都具有可比性。由于以上优点, SCR在动物种群生态学研究中得到越来越多的应用。

2 基于标记-重捕框架的红外相机数据收集分析步骤和操作原则

以标记-重捕为目的的红外相机数据收集和处理过程可分为野外相机布设、个体辨识、建立个体捕获历史 and 数据分析4个主要环节, 具体操作步骤和原则如下:

(1) 野外布设相机。相机应安放在最易观测到目标物种的位置, 布设面积至少应大于1个个体的家域面积, 相机间的空间距离应小于家域半径, 布设位点数不少于40-50个, 考虑种群封闭, 布设时间以90-120 d为宜(Tobler & Powell, 2013)。研究设计应尽可能多地捕获个体, 获得不同位点的重捕获信息, 较多的数据可提高参数估计的精确度, 可以分析影响种群的变量, 如性别、时间、行为等, 以更真实地反映密度(Sollmann et al, 2012)。

(2) 辨识个体。从野外收集的红外相机数据中筛选出含有目标动物的照片(或视频)。根据拍摄角度, 对比身体两侧、头部、背部等处的斑纹, 以区分个体。个体数量较少时可以通过人工目视比对, 数量较多时使用识别软件以提高鉴别和管理效率, 如运用3D技术识别斑纹图案的ExtractCompare软件。一些条件下, 还可根据显露的生殖器判别雌雄。

(3) 建立捕获历史。对于传统的标记-重捕模型, 需要每个捕获个体在每个采样周期是否捕获的信息, 以“1”表示捕获, “0”表示未捕获。对于SCR模型, 除了个体在每个采样周期是否捕获的信息外, 还需要相机位点以及相机工作情况等信息。根据研究目的, 还可添加性别等变量。

(4) 分析数据。标记-重捕数据常用的分析方法

有两种: 一种是基于概率论的最大似然估计(Borchers & Efford, 2008), 常用的软件是以R语言为基础的软件包secr; 另一种是基于贝叶斯统计理论(Royle et al, 2009a), 目前常用的分析工具是R中的SPACECAP、SCRbayes等分析包。此外, 基于BUGS编程语言的数据分析方法近些年也越来越多地用于标记-重捕数据分析中, 特别是较为复杂的模型。

3 应用案例: 四川青城山森林公园野外家猫的数量估计

3.1 研究方法

青城山森林公园(30°54' N, 103°35' E)位于四川省都江堰市, 海拔800-1,200 m。2014年2-4月, 我们布设了20台相机对该区域的兽类和地栖鸟类开展监测。红外相机调查显示青城山景区内分布有一定数量的外来家猫个体。可根据体色和斑纹的差异来判别外来家猫个体, 用以估计其数量和密度。

以10天为1个采样周期, 构建家猫个体的捕获历史, 在最外围的相机周围建立宽度为1 km的缓冲区作为研究区域, 运用R统计软件中的secr包构建SCR模型, 估计家猫的密度和数量, 其中探测率函数定义为半正态分布, 捕获过程定义为二项式分布, 密度、活动中心遇见率和空间尺度参数均为恒定值。

本研究的家猫数据及R代码见附录1和附录2。

3.2 研究结果

经统计, 20台相机累计的相机总捕获天数为1,600, 共拍摄到62次家猫, 经鉴定为8只家猫个体(图1)。

经统计分析, 青城山森林公园外来家猫数量估计为19只(95%置信区间为12-43), 密度估计值为2只/km² (95%置信区间为0.89-4.51只/km²) (表1)。

4 展望

本文介绍了传统的标记-重捕模型和SCR模型的基本原理和概念以及在国内外的应用, 总结了基于红外相机技术的数据采集和处理环节的基本原则和注意事项, 并以青城山家猫为实例展示了数据分析的基本步骤。SCR模型由于在建立个体捕获历史中考虑了精确的生态学过程, 被广泛地应用于野生动物研究中, 为验证生态学假说并了解一些生态

图1 青城山森林公园红外相机捕获的8只家猫个体
Fig. 1 Cat individual identification, showing the different strip patterns and colors of the eight domestic cats recorded by camera traps in Qingchengshan Forest Park

表1 基于空间标记-重捕模型估计青城山森林公园外来家猫数量的种群参数
Table 1 Population parameters of domestic cats in Qingchengshan Forest Park using spatially capture-recapture model

参数 Parameters	估计值 Estimates	标准误 SE	95%置信区间 95% CI
密度 Density (inds./km ²)	2.00	0.87	0.89–4.51
种群数量 Population size	19	7	12–43
活动中心的探测率 Encounter rates when camera sites coincide with home range centers	0.99	0.00	0.99–1.00
空间尺度参数 Spatial scale parameter of detection function (m)	179.40	40.68	115.68–278.23

学现象背后的驱动机制提供了可能。特别是近些年研究者对模型进行了改良和整合,让该方法应用范围更广,适用于研究资源选择、景观连接、种群动态、个体移动与扩散等空间过程。

基于多年的种群监测数据,标记-重捕模型不仅可以估计种群数量和密度,还可用于种群动态的估计(Karanth et al, 2006; Royle et al, 2014)。运用经典的Jolly-Seber和Comack-Jolly-Seber模型框架的稳健设计方法(Pollock, 1982)进行种群统计参数(demographic parameters)分析,研究存活、补充更新等种群参数,以了解种群变化趋势,为确定保护目标和评估保护成效提供科学依据(Gardner et al, 2010; Schaub & Royle, 2014)。如Duangchantrasiri等(2016)通过研究泰国Huai Kha Khaeng保护区在增强执法情况下虎种群动态以及存活率等种群参数,说明2021年虎数量翻倍的保护目标难以实现。

SCR模型还可模拟景观连接性,用于景观管理、廊道设计和保护区设计(Royle et al, 2013, 2014)。景观结构是影响动物活动和分布的重要因素,无偏

估计捕获率需要考虑生态景观的结构特点,以更好地理解动物的空间利用格局。该模型提供了空间明确的种群密度信息,可以为种群的空间分布和成因提供客观推断,用以理解种群的景观利用。特别是结合了连接度的空间模型,可以用于估计密度和连接度(Fuller et al, 2016)。如果提供景观质量信息,运用最小成本路径法(least-cost path distance)根据空间捕获历史估计景观阻力参数,就可以评估从一个区域移动到另一个区域的成本(Royle et al, 2013),以衡量个体景观移动的难易程度,为廊道设计和保护区设计等保护实践提供科学依据。

整合了资源选择的SCR模型是应用的一个重要方向。SCR为模拟动物第二层次和第三层次的资源选择提供了模型框架(Royle et al, 2018)。第二层次的资源选择影响动物个体活动中心的位置。SCR模型中个体的活动中心 $S_1, \dots, S_n$ 都有明确指代,如果个体活动中心的密度是与空间环境变量相关的函数,可以参数化个体活动中心的选择过程,验证第二层次的资源选择假说,理解影响物种密度非均匀

分布的机制(Proffitt et al, 2015)。第三层次的资源选择影响SCR模型的捕获率。将捕获率模拟为与距离和生境结构变量有关的函数(Linden et al, 2018), 可用于模拟栖息地选择, 检验假设并解释相关生态学现象。

通过SCR模型还可以描述个体的空间分布, 用于研究物种内和物种间的相互作用, 特别是用于理解与野生动物密度和个体相互作用有关的疾病扩散传播的研究(Muneza et al, 2017)。另外, 还发展了空间标记-重见模型(spatial mark-resight model), 用于估计只有部分个体可辨识物种的种群参数。未来, 整合多源调查方法的模型也是SCR发展的方向, 如红外相机数据与DNA样本数据(Gopaldaswamy et al, 2012; Sollmann et al, 2013)的结合, 以及红外相机与GPS项圈的结合。例如, 可以通过无线电项圈追踪技术了解动物的活动范围和家域, 从而定义研究区域(Soisalo & Cavalcanti, 2006), 在种群水平上了解个体移动(Royle et al, 2016)和资源选择(Linden et al, 2018)以及在可部分识别个体模型中的应用。但是功能更多样化的SCR模型分析往往需要大量的数据, 个体重捕获次数少会影响结果的置信度, 数量稀少的物种较难获得足够的样本量是目前实际应用中面临的问题, 因而数据分析的灵活性和易操作性也有待提高。

致谢: 感谢四川省青城山森林公园对红外相机数据收集的大力支持。

参考文献

- Alexander JS, Gopaldaswamy AM, Shi K, Riordan P (2015) Face value: Towards robust estimates of snow leopard densities. *PLoS ONE*, 10, e0134815.
- Alexander JS, Zhang CC, Shi K, Riordan P (2016) A granular view of a snow leopard population using camera traps in Central China. *Biological Conservation*, 197, 27–31.
- Balme GA, Hunter LTB, Slotow R (2009) Evaluating methods for counting cryptic carnivores. *Journal of Wildlife Management*, 73, 433–441.
- Borchers DL, Efford M (2008) Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. *Biometrics*, 64, 377–385.
- Duangchantrasiri S, Umponjan M, Simcharoen S, Pattanavibool A, Chaiwattana S, Maneerat S, Kumar N, Jathanna D, Srivathsa A, Karanth KU (2016) Dynamics of a low-density tiger population in Southeast Asia in the context of improved law enforcement. *Conservation Biology*, 30, 639–648.
- Efford MG (2004) Density estimation in live-trapping studies. *Oikos*, 106, 598–610.
- Fuller AK, Sutherland CS, Royle JA, Hare MP (2016) Estimating population density and connectivity of American mink using spatial capture-recapture. *Ecological Applications*, 26, 1125–1135.
- Gardner B, Reppucci J, Lucherini M, Royle JA (2010) Spatially explicit inference for open populations: Estimating demographic parameters from camera-trap studies. *Ecology*, 91, 3376–3383.
- Gerber BD, Karpanty SM, Kelly MJ (2012) Evaluating the potential biases in carnivore capture-recapture studies associated with the use of lure and varying density estimation techniques using photographic-sampling data of the Malagasy civet. *Population Ecology*, 54, 43–54.
- Goldberg JF, Tempa T, Norbu N, Hebblewhite M, Mills LS, Wangchuk TR, Lukacs P (2015) Examining temporal sample scale and model choice with spatial capture-recapture models in the common leopard *Panthera pardus*. *PLoS ONE*, 10, e0140757.
- Gopaldaswamy AM, Royle JA, Delampady M, Nichols JD, Karanth KU, Macdonald DW (2012) Density estimation in tiger populations: Combining information for strong inference. *Ecology*, 93, 1741–1751.
- Gray TNE, Prum S (2012) Leopard density in post-conflict landscape, Cambodia: Evidence from spatially explicit capture-recapture. *Journal of Wildlife Management*, 76, 163–169.
- Hearn AJ, Ross J, Bernard H, Bakar SA, Hunter LTB, Macdonald DW (2016) The first estimates of marbled cat *Pardofelis marmorata* population density from Bornean primary and selectively logged forest. *PLoS ONE*, 11, e0151046.
- Heilbrun RD, Silvy NJ, Peterson MJ, Tewes ME (2006) Estimating bobcat abundance using automatically triggered cameras. *Wildlife Society Bulletin*, 34, 69–73.
- Jackson RM, Roe JD, Wangchuk R, Hunter DO (2006) Estimating snow leopard population abundance using photography and capture-recapture techniques. *Wildlife Society Bulletin*, 34, 772–781.
- Johnson A, Vongkhamheng C, Hedemark M, Saithongdam T (2006) Effects of human-carnivore conflict on tiger (*Panthera tigris*) and prey populations in Lao PDR. *Animal Conservation*, 9, 421–430.
- Karanth KU (1995) Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation*, 71, 333–338.
- Karanth KU, Nichols JD (1998) Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79, 2852–2862.
- Karanth KU, Nichols JD, Kumar NS, Hines JE (2006) Assessing tiger population dynamics using photographic capture-recapture

- sampling. *Ecology*, 87, 2925–2937.
- Karki JB, Pandav B, Jnawali SR, Shrestha R, Pradhan NMB, Lamichane BR, Khanal P, Subedi N, Jhala YV (2015) Estimating the abundance of Nepal's largest population of tigers *Panthera tigris*. *Oryx*, 49, 150–156.
- Kelly MJ, Noss AJ, Di Bitetti MS, Maffei L, Arispe RL, Paviolo A, De Angelo CD, Di Blanco YE (2008) Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy*, 89, 408–418.
- Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J, Anderson DR (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67–118.
- Lincoln FC (1930) Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. United States Department of Agriculture, Circular, 118, 1–4.
- Linden DW, Siren APK, Pekins PJ (2018) Integrating telemetry data into spatial capture-recapture modifies inferences on multi-scale resource selection. *Ecosphere*, 9, e02203.
- Luskin MS, Albert WR, Tobler MW (2017) Sumatran tiger survival threatened by deforestation despite increasing densities in parks. *Nature Communications*, 8, 1783.
- Ma M, Xu F, Chundawat RS, Jumabay K, Wu YQ, Ai ZZ, Zhu MH (2006) Camera trapping of snow leopards for the photo capture rate and population size in the Muzat Valley of Tianshan Mountains. *Acta Zoologica Sinica*, 52, 788–793. (in Chinese with English abstract) [马鸣, 徐峰, Chundawat RS, Jumabay K, 吴逸群, 艾则孜, 朱玛洪 (2006) 利用自动照相术获得天山雪豹拍摄率与个体数量. *动物学报*, 52, 788–793.]
- Muneza AB, Linden DW, Montgomery RA, Dickman AJ, Roloff GJ, Macdonald DW, Fennessy JT (2017) Examining disease prevalence for species of conservation concern using non-invasive spatial capture-recapture techniques. *Journal of Applied Ecology*, 54, 709–717.
- Ngoprasert D, Reed DH, Steinmetz R, Gale GA (2012) Density estimation of Asian bears using photographic capture-recapture sampling based on chest marks. *Ursus*, 23, 117–133.
- O'Brien TG, Kinnaird MF, Wibisono HT (2003) Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 6, 131–139.
- O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) *Camera Traps in Animal Ecology*. Springer, Tokyo.
- Otis DL, Burnham KP, White GC, Anderson DR (1978) Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62, 3–135.
- Parmenter RR, Yates TL, Anderson DR, Burnham KP, Dunnum JL, Franklin AB, Friggens MT, Lubow BC, Miller M, Olson GS (2003) Small-mammal density estimation: A field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological Monographs*, 73, 1–26.
- Petersen CGJ (1896) The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. Report of the Danish Biological Station 1895, 6, 5–84.
- Pollock KH (1982) A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46, 752–757.
- Proffitt KM, Goldberg JF, Hebblewhite M, Russell R, Jimenez BS, Robinson HS, Pilgrim K, Schwartz MK (2015) Integrating resource selection into spatial capture-recapture models for large carnivores. *Ecosphere*, 6, 239.
- Rayan DM, Mohamad SW, Dorward L, Aziz SA, Clements GR, Wong CTC, Traeholt C, Magintan D (2012) Estimating the population density of the Asian tapir (*Tapirus indicus*) in a selectively logged forest in Peninsular Malaysia. *Integrative Zoology*, 7, 373–380.
- Reppucci J, Gardner B, Lucherini M (2011) Estimating detection and density of the Andean cat in the high Andes. *Journal of Mammalogy*, 92, 140–147.
- Royle JA, Chandler RB, Gazenski KD, Graves TA (2013) Spatial capture-recapture models for jointly estimating population density and landscape connectivity. *Ecology*, 94, 287–294.
- Royle JA, Chandler RB, Sollmann R, Gardner B (2014) *Spatial Capture-recapture*. Academic Press, New York.
- Royle JA, Dorazio RM (2008) *Hierarchical Modeling and Inference in Ecology: The Analysis of Data from Populations, Metapopulations and Communities*. Academic Press, San Diego.
- Royle JA, Fuller AK, Sutherland C (2016) Spatial capture-recapture models allowing Markovian transience or dispersal. *Population Ecology*, 58, 53–62.
- Royle JA, Fuller AK, Sutherland C (2018) Unifying population and landscape ecology with spatial capture-recapture. *Ecography*, 41, 444–456.
- Royle JA, Karanth KU, Gopalaswamy AM, Kumar NS (2009a) Bayesian inference in camera trapping studies for a class of spatial capture-recapture models. *Ecology*, 90, 3233–3244.
- Royle JA, Magoun AJ, Gardner B, Valkenburg P, Lowell RE (2011) Density estimation in a wolverine population using spatial capture-recapture models. *Journal of Wildlife Management*, 75, 604–611.
- Royle JA, Nichols JD, Karanth KU, Gopalaswamy AM (2009b) A hierarchical model for estimating density in camera-trap studies. *Journal of Applied Ecology*, 46, 118–127.
- Schaub M, Royle JA (2014) Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack-Jolly-Seber models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1316–1326.
- Sekar CC, Deming WE (1949) On a method of estimating birth and death rates and the extent of registration. *Publications of the American Statistical Association*, 44, 101–115.
- Sharma K, Bayrakcismith R, Tumursukh L, Johansson O, Sevger P, McCarthy T, Mishra C (2014) Vigorous dynamics underlie a stable population of the endangered snow leopard *Panthera uncia* in Tost Mountains, South Gobi, Mongolia.

PLoS ONE, 9, e101319.

- Silver SC, Ostro LET, Marsh LK, Maffei L, Noss AJ, Kelly MJ, Wallace RB, Gomez H, Ayala G (2004) The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*, 38, 148–154.
- Simcharoen S, Pattanavibool A, Karanth KU, Nichols JD, Kumar N (2007) How many tigers *Panthera tigris* are there in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand? An estimate using photographic capture-recapture sampling. *Oryx*, 41, 447–453.
- Soisalo MK, Cavalcanti S (2006) Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation*, 129, 487–496.
- Sollmann R, Furtado MM, Gardner B, Hofer H, Jácomo AT, Tôres NM, Silveira L (2011) Improving density estimates for elusive carnivores: Accounting for sex-specific detection and movements using spatial capture-recapture models for jaguars in central Brazil. *Biological Conservation*, 144, 1017–1024.
- Sollmann R, Gardner B, Belant JL (2012) How does spatial study design influence density estimates from spatial capture-recapture models? *PLoS ONE*, 7, e34575.
- Sollmann R, Torres NM, Furtado MM, Jacomo ATD, Palomares F, Roques S, Silveira L (2013) Combining camera-trapping and noninvasive genetic data in a spatial capture-recapture framework improves density estimates for the jaguar. *Biological Conservation*, 167, 242–247.
- Song DZ, Wang BP, Jiang JY, Wan SP, Cui SM, Wang TM, Feng LM (2014) Using camera trap to monitor a North Chinese leopard (*Panthera pardus japonensis*) population and their main ungulate prey. *Biodiversity Science*, 22, 733–736. (in Chinese with English abstract) [宋大昭, 王卜平, 蒋进原, 万绍平, 崔士明, 王天明, 冯利民 (2014) 山西晋中庆城林场华北豹及其主要猎物种群的红外相机监测. 生物多样性, 22, 733–736.]
- Spehar SN, Loken B, Rayadin Y, Royle JA (2015) Comparing spatial capture-recapture modeling and nest count methods to estimate orangutan densities in the Wehea Forest, East Kalimantan, Indonesia. *Biological Conservation*, 191, 185–193.
- Tichon J, Rotem G, Ward P (2017) Estimating abundance of striped hyenas (*Hyaena hyaena*) in the Negev Desert of Israel using camera traps and closed capture-recapture models. *European Journal of Wildlife Research*, 63, 5.
- Tobler MW, Hibert F, Debeir L, Richard-Hansen C (2014) Estimates of density and sustainable harvest of the lowland tapir *Tapirus terrestris* in the Amazon of French Guiana using a Bayesian spatially explicit capture-recapture model. *Oryx*, 48, 410–419.
- Tobler MW, Powell GVN (2013) Estimating jaguar densities with camera traps: Problems with current designs and recommendations for future studies. *Biological Conservation*, 159, 109–118.
- Trolle M, Kéry M (2003) Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy*, 84, 607–614.
- Vitkalova AV, Feng LM, Rybin AN, Gerber BD, Miquelle DG, Wang TM, Yang HT, Shevtsova EI, Aramilev VV, Ge JP (2018) Transboundary cooperation improves endangered species monitoring and conservation actions: A case study of the global population of Amur leopards. *Conservation Letters*, 11, e12574.
- Wang TM, Feng LM, Mou P, Wu JG, Smith JL, Xiao WH, Yang HT, Dou HL, Zhao XD, Cheng YC, Zhou B, Wu HY, Zhang L, Tian Y, Guo QX, Kou XJ, Han XM, Miquelle DG, Oliver CD, Xu RM, Ge JP (2016) Amur tigers and leopards returning to China: Direct evidence and a landscape conservation plan. *Landscape Ecology*, 31, 491–503.
- Wang TM, Feng LM, Yang HT, Han B, Zhao YH, Juan L, Lü XY, Zou L, Li T, Xiao WH, Mou P, Smith JLD, Ge JP (2017) A science-based approach to guide Amur leopard recovery in China. *Biological Conservation*, 210, 47–55.
- Wegge P, Pokheral CP, Jnawali SR (2004) Effects of trapping effort and trap shyness on estimates of tiger abundance from camera trap studies. *Animal Conservation*, 7, 251–256.
- White GC (1982) Capture-recapture and Removal Methods for Sampling Closed Populations. Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, New Mexico.
- Wilting A, Mohamed A, Ambu LN, Lagan P, Mannan S, Hofer H, Sollmann R (2012) Density of the vulnerable Sunda clouded leopard *Neofelis diardi* in two commercial forest reserves in Sabah, Malaysian Borneo. *Oryx*, 46, 423–426.
- Wu AL, Chen P, Zhang XF (2014) Shooting rate of *Catopuma temminckii* by auto-induction infrared camera and estimation of population density in Changqing Nature Reserve. *Shaanxi Forest Science and Technology*, (1), 22–24. (in Chinese with English abstract) [武阿莉, 陈鹏, 张晓峰 (2014) 长青保护区自动感应红外相机金猫拍摄率与种群密度. 陕西林业科技, (1), 22–24.]
- Xiao WH, Feng LM, Mou P, Miquelle DG, Hebblewhite M, Goldberg JF, Robinson HS, Zhao XD, Zhou B, Wang TM, Ge JP (2016) Estimating abundance and density of Amur tigers along the Sino-Russian border. *Integrative Zoology*, 11, 322–332.
- Yang ZC, Chen Y, Li JS, Wang LF, Piao Y, Song ZY, Shi K (2018) Individual identification and population size assessment for Asian elephant based on camera-trapping techniques. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 18–27. (in Chinese with English abstract) [杨子诚, 陈颖, 李俊松, 王利繁, 飘优, 宋志勇, 时坤 (2018) 基于红外相机技术对亚洲象个体识别和种群数量的评估. 兽类学报, 38, 18–27.]
- Zhu LF, Zhan XJ, Wu H, Zhang SN, Meng T, Bruford MW, Wei FW (2010) Conservation implications of drastic

reductions in the smallest and most isolated populations of giant pandas. *Conservation Biology*, 24, 1299–1306.

Zimmermann F, Breitenmoser-Wursten C, Molinari-Jobin A, Breitenmoser U (2013) Optimizing the size of the area surveyed for monitoring a Eurasian lynx (*Lynx lynx*)

population in the Swiss Alps by means of photographic capture-recapture. *Integrative Zoology*, 8, 232–243.

(责任编辑: 李义明 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 青城山家猫标记-重捕分析数据

Appendix 1 Data for domestic cats capture-recapture analysis
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018194-1.txt>

附录2 青城山家猫标记-重捕分析R代码

Appendix 2 R code for domestic cats capture-recapture analysis
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018194-2.txt>