•综述•

大中型兽类种群数量估算的研究进展

李月辉^{ID*}

中国科学院沈阳应用生态研究所中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016

摘要: 大中型兽类种群数量的估算是动物生态学中重要的基本问题, 受到研究者、管理者和公众的共同关注。国际上从20世纪中期开始研究该问题, 已出现了多种研究方法和相应案例, 且还在快速发展, 但世界各地仍有很多物种的种群数量尚未知晓。在我国, 从20世纪80年代开始调查大中型兽类种群数量, 取得了重要进展, 也还有很多物种的种群数量尚不清楚。因此, 有必要归纳国际上种群数量估算的研究进展, 同时, 总结国内研究的现状、优势和趋势, 供研究者参考。本文首先选择估算大中型兽类种群数量的原理、数据来源和模型这3个要素归纳出简明的研究框架, 将现有的多种方法置于其中予以阐述。在该框架下, 根据估算原理分为4大类方法, 为距离取样法、标志重捕法、基于遇见率法和遥感影像直接计数法。针对每一大类方法, 论述其基本原理模型和模型假设, 说明能实现该原理的相应数据来源(视觉观测、红外相机拍摄、DNA微卫星识别、卫星定位跟踪、声音监测或遥感影像)的特点及如何实现该原理, 评价其适用性及优缺点, 并选择其中具有可比性的方法予以比较评价。其次, 参照该研究框架, 总结我国的研究现状, 分析未来发展的优势和趋势: 我国的红外相机数据积累充分, 可以发展以此为数据源的距离取样法、标志重捕法和基于遇见率法; 发展以粪便样品为数据来源的距离取样法和粪便DNA标志重捕法; 相比地面调查数据, 获取高分辨率遥感影像数据更容易, 尽量以此估算符合适用条件的大中型兽类的种群数量。最后, 本文提出了适用于我国大中型兽类种群数量的估算方法的选择流程, 供研究者参考。

关键词: 种群数量; 种群密度; 大中型兽类; 距离取样法; 标志重捕法; 基于遇见率法; 遥感影像直接计数法

李月辉 (2021) 大中型兽类种群数量估算的研究进展. 生物多样性, 29, 1700–1717. doi: 10.17520/biods.2021134.

Li YH (2021) A review on estimating population size of large and medium-sized mammals. Biodiversity Science, 29, 1700–1717. doi: 10.17520/biods.2021134.

A review on estimating population size of large and medium-sized mammals

Yuehui Li^{ID*}

CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016

ABSTRACT

Context: Estimating the population size of large and medium-sized mammals is a fundamental issue in animal ecology, attracting great attention from researchers, managers, and the public. However, despite the fact that it has been explored from the mid-20th century to now, the population sizes of numerous species worldwide are unknown. In China, the research targeting large and medium-sized mammals have been explored since 1980s. Although it has made great progress, the population size of many species in China are still unknown.

Aims: We aim to establish a framework to categorize existing estimation methods and further summarize the research development of population size estimation in China while highlighting strengths and trends under this framework.

Results & Conclusions: First, we establish a concise hierarchical framework according to the estimation theory, data resources, and models used. This framework indicates that there are four classes of methods including distance sampling method, capture-recapture method, encounter-based method, and direct count method from remotely sensed imagery according to estimation theory. Then for each of the four methods, we illustrate the basic model and its assumptions, explaining how existing data resources (including insight, camera trap, DNA microsatellite, satellite tracking, acoustic monitor, and remote sensing data) realize each theory respectively. We summarize unique features,

收稿日期: 2021-04-12; 接受日期: 2021-09-03

基金项目: 国家自然科学基金(41871197; 41271201)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liyh@iae.ac.cn

advantages, and disadvantages of each method and compare size or density estimation resulted from different methods. Secondly, we summarize the development of population size estimation methods in China in the context of this framework while highlighting trends and strengths. Numerous data obtained from infrared cameras in many study areas during the last decade can be used to estimate the population size by employing distance sampling, capture-recapture models, and encounter-based methods. Meanwhile, the pellet distance sampling method, fecal-DNA capture-recapture method and direct count method from remotely sensed imagery are suggested to be developed. Finally, a guide to select the estimation methods appropriate for their studies is provided as a reference for future researchers.

Key words: population size; population density; large and medium-sized mammals; distance sampling; capture-recapture method; encounter-based method; direct count method from remotely sensed imagery

动物种群数量估算是动物生态学中重要的基本问题。其中,大中型兽类包括了生态系统的多个旗舰种、关键种或濒危种,其种群数量需要优先研究;同时,与小型兽类相比,大中型兽类不容易被观测到或捕捉到,其种群数量需要采用相对一致的特定方法来估算。更重要的是,大中型兽类种群数量受到社会各界的强烈关注:研究者需要以此为基础研究种群动态及其与资源环境之间的关系等内容(Schoepf et al, 2015);管理者需要以此为依据调控和管理动物种群(Côté et al, 2004);公众需要以此为出发点关注生态环境问题、监督种群管理的行为和结果;合法狩猎者需要以此为参考调整狩猎行为(Warren, 2011)。因此,大中型兽类种群数量估算一直是备受关注的研究热点。

然而,这一备受关注的基本问题解决起来并非易事。国际上从20世纪中期就开始通过调查粪便来估算种群数量(Bennett et al, 1940; Eberhardt & Van Etten, 1956; Van Etten & Bennett, 1965),至今已发展出多种方法,进行了大量的案例研究,且新的方法和模型还在快速地涌现,各方法和模型的适用性和优劣特征也都在持续探索之中(Buckland et al, 2001; Brinkman et al, 2011; Iijima, 2020),但世界各地仍有很多物种的种群数量尚未知晓。我国自然条件复杂,大中型兽类种群数量研究难度大,同样也有很多物种的种群数量尚不清楚。因此,有必要选取适当的逻辑框架来总结国际上种群数量估算研究的进展,同时参照此框架总结国内研究的现状、发展趋势和优势,供研究者参考。

1 大中型兽类种群数量估算的发展趋势

我们选择估算种群数量的原理、数据来源和估算模型3个要素,将已有的方法逐层次地归纳成一个简明的框架(表1)。根据估算原理有4大类方法,

分别是距离取样法(distance sampling method)、标志重捕法(capture-recapture method)、基于遇见率法(encounter-based method)和遥感影像直接计数法(direct count method from remotely sensed imagery),每一大类方法有各自的基本原理模型及模型假设。除了估算原理本身的进步,数据来源的扩展也极大地促进大中型兽类种群数量研究的发展。近20年来,数据来源已扩展至红外相机拍摄、DNA卫星识别、卫星定位跟踪、声学监测及遥感识别技术。每种原理可以由上述多种数据源来实现,每种数据源又可能有基于基本模型的独特模型。

1.1 距离取样法

1.1.1 基本原理模型

距离取样法的基本原理是利用观测目标(objectives, 可以是动物个体、粪便或鸣叫声)与样线的距离(x)构建观测函数 $g(x)$,进而估算区域内未观察到的目标的数量。公式为:

$$\hat{D} = \frac{n}{2wL\hat{P}_a} \quad (1)$$

式中, $\hat{D}$ 是种群密度, n 是长度为 L 的样线两侧宽度为 w 的范围内观测到的目标数量, $\hat{P}_a$ 是目标在面积 a 内被观测到的平均概率(Buckland et al, 1993, 2001)。该概率的计算方法为:

$$\hat{P}_a = \frac{\int_0^w g(x)dx}{w} \quad (2)$$

其中, $g(x)$ 是观测目标与样线之间距离的函数,随着远离样线,观测目标被观察到的概率下降。 $g(x)$ 函数一般可以拟合为均匀分布(uniform)、半正态分布(half normal)、风险率分布(hazard rate)和负指数分布(negative exponential)。在具体的案例中采用哪种分布函数一般利用概率比率或者AIC (Akaike information criterion)检验来判断。例如, Montague

表1 大中型兽类种群数量估算方法框架

Table 1 Framework of methods estimating the population size of large and medium-sized mammals

估算原理 Theory	数据来源 Data sources	估算模型 Estimation models	关键技术或参数 Key technology or parameter	程序 Programs
距离取样法 Distance sampling method	人视觉观测个体 To observe the animal individuals by insight	距离取样模型 Distance sampling model	—	DISTANCE
	红外相机观测个体 To observe the animal individuals by infrared cameras	距离取样模型 Distance sampling model	动物与相机的距离 Distance between animals and cameras	
	红外相机数据 + 卫星定位追踪数据 Infrared cameras data + satellite tracking data	结合移动数据的距离取样法模型 Movement with distance sampling model	跟踪数据 Satellite tracking data	
	粪便数量和分布 Abundance and distribution of faeces	距离取样模型 + 粪便数量与个体数量转化模型 Distance sampling model + conversion function from pellet group density to animal density	粪便分解速率 Faeces decay rate	
标志重捕法 Capture-recapture method	动物鸣叫记录 Animal call records	样点距离取样模型 Point-transect sampling model	鸣叫个体与样点的距离 Distances to detected animals	
	动物个体 Animal individuals	非空间标志重捕模型 Non-spatial capture-recapture model		非空间模型 Non-spatial capture-recapture model:
	动物DNA DNA from animal body	非空间标志重捕模型、空间标志重捕模型 Capture-recapture model, spatial capture-recapture model	DNA微卫星技术识别个体 To distinguish by DNA microsatellite	Capture, Capwire, Program mark
	红外相机数据 Data from infrared cameras	空间标志重捕模型 Spatial capture-recapture model	利用照片识别个体 Distinguishment of the target individuals in photos	空间模型 Spatial capture-recapture model: DENSITY, SPACECAP
基于遇见率法 Encounter-based method	动物鸣叫记录 Animal call records	空间标志重捕模型 + 鸣叫声数量与个体数量转化模型 Spatial capture-recapture model + conversion function from call density to animal density	个体的鸣叫次数和群体内鸣叫个体的数量比例 Call rate per individual and calling individual percentage of the group	
	红外相机数据 Data from infrared cameras	随机遇见模型、随机遇见-停留时间模型、空间-事件模型、时间-事件模型 Random encounter model, random encounter and staying time model, space-to-event model, time-to-event model	动物移动的速度 Animal movement speed	—
遥感影像直接计数法 Direct count method from remotely sensed imagery	高分辨率卫星遥感影像或航拍影像 Very high-resolution satellite imagery or aerial imagery	人工目视识别计数、监督识别、非监督识别、利用多期影像识别 Manual counts, image segmentation, supervised classification, unsupervised classification, multi-temporal image classification	从所处景观中辨别出动物个体 To detect the target individuals from background landscapes	—

等(2017)在弗吉尼亚驱车调查了625 km²的森林景观中46条道路样线两侧的白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)种群, AIC检验后采用了半正态分布函数; Harris等(2020)在新墨西哥观测加拿大盘羊(*Ovis canadensis*)的出现概率, 检验之后将加拿大盘羊的分布拟合为半正态分布和风险率分布函数。目前有专门的软件DISTANCE (R Distance 0.9.7)来实现种群模型估算, 该软件中就有这4种分布概率函数可供选择 (Rönnegård et al, 2008; Miller et al,

2019)。

距离取样法模型的假设是: (1)目标的分布假设 $g(x)$ 已知, 如上述4种分布。在研究区随机设置和观察足够多的横断面, 才能拟合为已知的分布, 估算结果才能正确; (2)出现在样线上的目标一定能够被观测到, 即 $g(0) = 1$ 。若 $g(0) < 1$, 也就是说如果不能保证出现在样线上的所有目标都被观测到, 种群密度可能会被低估; (3)观测目标静止或在观察过程中呈静止的状态, 即呈现类似一个瞬间的“快照”

(snapshot); (4)观测目标与样线之间的距离能被准确测量; (5)每一次观测到目标的事件之间相互独立。因为距离取样法对这些假设有一定的宽容性, 轻度违反假设时结果偏差不是很大, 但中度或严重违反假设可能导致结果偏差相当大。为了遵守这些假设, 良好的样线设计尤为重要 (Marques et al, 2013)。

实现距离取样原理的关键是在满足模型假设的基础上尽可能准确地测得观测目标与样线之间的距离, 构建出概率函数。观测目标可以是直接目标——动物个体, 即通过人的视觉或红外相机观测动物个体与样线的距离; 也可以是间接目标——粪便或鸣叫声, 即通过人的视觉或拾音器观测间接目标与样线的距离, 计算间接目标的数量或者密度, 再转化成动物个体的数量或者密度。

1.1.2 以观测直接目标为数据来源

1.1.2.1 人视觉观测动物个体到样线的距离

该方法是利用驱车或者步行方式观察记录样线两侧一定范围内所见到的动物与样线的距离。驱车调查一般利用公路作为样线, 如Caro (1999)在坦桑尼亚西部的Katavi国家公园设置20条公路样线, 调查了10种有蹄类、11种食肉类、2种灵长类和2种小型兽类的种群数量; 步行调查的样线设计不受道路限制, 更加灵活, 可以设计成三角形或者“Z”字形等, 例如, Waltert等(2008)在坦桑尼亚的保护地(12,000 km²)均匀设置了87条三角形的样线, 每条边长1 km, 估算出依兰羚羊(*Taurotragus oryx*)的密度为0.19头/km², 非洲羚羊(*Kobus ellipsiprymnus*)为0.23头/km², 黑斑羚(*Aepyceros melampus*)为3.66头/km²。

设计样线需要确保动物的分布符合预定的假设。在上述样线设计类型中, 利用道路做样线容易违背第一个模型假设, 因为沿着道路、河流或海岸线布设, 动物有可能呈现相对这些特征的密度梯度, 导致估算结果出现偏差 (Marques et al, 2011)。尽管DISTANCE计算程序已考虑到将道路作为样线所带来的误差, 但是若景观中道路密度高, 误差仍不可避免 (McShea et al, 2011)。

调查时间宜选择兽类活动频繁的时间段, 例如, 草食动物通常在凌晨或者黄昏活动频繁, 其调查就多选择这两个时段进行。野外记录数据除了动物群体的数量以及相对观测者的距离和方向, 还包括

可能观测到的动物的年龄和性别, 这样甚至可以估算不同性别和年龄群体的数量 (Buckland et al, 2001)。

1.1.2.2 红外相机观测动物个体到样线的距离

用固定的红外相机观测动物到样线的距离 (Howe et al, 2017), 关键环节除了严格按照模型假设设置相机的空间位置, 就是要准确地判断出照片上的距离所代表的实际距离。Harris等(2020)在美国新墨西哥州的奇瓦瓦沙漠利用红外相机距离取样法估算加拿大盘羊种群密度的案例中, 展示了如何测定加拿大盘羊之间及它们和相机之间的距离。他们首先打印出所有拍摄到目标种的照片, 携带至野外相机拍摄处, 多人分别站在照片上所显示的加拿大盘羊的位置, 利用皮尺测定真实距离, 然后利用标志性的物体(岩石和植物等), 推算出所有目标与样线之间的距离。这样, 通过实际测量确定每一个相机的实际观测视野大小, 就能推算每一张照片上动物个体与相机的距离 (Hofmeester et al, 2017; Howe et al, 2017; Harris et al, 2020; Cappele et al, 2021)。

红外相机可以不沿着道路设置、可以长时间监测、对动物干扰小, 所以估算结果通常高于人沿着道路观测动物的估算结果, 如Roberts等(2006)估算美国佛罗里达某小岛(461 ha)上白尾鹿的种群数量时, 利用红外相机观测的估算结果为166头, 人沿着道路视觉观测的估算结果则为76头, 且两者差别显著 (Roberts et al, 2006)。

从目标种群种群密度的角度来看, 红外相机距离取样法更适合于常见种, 以便获得足够的拍摄率, 保证结果的准确性。例如在同样的相机设置方案下, 密度稍大的麦氏兜羚(*Cephalophus maxwellii*)估算结果比较准确, 而非常稀有的非洲森林象(*Loxodonta africana cyclotis*)的估算结果则很不准确, 达传统视觉距离取样的2倍之多 (Cappele et al, 2021)。从目标种空间分布的角度来看, 红外相机距离取样法更适合应用于分布均匀的物种 (Bessone et al, 2020)。

1.1.2.3 结合移动数据的距离取样法

利用人的视觉观测或者红外相机观测, 所观察到个体的分布概率由个体和观测点之间的距离决定, 而该距离是某个瞬时的静止的“快照”, 公式(2)中的观测函数就是根据这种“快照”建立的, 这是距

离取样法理论的核心。但事实上,动物是移动的,只有当动物的移动速度小于观测者移动速度的一半时,才能保证不产生误差,否则就存在个体移出观测范围再移进观测范围而被重复计数的可能,最终高估种群数量。为了解决这一问题,Glennie等(2021)将卫星跟踪定位数据与传统的固定点距离取样数据相结合来估算种群数量,也就是考虑了动物的运动,相当于加入了一个时间的维度,成为空间直观模型,实现该原理的具体模型目前有结合移动数据的距离取样法(movement with distance sampling model, MDS)。MDS模型研究案例极少,仅Glennie等(2021)将其应用于斑点原海豚(*Stenella attenuata*)种群的数量估算,结果显示,与人乘船沿着样线行驶观测而没有跟踪海豚运动轨迹的研究结果相比,在变异系数相似的情况下,MDS的估算结果降低了21%。该研究还提示:即使海豚的移动速度比船慢,在观测期间移动的距离也大于样线两侧观测范围的宽度,仅依赖相对运动速度还是存在一定的问题(Glennie et al, 2021)。

结合移动数据的距离取样法将极大地克服原来静态取样无法克服的理论弱点,推动距离取样法的重大理论进步,成为距离取样法向更加严谨精准的目标前进的重要新途径。

1.1.3 以观测间接目标为数据来源

1.1.3.1 观测动物粪便到样线的距离

粪便距离取样是调查者沿着取样路线计数一定范围内(通常是米级)的粪便数量。动物粪便是间接的观测目标,在距离取样基本原理模型计算出粪便数量后,还需要将其转化为个体数量。其计算过程相对复杂一些,但非常适合于警觉、隐蔽的目标种,多用于草食动物,尤其以鹿科动物居多。

首先计算间接观测目标即粪便的密度($\hat{D}_p$)(堆/km²),计算公式为:

$$\hat{D}_p = \frac{n}{2L \int_0^w g(x) dx} \quad (3)$$

之后再 将粪便密度转换成动物种群的密度($\hat{D}$)(个/km²),计算公式为:

$$\hat{D} = \frac{\hat{G}}{\hat{s} \cdot r} = \frac{\hat{D}_p}{r \cdot s} \quad (4)$$

式中, $\hat{G}$ 是每天每平方公里范围内新排粪便的堆数,

$\hat{r}$ 是动物粪便的分解速率,即从排出到最终分解时的天数, $\hat{s}$ 是排便率,即每天每个动物个体的排便堆数。粪便的分解速率需要通过分解实验研究获得,即通过每隔一定时间观察动物粪便的分解状况来估算粪便分解时间(Marques et al, 2001)。粪便分解速率研究在欧洲相对较多,如在葡萄牙的针叶林中马鹿(*Cervus elaphus*)粪便的分解速率为520 ± 82 d (Alves et al, 2013); 苏格兰地区欧洲狍(*Capreolus capreolus*)粪便的分解速率为260 ± 25 d, 在开放生境中梅花鹿(*Cervus nippon*)粪便的分解速率为137–174 d (Marques et al, 2001)等。

观测粪便方法与人视觉观测个体方法在现代技术发展起来之前都为估算物种种群数量做出了重要贡献。两种方法技术实施相对容易,比较广泛地应用于需要常年监测的区域,所积累的个体数量及粪便调查的历史数据已经成为如今研究种群动态及其与资源环境关系时最宝贵、最重要的基础数据(Buckland et al, 2001; Rönnegård et al, 2008; Harris et al, 2020)。两者相比,观测粪便方法对模型假设的敏感度更低,相同情况下更加精确。例如,Anderson等(2013)于2007–2008年在芝加哥北部、伊利诺斯州的中东部和南部三个研究区利用距离取样法估算了白尾鹿的种群密度,人视觉观测个体的估算结果为18.3–25.2、4.4–18.1和19.0头/km²,高于观测粪便的估算结果(6.1–12.7、11.2–15.8和15.4头/km²),原因是观测个体沿着道路进行观测,道路上残留的冬季除冰盐吸引了白尾鹿,从而容易违背距离取样的第一个假设,并且,若景观中道路越多,吸引力则越大,结果偏高就越多。

1.1.3.2 观测鸣叫声到样点的距离

利用拾音器阵列(vocalization array)收集目标种的鸣叫声并进行处理分析,为被动声学监测(passive acoustic monitoring, PAM)。根据声学原理可以确定样点到发出鸣叫个体的距离,构建鸣叫声的分布概率函数,就可以利用距离取样法估算种群数量。计算公式为:

$$\hat{D} = \frac{n_u(1 - \hat{f}_p)}{a_c \hat{p} T \hat{r}} \quad (5)$$

其中, a_c 是覆盖区域的面积, $\hat{r}$ 是所估计的鸣叫率(以每小时的鸣叫声数为单位), $\hat{p}$ 是在区域 a_c 内发出的鸣叫声被检测到的概率, T 为观测的时间长度,

$\hat{f}_p$ 是所估计的假阳性比例(没有鸣叫声但由于某种原因被记录成鸣叫声的概率)。 n_u 是检测到的鸣叫声的数量, $\hat{D}$ 是换算出的动物数量。Marques等(2011, 2013)利用该模型公式估算了白令海(Bering Sea)中日本露脊鲸(*Eubalaena japonica*)的种群密度。

这种方法目前多应用于水生哺乳动物, 较少应用于陆生哺乳动物(Stevenson et al, 2015; Rhinehart et al, 2020)。陆生哺乳动物主要应用于灵长类, 因为灵长类的鸣叫声传得远, 比较容易收集到, 同时, 它们的栖息地地形复杂、森林茂密, 直接观测或者红外相机观测难度很大。应用于灵长类时, 一般需要3个拾音器, 并根据物种的活动范围确定它们之间的距离。例如Paddock等(2020)在坦桑尼亚乌德宗瓦山脉调查白眉猴(*Cercocebus sanjei*)时, 拾音器之间的距离大约200 m, 若鸣叫声的时间间隔小于30 min、空间间隔小于300 m则被视为同一个群体所发出的鸣叫。也可以采用指向性拾音器阵列判断方向、强度和距离(钟恩主等, 2021)。

声学距离取样的优点在于能够无损伤、无接触地监测到更大时空范围内鸣叫的动物个体, 比人工观测或红外相机观测方法投入产出比更高(Ribeiro et al, 2017; Wrege et al, 2017)。如与红外相机相比, 免去了长途跋涉安装和定期维护相机的投入, 该优点也同样适用于后面将要论述到的声学标志重捕法。

1.2 标志重捕法

1.2.1 基本原理模型

封闭种群的非空间标志重捕模型是标志重捕法最基本的原理模型, 公式为:

$$\hat{N} = \frac{C}{\hat{p}} \quad (6)$$

式中, $\hat{N}$ 是种群数量, C 是计数的个体数量, $\hat{p}$ 是观测概率。当两次取样的时候, $\hat{p}$ 表示两次共同捕获的个体数与第二次捕获的个体数的比值。

概率为:

$$\hat{P}(n_1, n_2, m_2 | N, p) = \frac{N!}{m_2!(n_1 - m_2)!(n_2 - m_2)!(N - n_1 - n_2 + m_2)!} \times p^{n_1+n_2} (1-p)^{2N-n_1-n_2} \quad (7)$$

当实施的重捕次数为 k 次时, 概率如下:

$$\hat{P}(\{x_\omega\} | N, p) = \frac{N!}{[\omega x_\omega]! (N - M_{K+1})!} p^n (1-p)^{KN-n} \quad (8)$$

$$n = \sum_{j=1}^K n_j \quad (9)$$

式中, x_ω 是在每次捕获事件 ω 中被捕获的个体数量, M_{K+1} 是整个研究中被捕获的标志个体的数量。例如, 在三次重捕的情况下, $\omega = \{(0, 0, 1), (0, 1, 0), (0, 0, 1), \dots (1, 1, 1)\}$, 0和1分别表示未被捕获和被捕获。

该模型的假设是: (1)种群封闭; (2)在每一次捕获中, 每个个体的捕获概率都相同。如果该假设不成立, 即捕获率不相等, 被捕获的个体倾向于更加容易被捕获到, 则观测概率被高估, 动物密度将会被低估。后来以此为基础发展出适用于开放种群的模型, 一定程度上解决了捕获率不相等的问题(McDonald & Amstrup, 2001)。

利用非空间标志重捕法估算种群密度具有不确定性, 即, 估算密度需要种群数量除以有效取样面积(effective sampling area), 但目前既没有可靠的理论也没有可靠的算法来确定有效面积。最常用的是计算平均最大重捕距离(median maximum recapture distance, MMRD), 将该距离的平均值作为样线缓冲区的宽度值, 再将样线缓冲区的面积之和作为有效取样面积。而这恰恰成为非空间标志重捕法的主要误差来源, 即, 如果取样面积小于家域面积, 将低估有效取样面积, 从而高估种群密度(Wilson & Anderson, 1985; Parmenter et al, 2003; Brinkman et al, 2011; Ivan et al, 2013; Brazeal et al, 2017)。

在深入研究如何确定有效取样面积的同时, 学者们开始试图估算密度的空间异质性分布, 逐渐发展出空间标志重捕方法(spatial capture-recapture, SCR)。SCR最基本的原理是利用动物活动范围中心的空间分布与样点也就是捕获点之间的关系确定捕获概率, 估算活动中心的密度(Efford & Fewster, 2013), 该活动范围(scale of movement)成为该模型的重要参数, 这样就有效地改进了捕获概率不相等的问题, 并考虑到了 $g(0) < 1$ 的情况。例如Brazeal等(2017)在美国加利福尼亚某区域, 利用粪便DNA为

数据源,采用SCR模型估算了2013年和2014年白尾鹿种群密度,结果分别为5.0 (2.3–7.8)头/km²和5.1 (3.1–7.2)头/km²,而非空间模型估算的结果较之偏高60%,还是因为利用MMRD做为样线缓冲区的宽度从而低估了种群的有效面积。目前普遍认为空间的比非空间的标志重捕法更具优势。

1.2.2 3种数据来源的标志重捕法

直接标志重捕个体的方法仅在种群数量研究的早期使用过,因实施难度大,估算结果误差大,目前已不再使用。本文介绍红外相机、粪便DNA和声学3种数据来源的标志重捕法。

1.2.2.1 利用DNA数据的标志重捕法

动物DNA的微卫星技术可以准确识别出个体,为实现标志重捕法提供了有力的技术支撑。DNA样品的来源主要为粪便和毛发(Dreher et al, 2007; Rehnus & Bollmann, 2016)。获取粪便和毛发样品不需要接触个体,非常适合应用于栖息在森林中、警觉、不易为人类观察到的兽类种群。其中,利用粪便DNA样品的研究很多(Flagstad et al, 2004; Maudet et al, 2004; Bellemain et al, 2005; Marucco et al, 2011),例如仅鹿科动物就研究了马鹿(Valière et al, 2007)、黑尾鹿(*Odocoileus hemionus sitkensis*) (Brinkman et al, 2011; Brazeal et al, 2017)、欧洲狍(Ebert et al, 2012)、驯鹿(*Rangifer tarandus*) (Hettinga et al, 2012)、白尾鹿(Goode et al, 2014)等;利用毛发的案例多以棕熊(*Ursus arctos*) (Mowat & Strobeck, 2000; Wirsing et al, 2020)和美国黑熊(*U. americanus*)等为目标种(Settlage et al, 2008; Azad et al, 2019)。

粪便DNA数据可以实现非空间的和空间的标志重捕估算,前者一般先沿着动物的足迹进行第一次调查取样,这样可以增加粪便的遇见率,并将第一次的轨迹作为重复采样的样线,代表性工作如Brinkman等(2011)的研究;后者一般系统、规则地设计样线(Russell et al, 2012),如Goode等(2014)设计的1 km × 1 km的网格,在样线上几次重复采集白尾鹿的粪便,通过DNA微卫星技术识别出个体,估算出种群密度。因毛发一般由固定的采集器采集,故利用毛发样品的种群数量估算多符合空间标志重捕模型的数据要求(Azad et al, 2019)。

1.2.2.2 利用红外相机数据的标志重捕法

利用红外相机照片的数据可以实现空间的或

非空间的标志重捕估算:依据动物体表独特的特征,例如条纹或伤疤,识别出个体,构建标志重捕历史。大多数案例都利用封闭种群的空间标志重捕模型,同样遵循上述基本原理模型的两个假设:首先,种群是封闭种群,例如,在Niokolo-Koba国家公园, Kane等(2015)估算出在2013年2–4月间西非狮(*Panthera leo*)的封闭种群的密度为3.02头/100 km² (1.72–5.57);其次,个体的重捕概率相同,利用红外相机空间标志重捕模型时,估算结果与重捕率密切相关,而重捕率又和相机位置密切相关,即要求相机位置绝对随机,若在目标种频繁往来的路径上或频繁出入的地方设置相机,估算结果的误差会增大(Carter et al, 2019)。

值得一提的是, DNA数据的最大优势是可精准识别个体,这恰恰是红外相机数据的薄弱之处:很多物种没有可供识别的明显特征,即使有这些特征,照片的方位、角度和清晰度也强烈影响识别结果,成为利用红外相机数据实现标志重捕原理的最大挑战。为此,学者们发展了不需要识别个体的标志重捕模型(unmarked capture and recapture),例如,在坦桑尼亚的Serengeti国家公园,利用非识别个体的空间标志重捕模型估算干旱和湿润季节美洲豹(*Panthera pardus*)的种群密度分别为5.41 (2.23–9.26)和5.72 (2.44–9.55)头/100 km² (Allen et al, 2020)。非识别个体的标志重捕法有多种模型(Whittington et al, 2018),例如,通过相机阵列所观测到动物的时间和位置来估算密度,即利用动物活动范围中心的数量和分布来估算,分布函数是活动范围中心和相机之间的距离函数,随着两者之间的距离增加,被观测到的概率减小。如Evans和Rittenhouse (2018)利用非识别个体的标志重捕模型估算了美国黑熊的种群密度,与识别个体的标志重捕相比,差别在0.6%范围内,说明非识别个体的标志重捕模型可行。这样,能够识别出个体的物种可采用空间标志重捕模型,例如澳洲野犬(*Canis familiaris*)和流浪猫(feral cats),否则,可采用非识别个体的标志重捕模型,例如红狐狸(*Vulpes vulpes*),两种模型的模拟结果都较为准确(Forsyth et al, 2019)。最近,还发展出半识别个体模型,如“random thinning” SCR模型(Jiménez et al, 2021)。

如果说从非空间到空间是标志重捕模型的重要进步,那么,非识别个体标志重捕法的出现则又

是一个重要进步。这一为克服红外相机薄弱点发展出的非识别个体模型又恰恰成为红外相机标志重捕独具的模型, 优势在于: 首先, 不要求相机位置随机, 仅要求相机阵列能够同时观测到同一个体即可; 其次, 该方法有明确的取样面积。缺点在于: 对模型假设比较敏感, 计算量大, 通常不如识别个体的标志重捕模型的结果精确(Chandler & Royle, 2013; Forsyth et al, 2019)。

红外相机数据和DNA数据可以联合使用, 以便优势互补。利用红外相机照片能识别出个体的年龄, 但红外相机不一定能够拍摄到所有年龄的动物, 因为动物幼崽通常被隐匿或者限制在一定范围活动; 利用粪便DNA法可以采集到幼崽的DNA样品, 且微卫星技术能够辨识出这些个体, 但不能识别出个体的年龄。若是将红外相机数据和DNA数据的标志重捕估算结果相比较, 通常红外相机数据的估算结果就会较低, 如在蒙古国的戈壁荒漠(Gobi Desert)上估算雪豹(*Panthera uncia*)的密度, 利用红外相机数据估算的结果是1.5头/100 km², 利用粪便DNA数据估算的结果是4.9–5.9头/100 km²。因此, 可以采用相机识别个体的年龄, 同时采用粪便辨识个体, 能提高种群密度估算的准确性, 甚至能够估算出不同性别和年龄群体的数量(Furnas et al, 2018)。

1.2.2.3 利用声音数据的标志重捕法

声学监测能够识别出个体, 并测算出鸣叫声的空间位置, 可以实现非空间的和空间的标志重捕法。重捕鸣叫声而非现实中的动物个体为标志重捕研究提供了新的途径(Efford et al, 2009)。该方法的优点在于: 捕获鸣叫声比捕获动物个体更容易, 不影响和伤害动物, 外业成本随着监测时间增长而逐渐降低, 不再利用其活动范围中心而是其鸣叫声的确切位置来估算数量。更重要的是, 动物个体陷入现实的笼捕后就不会再被其他笼捕重捕, 而鸣叫声被一个拾声器捕获后, 并不影响被其他拾声器捕获, 有望实现只有一个重捕周期的标志重捕法估算(Marques et al, 2013)。缺点在于: 利用标记重捕模型估算出的声音密度需要转化成动物个体的密度, 需要获得声音来源数量(estimated sound source abundance)和时间以及声音产生的频率, 还需要物种个体及种群的特征, 包括个体能发出的鸣叫次数以及群体中发出鸣叫的个体的比例, 获取这些参数都有一定的困难(Marques et al, 2013)。

与DNA和红外相机数据相比, 利用声音数据的标记重捕法所需模型参数相对较多, 声音密度和动物密度之间转换复杂, 目前案例还比较少, 目标种有鸟类、水生和陆生哺乳类, 陆生哺乳类主要是灵长类(Kidney et al, 2016; Vu et al, 2018)。

1.3 基于遇见率法

1.3.1 基本原理模型

基于遇见率的方法是利用动物与某一固定点的遇见率来估算种群数量, 避免了识别个体的过程, 目前只能利用红外相机数据实现。该基本模型和后面将要介绍的3个模型都是致力于观测到出现在相机中的个体即可, 不需要测算与红外相机之间的距离, 从而区别于距离取样法。

该估算原理的基础模型是随机遇见模型(random encounter model, REM) (Rowcliffe et al, 2008), 公式为:

$$D = \frac{y}{t} \cdot \frac{\pi}{vr(2 + \theta)} \quad (10)$$

该模型涉及到两类参数, 一类是动物特征参数, 包括动物移动速度 v 以及动物和相机的遇见率(拍摄到即为遇见), 该遇见率用动物的数量(y , 也就是照片数量)及监测时间 t 之比来表示; 另一类是相机监测视野特征(detection viewshed)参数, 包括相机拍摄距离 r 和相机拍摄的最大角度 θ 。该模型有3个假设: 相机相对动物必须随机、取样范围内种群封闭、每个个体的移动相对独立(Rowcliffe et al, 2008)。其中相机位置要求极为严格, 必须绝对随机, 不能在任何动物出现频率高的地方设置, 例如在常利用的路径上等。为了解决这个问题, 最近发展出了使用修正参数进行修正的模型(Garrote et al, 2021)。

REM模型被认为是在不能识别个体情况下的有效方法, 例如Marcon等(2020)采用该模型估算某军事围栏(20 ha)内封闭的黇鹿(*Dama dama*)种群的密度, 估算结果比真实值(> 600头/km²)低28%, 证明REM模型用来估算未标记个体的种群数量很有效。Pettigrew等(2021)估算了加拿大魁北克Forillon国家公园内美国黑熊的种群数量, DNA标志重捕法的估算结果是2.87头/10 km², 遇见率模型结果是4.06–5.38头/10 km², 两者没有显著差别。

随机遇见模型的优势是有明确的种群面积(collective viewshed of cameras), 可直接估算密度。该模型的重要参数是动物平均运动速度, 若该速度

被低估, 密度可能被高估, 成为重要的误差来源 (Pettigrew et al, 2021)。获取该速度最为理想的方法是利用卫星跟踪动物的定位数据来计算。

1.3.2 随机遇见和停留时间模型

为了解决上述动物运动速度难以获得的问题, Nakashima等(2018)提出了随机遇见和停留时间模型(random encounter and staying time model, REST), 利用动物在相机视域内的停留时间估算种群数量, 即, 停留时间越长, 移动速度越慢, 需要利用红外相机的视频片段而非照片数据来计算。公式为:

$$D = \frac{E(Y) \times E(T)}{sH} \quad (11)$$

式中, D 是估算的密度, $E(Y)$ 是观测期间相机拍摄到动物的平均数量, $E(T)$ 是动物在观测面积内的停留时间, s 是观测面积, H 是观测时长。除了遵守REM模型的3个假设, 该模型还有另外4个假设: (1)相机必须拍摄到所有进入相机视野的动物; (2)拍摄到动物是相互独立的事件; (3)观察到的停留时间的分布必须代表动物移动的分布情况; (4)所观察到的停留时间需要符合某一特定的参数分布。Nakashima等(2020)应用REST模型估算非洲加蓬的4种鹿种群的数量时, 设置了17条长度为1 km或2 km的随机样线, 每隔200 m放置红外相机, 来满足模型假设。

1.3.3 时间-事件模型和空间-事件模型

“事件”指的是“相遇事件”, 即“动物在相机中出现”。时间-事件模型(time-to-event model, TTE)的原理是种群密度高则遇见率高, 拍摄到动物的时间间隔短(Moeller et al, 2018), 两者之间的关系为 $TTE \sim \text{Exp}(\lambda)$, λ 是每个相机视野范围内的动物密度, TTE是直到动物出现在相机中所经历的时间段(period)的数量, 一个时间段被定义为动物以种群的平均移动速度移动时在相机视野里停留的时间。例如, 种群的平均移动速度是10 m/min, 相机的视野是10 m宽, 则一个时间段是1 min。如果动物在第一个时间段内出现, TTE为1, 在第三个时间段内出现, TTE为3。空间-事件模型(space-to-event model, STE)是将时间替换成空间, 两者之间的关系为 $STE \sim \text{Exp}(\lambda)$, STE是动物出现之前在一个点上随机被拍摄到的相机视野的数量, 只需要独立的照片, 不需要视频数据, 也不需要动物移动速度参数。TTE模型和STE模型都遵循REM模型的3个假设, 尤其要严格遵守

第一个假设: 相机位置随机, 即相机位置的随机性是该类模型的最大误差来源(Loonam et al, 2021)。

TTE模型和STE模型相比较, 前者需要测算出动物的移动速度而后者不需要, 但前者的精确性和稳定性要优于后者。Loonam等(2021)将TTE模型和STE模型分别与粪便DNA标志重捕模型相比, 发现TTE模型比STE模型估算结果更精准, 年际变化更稳定; 再将两者分别与REM模型比较, 也是TTE模型更精确更稳定。Moeller等(2018)利用TTE模型和STE模型估算了爱达华州某区域的马鹿种群密度, 结果显示前者对目标种的运动速率更敏感, 而后者因不需要运动速度, 不会因此产生误差。

1.4 遥感影像直接计数法

最近十几年来, 利用高分辨率卫星遥感影像(very high-resolution satellite imagery, VHR, 分辨率 < 1 m)或者航拍影像(有人驾驶或无人飞行器)直接计数动物数量的方法逐渐发展起来。应用该方法的限制条件较多, 一般要求: 动物所处的生境开放、个体不隐藏; 目标种的个体足够大, 一般大于0.6 m; 和周围景观的颜色反差大, 与其他目标例如岩石能相互区别; 最好生活于特定生境或特定时间; 最好营居群生活(LaRue et al, 2017)。也正是由于这些限制条件, 目前案例相对较少。

目前所利用的高分辨率遥感影像的分辨率为0.31–0.65 m, 可以满足一般大型甚至中型兽类的估算要求, 如非洲象(*Loxodonta africana*) (Duporge et al, 2021)、北极熊(*Ursus maritimus*)、角马(*Connochaetes taurinus*)、布氏斑马(*Equus quagga burchellii*)、瞪羚(*Eudorcas thomsonii*)等, 最高分辨率的商业数据是world-view 3和world-view 4影像数据, 分辨率为0.31 m; 航拍数据的分辨率更高, 为0.05–0.25 m, 可以分辨出更多的物种, 例如帝王企鵝(*Aptenodytes forsteri*)等(Yang et al, 2014; Hollings et al, 2018)。

利用遥感影像计数动物数量的关键技术是个体识别, 属于遥感学研究的范畴。目前的识别方法及特点如下(Hollings et al, 2018): (1)人工目视识别计数法比较耗时耗力。(2)影像分离法(image segmentation)依据给定的像元阈值来区别出目标种和周围的环境, 要求目标种和背景有足够的对比度, 例如Trathan (2004)利用航拍遥感影像, 采用阈值将

马可罗尼企鵝(*Eudyptes chrysolophus*)个体分离出来。(3)监督识别是利用已知的光谱信息算法训练影像,更多地依赖于训练者的经验以及光谱的区别程度,至目前为止,该方法的估算结果并不理想,例如,LaRue等(2014)利用该方法分辨北极熊,将上千个非北极熊目标识别成了北极熊。(4)非监督识别的识别概率比较高,但是和人工识别相比,还存在估算结果过高的情况。(5)利用多期影像判读个体,能根据动物移动、其他干扰物体静止的特征来减少误差。例如Oishi和Matsunaga (2014)采用重叠面积为0.6 km²的两期影像,识别出6头牲畜中的5个以及1头鹿,甚至行走的人也可以从2,100个相似目标种中被识别出来。关于这些遥感识别的具体方法及案例可参考Hollings等(2018)。

遥感影像直接计数法是一种“全景”式计数法,在遥感技术判断准确的前提下,该方法有一定优势,例如Preston等(2021)在美国的Monocacy National Battlefield内,利用无人机拍摄影像估算白尾鹿种群密度为19.7 ± 0.5头/km²,利用同步的地面步行调查结果6.4 ± 4.9头/km²,认为步行调查低估了种群数量。尽管利用直接计数法估算种群数量尚存挑战,但仍极具前景。

2 我国大中型兽类种群数量估算的发展趋势

2.1 发展历史和现状

我国在20世纪80年代开始研究大中型兽类的种群数量,常用的方法是沿着样线调查足迹(或其他痕迹)或者足迹链的数量,根据痕迹数量和动物数量的关系来估测种群数量。至今,已利用该方法调查和估算了很多物种的种群数量,例如,食肉目中的东北虎(*Panthera tigris sibirica*) (蒋志刚等, 2001; 张常智等, 2012)、华南虎(*P. tigris amoyensis*) (黄祥云等, 2003)、雪豹(徐峰等, 2011; 马鸣等, 2011)、美国黑熊、棕熊(朴正吉等, 2011)以及大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*),尤其针对大熊猫完成了4次大规模的数量调查,并发展了针对该物种独特的调查方法——距离-咬节法(胡杰等, 2000; 刘盼盼等, 2015; 史雪威等, 2016; 郑睿等, 2016); 灵长目中有叶猴(*Trachypithecus francoisi*) (邓怀庆和周江, 2018)、猕猴(*Macaca mulatta*) (赵海涛等, 2015; 楚原梦冉等, 2019)、黔金丝猴(*Rhinopithecus brelichi*) (郭艳清等, 2017)等; 有蹄类中有马鹿、驼鹿(冯海

潼, 1981; 陈华豪, 1989; 朴仁珠等, 1995a, b)、新疆北山羊(*Capra ibex*) (Xu et al, 2007)、普氏原羚(*Procapra przewalskii*) (叶润蓉等, 2006)、岩羊(*Pseudois nayaur*) (刘振生等, 2007)、马可波罗盘羊(*Ovis ammon polii*) (陈强强等, 2018)、中华鬣羚(*Capricornis milneedwardsii*) (陈永春等, 2013)、羚牛(*Budorcas taxicolor*) (曾治高等, 1998)、野猪(*Sus scrofa*)等(周绍春等, 2010)。这些工作都极大地推进了我国大中型兽类种群数量的研究。

除了痕迹调查方法,利用4大类方法的研究也取得了重要进展:

(1)距离取样方法中,直接观测动物个体的案例包括卡拉麦里山有蹄类自然保护区的蒙古野驴(*Equus hemionus*)和鹅喉羚(*Gazella subgutturosa sairensis*) (初红军等, 2009)、江苏盐城沿海滩涂地区的獐(*Hydropotes inermis*) (滕丽微, 2007)、岩羊和北山羊(王君等, 2012)等种群数量的估算; 利用粪便调查估算种群数量的研究从20世纪80年代中期开始陆续出现,目标种有林麝(*Moschus berezovskii*)、马麝(*M. chrysogaster*)和水鹿(*Rusa unicolor*)等,为进一步结合粪便的分解速率和空间分布概率从而利用粪便距离取样法估算种群数量奠定了非常重要的基础(王会志和盛和林, 1988; 魏辅文等, 1995; 胡忠军等, 2007; 姚刚等, 2017; 王静等, 2020); 利用红外相机的距离取样法暂无案例; 利用声音的距离取样法虽暂无案例,但在哀牢山国家级自然保护区实现了对灵长目西黑冠长臂猿(*Nomascus concolor*)种群的声音监测(钟恩主等, 2021),为发展该方法奠定了重要基础。

(2)在标志重捕法中,利用红外相机标志重捕模型估算了吉林省汪清自然保护区东北豹(*Panthera pardus orientalis*) (孔维尧等, 2019)、青城山森林公园的外来家猫(肖文宏等, 2019)和祁连山的雪豹(Alexander, 2015)的种群数量; 利用DNA标志重捕案例都采用粪便样品的非空间标志重捕法,估算了大熊猫(Zhan et al, 2006)、东北地区的马鹿、西伯利亚豹(*Capreolus pygargus*)、新疆的天山马鹿和云南的亚洲象(*Elephas maximus*) (田新民和张明海, 2010; 何长欢等, 2015; Dou et al, 2016; Hu et al, 2018; Li et al, 2020)、古田山的小鹿(*Muntiacus reevesi*) (余建平等, 2017)、四川省石渠县的藏狐(*Vulpes*

ferrilata)^①的种群数量;利用声音标志重捕法也具备了声音监测的基础(钟恩主等, 2021), 有待进一步展开研究。

(3)基于遇见率法已有案例(肖治术等, 2014), 王姣(2020)^②利用REM模型估算了陕西铁桥山自然保护区华北豹(*Panthera pardus fontanierii*)种群的数量等。

(4)利用遥感影像直接计数种群数量的研究也已展开, 利用无人机航拍数据估算了黄河源玛多县的藏野驴(*Equus kiang*)、藏原羚(*Procapra picticaudata*)和岩羊等兽类的种群数量(郭兴健等, 2019); 利用高分辨率遥感影像估算了南极企鹅的数量(冀明等, 2019)。

2.2 发展的趋势和优势

2.2.1 充分发掘已有的红外相机数据

我国目前拥有一个种群数量估算的优势数据来源——红外相机数据。我国的红外相机监测工作在20世纪90年代开始发展, 2014年制定了初步的监测规范, 之后迅速发展, 至今, 监测体系和规范基本成熟, 很多保护区都构建了完善的监测网络(肖治术等, 2014; 李晟等, 2020; 万雅琼等, 2020; 王天明等, 2020), 积累了大量数据, 同时, 还研究了很多物种的相对丰富度及活动的时空特征, 如仅《生物多样性》期刊中利用“红外相机”关键词检索, 就可检索到100篇文章(检索时间2020年8月10日)。大量数据可以为种群数量的研究提供主要数据来源, 相对丰富度等研究结果可以为种群数量研究提供重要参考(Keever et al, 2017)。

根据上述种群数量研究框架(表1), 所积累的红外相机数据被深度发掘后, 可以实现3种估算原理: 距离取样原理、标志重捕原理和基于遇见率原理。如果目标种有可供识别的显著特征如条纹或者斑点, 则识别个体, 并构建重捕模型进行估算(Alexander, 2015; Tang et al, 2019; 肖文宏等, 2019); 如果动物个体难以识别, 距离取样法和基于遇见率的算法原理都可以考虑, 其中4种遇见率模型都可以尝试, 并可以同时通过卫星定位追踪等方法计算

目标种的运动速度, 尽量避免借用其他研究区的运动特征数据, 以便获得更加精确的结果。

2.2.2 发展以粪便样品为数据来源的估算方法

获取粪便样品有一定的限制条件, 可针对适当的区域和目标种发展粪便数据来源的估算方法。例如在我国东北地区, 冬季雪地上大部分物种的粪便都可以被发现和采集; 而在南方地区, 则因目标种而异, 有些种类例如大熊猫的粪便比较容易被发现并识别, 有些种类如鹿科动物的粪便较小, 在茂密的丛林里很难被发现。

利用粪便距离取样法首先要考虑遇见粪便的概率(encounter probability), 做好前期探索, 通过实际野外作业摸索样线的设置, 确定是否可以利用该方法; 进一步, 需要研究粪便的分解速率, 国内目前研究尚少, 暂时只能参考相近自然条件下相近物种的粪便分解速率, 例如, 若针对西伯利亚豹, 较合适的参照物种是生活在欧洲相近纬度下的欧洲豹。但自然条件、动物的生理特征毕竟存在差异, 研究目标种在本研究区的粪便分解速率仍十分必要。

发展粪便DNA标志重捕法是必然趋势, 随着科技进步, 实验成本逐渐下降, 客观条件也越来越有利。现阶段研究需要逐渐覆盖更多的区域和物种, 同时, 发展空间行为学相关的基础内容研究, 包括家域及活动半径特征等, 为种群密度研究提供基础参数。

2.2.3 发展遥感影像直接计数法

获取遥感数据比获取地面调查数据更容易, 在目标种能够符合辨识条件的情况下, 利用遥感数据直接计数法比上述其他方法更容易实现, 可能成为我国估算开放生境下大中型兽类种群数量的一个发展途径, 甚至可以考虑作为优势发展途径。

2.3 估算方法的选择

面对上述多种研究方法, 研究者如何选择? 不少学者提出了筛选流程, 例如, Iijima (2020)提出逐层选择的流程, 筛选条件包括动物是否可以辨识, 种群是否封闭, 是否需要计算种群密度以及是否能够人工计数等。针对我国的现状, 需要考虑的因素的顺序可能有所不同, 更适合首先考虑数据来源, 采用遥感数据、红外相机还是粪便, 然后考虑其他要素。因此, 我们尝试在上述研究框架下, 构建出适合我国国情的选择流程, 仅供研究者参考(图1)。

① 刘楠 (2013) 基于粪便DNA技术与样线法的藏狐种群数量估计. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

② 王姣 (2020) 山西铁桥山华北豹(*Panthera pardus fontanierii*)猎物丰富度及其食物组成的季节差异研究. 硕士学位论文, 东北林业大学, 哈尔滨.

图1 大中型兽类种群数量估算方法选择流程图

Fig. 1 A guide to select methods estimating the population size of large and medium-sized mammals

3 结语

综上所述,用我们能够监测到的动物的分布和数量去估算不能全部监测到的动物数量是大中型兽类种群数量估算的核心,围绕这一核心目前已经发展出如前文所述的多种多样的方法。本文以估算原理、数据来源和估算模型3个要素归纳出简明的研究框架,将这些多种多样的方法置于其中,逐一予以论述。还尝试在研究框架下提出了我国目前条件下估算方法和模型的选择流程。首先,该框架和选择流程是开放的,所论述的研究方法都还在日新月异地发展,未来的新发展都可以逐渐纳入其中;其次,文章篇幅有限,不能详尽每种模型的公式、假设、具体计算方法和应用案例等,仅希望本框架及相关的参考文献,能够为研究者提供入门以及寻求更深层次研究的线索,以便快速定位适用于各自研究区和目标种的估算方法;最后,也因为该框架不能详尽各方面细节,期待各种方法和模型的

专题论述,为研究者提供更有针对性的参考。

ORCID

李月辉 <https://orcid.org/0000-0002-6476-868X>

参考文献

- Alexander JS (2015) Advancing Research and Conservation of Snow Leopards in the Qilianshan Mountains of China: Management and Methodological Implications. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [Alexander JS (2015) 中国祁连山雪豹研究与保护: 管理及方法应用. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]
- Allen ML, Wang SD, Olson LO, Li Q, Krofel M (2020) Counting cats for conservation: Seasonal estimates of leopard density and drivers of distribution in the Serengeti. *Biodiversity and Conservation*, 29, 3591–3608.
- Alves J, da Silva AA, Soares AMVM, Fonseca C (2013) Pellet group count methods to estimate red deer densities: Precision, potential accuracy and efficiency. *Mammalian Biology*, 78, 134–141.
- Anderson CW, Nielsen CK, Hester CM, Hubbard RD, Stroud

JK, Schaub EM (2013) Comparison of indirect and direct methods of distance sampling for estimating density of white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin*, 37, 146–154.

Azad S, McFadden K, Clark JD, Wactor T, Jachowski DS (2019) Applying spatially explicit capture-recapture models to estimate black bear density in South Carolina. *Wildlife Society Bulletin*, 43, 500–507.

Bellemain E, Swenson JE, Tallmon D, Brunberg S, Taberlet P (2005) Estimating population size of elusive animals with DNA from hunter-collected feces: Four methods for brown bears. *Conservation Biology*, 19, 150–161.

Bennett LJ, English PF, McCain R (1940) A study of deer populations by use of pellet-group counts. *Journal of Wildlife Management*, 4, 398–403.

Bessone M, Kühl HS, Hohmann G, Herbing I, N'Goran KP, Asanzi P, Da Costa PB, Dérozier V, Fotsing EDB, Beka BI, Iyomi MD, Iyatshi IB, Kafando P, Kambere MA, Moundzoho DB, Wanzalire MLK, Fruth B (2020) Drawn out of the shadows: Surveying secretive forest species with camera trap distance sampling. *Journal of Applied Ecology*, 57, 963–974.

Brazeal JL, Weist T, Sacks BN (2017) Noninvasive genetic spatial capture-recapture for estimating deer population abundance. *Journal of Wildlife Management*, 81, 629–640.

Brinkman TJ, Person DK, Chapin FS III, Smith W, Hundertmark KJ (2011) Estimating abundance of Sitka black-tailed deer using DNA from fecal pellets. *Journal of Wildlife Management*, 75, 232–242.

Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL (1993) *Distance Sampling*. Springer, Berlin.

Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L (2001) *Introduction to Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations*. Oxford University Press, Oxford.

Cappele N, Howe EJ, Boesch C, Kühl HS (2021) Estimating animal abundance and effort–precision relationship with camera trap distance sampling. *Ecosphere*, 12, e03299.

Caro TM (1999) Conservation monitoring: Estimating mammal densities in woodland habitats. *Animal Conservation*, 2, 305–315.

Carter A, Potts JM, Roshier DA (2019) Toward reliable population density estimates of partially marked populations using spatially explicit mark-resight methods. *Ecology and Evolution*, 9, 2131–2141.

Chandler RB, Royle JA (2013) Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations. *Annals of Applied Statistics*, 7, 936–954.

Chen HH (1989) Discussing some problems on ungulate population survey in China. *Chinese Wildlife*, (6), 17–21. (in Chinese) [陈华豪 (1989) 有蹄类数量调查方法的讨论. *野生动物*, (6), 17–21.]

Chen QQ, Li ML, Han F, Wang MY, Xu WX, Yang WK (2018) Population survey of *Ovis ammon polii* in Taxkorgan

Nature Reserve, Xinjiang. *Sichuan Journal of Zoology*, 37, 637–645. (in Chinese with English abstract) [陈强强, 李美玲, 韩芳, 汪沐阳, 徐文轩, 杨维康 (2018) 新疆塔什库尔干野生动物自然保护区马可波罗盘羊种群调查. *四川动物*, 37, 637–645.]

Chen YC, Xiao L, Li XY (2013) Preliminary study on the population abundance and distribution of Chinese serow (*Capricornis milneedwardsii*) at Baima Xueshan Reserve. *Chinese Journal of Wildlife*, 34, 253–255, 306. (in Chinese with English abstract) [陈永春, 肖林, 李学友 (2013) 白马雪山中华鬣羚种群数量和分布初步调查. *野生动物*, 34, 253–255, 306.]

Chu HJ, Jiang ZG, Ge Y, Jiang F, Tao YS, Wang C (2009) Population densities and number of khulan and goitred gazelle in Mt. Kalamaili Ungulate Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 17, 414–422. (in Chinese with English abstract) [初红军, 蒋志刚, 葛炎, 蒋峰, 陶永善, 王臣 (2009) 卡拉麦里山有蹄类自然保护区蒙古野驴和鹅喉羚种群密度和数量. *生物多样性*, 17, 414–422.]

Chu YMR, Zan QJ, Yang Q, Zhang P, Xu HL, Xu RL (2019) Population dynamic and viability analysis of rhesus macaque (*Macaca mulatta*) in Neilingding Nature Reserve, Guangdong Province. *Chinese Journal of Wildlife*, 40, 259–266. (in Chinese with English abstract) [楚原梦冉, 咎启杰, 杨琼, 张鹏, 徐华林, 徐润林 (2019) 广东内伶仃岛猕猴种群动态及种群生存力分析. *野生动物学报*, 40, 259–266.]

Côté SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 113–147.

Deng HQ, Zhou J (2018) The survey of population size, distribution and sleeping caves of Francois' langur (*Trachypithecus francoisi*) in Yezhong Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 420–425. (in Chinese with English abstract) [邓怀庆, 周江 (2018) 贵州野钟保护区黑叶猴种群数量、分布及夜宿洞穴调查. *兽类学报*, 38, 420–425.]

Dou HL, Yang HT, Feng LM, Mou P, Wang TM, Ge JP (2016) Estimating the population size and genetic diversity of Amur tigers in Northeast China. *PLoS ONE*, 11, e0154254.

Dreher BP, Winterstein SR, Scribner KT, Lukacs PM, Etter DR, Rosa GJM, Lopez VA, Libants S, Filcek KB (2007) Noninvasive estimation of black bear abundance incorporating genotyping errors and harvested bear. *Journal of Wildlife Management*, 71, 2684–2693.

Duporge I, Isupova O, Reece S, Macdonald DW, Wang TJ (2021) Using very-high-resolution satellite imagery and deep learning to detect and count African elephants in heterogeneous landscapes. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 7, 369–381.

Eberhardt L, Van Etten RC (1956) Evaluation of the pellet group count as a deer census method. *Journal of Wildlife Management*, 20, 70–74.

Ebert C, Sandrini J, Spielberger B, Thiele B, Hohmann U

- (2012) Non-invasive genetic approaches for estimation of ungulate population size: A study on roe deer (*Capreolus capreolus*) based on faeces. *Animal Biodiversity and Conservation*, 35, 267–275.
- Efford MG, Dawson DK, Borchers DL (2009) Population density estimated from locations of individuals on a passive detector array. *Ecology*, 90, 2676–2682.
- Efford MG, Fewster RM (2013) Estimating population size by spatially explicit capture-recapture. *Oikos*, 122, 918–928.
- Evans MJ, Rittenhouse TAG (2018) Evaluating spatially explicit density estimates of unmarked wildlife detected by remote cameras. *Journal of Applied Ecology*, 55, 2565–2574.
- Feng HT (1981) Investigation method of red deer footprint chain. *Chinese Journal of Wildlife*, (4), 33–34. (in Chinese) [冯海潼 (1981) 马鹿足迹链的调查方法. *野生动物*, (4), 33–34.]
- Flagstad Ø, Hedmark E, Landa A, Brøseth H, Persson J, Andersen R, Segerström P, Ellegren H (2004) Colonization history and noninvasive monitoring of a reestablished wolverine population. *Conservation Biology*, 18, 676–688.
- Forsyth DM, Ramsey DSL, Woodford LP (2019) Estimating abundances, densities, and interspecific associations in a carnivore community. *Journal of Wildlife Management*, 83, 1090–1102.
- Furnas BJ, Landers RH, Hill S, Itoga SS, Sacks BN (2018) Integrated modeling to estimate population size and composition of mule deer. *Journal of Wildlife Management*, 82, 1429–1441.
- Garrote G, Pérez de Ayala R, Álvarez A, Martín JM, Ruiz M, de Lillo S, Simón MA (2021) Improving the random encounter model method to estimate carnivore densities using data generated by conventional camera-trap design. *Oryx*, 55, 99–104.
- Glennie R, Buckland ST, Langrock R, Gerrodette T, Ballance LT, Chivers SJ, Scott MD (2021) Incorporating animal movement into distance sampling. *Journal of the American Statistical Association*, 9, 107–115.
- Goode MJ, Beaver JT, Muller LI, Clark JD, van Manen FT, Harper CA, Basinger PS (2014) Capture-recapture of white-tailed deer using DNA from fecal pellet groups. *Wildlife Biology*, 20, 270–278.
- Guo XJ, Shao QQ, Yang F, Li YZ, Wang YC, Wang DL (2019) Using UAV remote sensing for a population census of blue sheep (*Pseudois nayaur*) in Maduo County, source region of the Yellow River. *Journal of Natural Resources*, 34, 1054–1065. (in Chinese with English abstract) [郭兴健, 邵全琴, 杨帆, 李愈哲, 汪阳春, 王东亮 (2019) 无人机遥感调查黄河源玛多县岩羊数量及分布. *自然资源学报*, 34, 1054–1065.]
- Guo YQ, Zhou J, Song XH, Deng HQ, Qiu Y, Shi L, Zhou J (2017) The population of *Rhinopithecus brelichi* in Fanjingshan National Nature Reserve, Guizhou, China. *Acta Theriologica Sinica*, 37, 104–108. (in Chinese with English abstract) [郭艳清, 周俊, 宋先华, 邓怀庆, 邱阳, 石磊, 周江 (2017) 贵州省梵净山自然保护区黔金丝猴的种群数量. *兽类学报*, 37, 104–108.]
- Harris GM, Butler MJ, Stewart DR, Rominger EM, Ruhl CQ (2020) Accurate population estimation of Caprinae using camera traps and distance sampling. *Scientific Reports*, 10, 17729.
- He CH, Zhou Y, Wang LF, Zhang L (2015) Estimating population size and genetic diversity of Asian elephant in the Shangyong Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 23, 202–209. (in Chinese with English abstract) [何长欢, 周玉, 王利繁, 张立 (2015) 尚勇保护区亚洲象种群数量评估和遗传多样性分析. *生物多样性*, 23, 202–209.]
- Hettinga PN, Arnason AN, Manseau M, Cross D, Whaley K, Wilson PJ (2012) Estimating size and trend of the North Interlake woodland caribou population using fecal-DNA and capture-recapture models. *Journal of Wildlife Management*, 76, 1153–1164.
- Hofmeester TR, Rowcliffe JM, Jansen PA (2017) Quantifying availability of vertebrate hosts to ticks: A camera-trapping approach. *Frontiers in Veterinary Science*, 4, 115.
- Hollings T, Burgman M, van Andel M, Gilbert M, Robinson T, Robinson A (2018) How do you find the green sheep? A critical review of the use of remotely sensed imagery to detect and count animals. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 881–892.
- Howe EJ, Buckland ST, Després-Einspenner ML, Kühl HS (2017) Distance sampling with camera traps. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1558–1565.
- Hu HJ, Xing B, Yang M, Mpemba H, Lü ZH, Zhang MH (2018) Population and genetic diversity of Tibetan red deer based on fecal DNA. *Journal of Forestry Research*, 29, 227–232.
- Hu J, Hu JC, Qu ZB, Yang DL (2000) Population and age structure of giant panda in Huanglongsi Nature Reserve, Sichuan, China. *Zoological Research*, 21, 287–290. (in Chinese with English abstract) [胡杰, 胡锦矗, 屈植彪, 杨冬雷 (2000) 黄龙大熊猫种群数量及年龄结构调查. *动物学研究*, 21, 287–290.]
- Hu ZJ, Wang Y, Xue WJ, Jiang HR, Xu HF (2007) Population density of *Moschus berezovskii* in Zibaishan Nature Reserve of Feng County, Shaanxi. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 24(1), 65–71. (in Chinese with English abstract) [胡忠军, 王涓, 薛文杰, 姜海瑞, 徐宏发 (2007) 陕西紫柏山自然保护区林麝种群密度. *浙江林学院学报*, 24(1), 65–71.]
- Huang XY, Hu DF, Liu WS, Muntifer J (2003) Field survey on South China tigers and their habitat evaluation in Yihuang Provincial Reserve in Jiangxi Province. *Journal of Beijing Forestry University*, 25(4), 54–58. (in Chinese with English abstract) [黄祥云, 胡德夫, 刘伟石, Muntifer J (2003) 宜黄自然保护区华南虎野生种群调查及栖息地评

价. 北京林业大学学报, 25(4), 54–58.]

- Iijima H (2020) A review of wildlife abundance estimation models: Comparison of models for correct application. *Mammal Study*, 45, 177–188.
- Ivan JS, White GC, Shenk TM (2013) Using simulation to compare methods for estimating density from capture-recapture data. *Ecology*, 94, 817–826.
- Ji M, Zhang BG, Zhang YY, Li XL, Cheng X (2019) Sizing and trend analysis of penguin numbers in Antarctic from high resolution photography by unmanned aerial vehicles. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 55, 25–35. (in Chinese with English abstract) [冀明, 张宝钢, 张媛媛, 李香兰, 程晓 (2019) 南极企鵝数量识别及变化趋势分析——基于无人机航拍的高分辨率影像. 北京师范大学学报(自然科学版), 55, 25–35.]
- Jiang ZG, Li DQ, Wang ZW, Zhu SW, Wei WH (2001) Population structure of the Przewalski's gazelle around the Qinghai Lake, China. *Acta Zoologica Sinica*, 47, 158–162. (in Chinese with English abstract) [蒋志刚, 李迪强, 王祖望, 朱申武, 魏万红 (2001) 青海湖地区普氏原羚的种群结构. 动物学报, 47, 158–162.]
- Jiménez J, Augustine BC, Linden DW, Chandler RB, Royle JA (2021) Spatial capture-recapture with random thinning for unidentified encounters. *Ecology and Evolution*, 11, 1187–1198.
- Kane MD, Morin DJ, Kelly MJ (2015) Potential for camera-traps and spatial mark-resight models to improve monitoring of the critically endangered West African lion (*Panthera leo*). *Biodiversity and Conservation*, 24, 3527–3541.
- Keever AC, McGowan CP, Ditchkoff SS, Acker PK, Grand JB, Newbolt CH (2017) Efficacy of N-mixture models for surveying and monitoring white-tailed deer populations. *Mammal Research*, 62, 413–422.
- Kidney D, Rawson BM, Borchers DL, Stevenson BC, Marques TA, Thomas L (2016) An efficient acoustic density estimation method with human detectors applied to gibbons in Cambodia. *PLoS ONE*, 11, e0155066.
- Kong WY, Sun Q, Liu XX, Qu L, Wang FY, Yao MY, Zou HF (2019) Population dynamic of far eastern leopard (*Panthera pardus orientalis*) in Wangqing Nature Reserve based on infrared camera monitoring. *Scientia Silvae Sinicae*, 55, 188–196. (in Chinese with English abstract) [孔维尧, 孙权, 刘鑫鑫, 曲丽, 王福友, 姚明远, 邹红菲 (2019) 基于红外相机监测的汪清自然保护区东北豹种群动态. 林业科学, 55, 188–196.]
- LaRue MA, Lynch HJ, Lyver POB, Barton K, Ainley DG, Pollard A, Fraser WR, Ballard G (2014) A method for estimating colony sizes of Adélie penguins using remote sensing imagery. *Polar Biology*, 37, 507–517.
- LaRue MA, Stapleton S, Anderson M (2017) Feasibility of using high-resolution satellite imagery to assess vertebrate wildlife populations. *Conservation Biology*, 31, 213–220.
- Li S, McShea W, Wang DJ, Shen XL, Bu HL, Guan TP, Wang F, Gu XD, Zhang XF, Liao HH (2020) Construction progress of the camera-trapping network for the mountains of southwest China. *Biodiversity Science*, 28, 1049–1058. (in Chinese with English abstract) [李晟, McShea W, 王大军, 申小莉, 卜红亮, 官天培, 王放, 古晓东, 张晓峰, 廖灏泓 (2020) 西南山地红外相机监测网络建设进展. 生物多样性, 28, 1049–1058.]
- Li YH, Li NN, Chen L, Li YY, Xiong ZP, Hu YM (2020) Estimating abundance of Siberian roe deer using fecal-DNA capture-mark-recapture in Northeast China. *Animals*, 10, 1135.
- Liu PP, Dong X, Qin ZG, Pu CL, Yang HZ, Zhou CQ (2015) Investigations on the population quantity and distribution of the red panda in Tianquan County of Sichuan Province. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 36, 125–127, 85. (in Chinese with English abstract) [刘盼盼, 董鑫, 覃志刚, 蒲春林, 杨洪忠, 周材权 (2015) 四川天全县小熊猫种群数量及分布调查. 四川林业科技, 36, 125–127, 85.]
- Liu ZS, Wang XM, Li ZG, Zhai H, Hu TH (2007) Distribution and abundance of blue sheep in Helan Mountains, China. *Chinese Journal of Zoology*, 42(3), 1–8. (in Chinese with English abstract) [刘振生, 王小明, 李志刚, 翟昊, 胡天华 (2007) 贺兰山岩羊的数量与分布. 动物学杂志, 42(3), 1–8.]
- Loonam KE, Ausband DE, Lukacs PM, Mitchell MS, Robinson HS (2021) Estimating abundance of an unmarked, low-density species using cameras. *The Journal of Wildlife Management*, 85, 87–96.
- Ma M, Xu F, Munkhtsog B, Wu YQ, McCarthy T, McCarthy K (2011) Monitoring of population density of snow leopard in Xinjiang. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 27, 79–83. (in Chinese with English abstract) [马鸣, 徐峰, Munkhtsog B, 吴逸群, McCarthy T, McCarthy K (2011) 新疆雪豹种群密度监测方法探讨. 生态与农村环境学报, 27, 79–83.]
- Marcon A, Bongi P, Battocchio D, Apollonio M (2020) REM: Performance on a high-density fallow deer (*Dama dama*) population. *Mammal Research*, 65, 835–841.
- Marques FFC, Buckland ST, Goffin D, Dixon CE, Borchers DL, Mayle BA, Peace AJ (2001) Estimating deer abundance from line transect surveys of dung: Sika deer in southern Scotland. *Journal of Applied Ecology*, 38, 349–363.
- Marques TA, Munger L, Thomas L, Wiggins S, Hildebrand JA (2011) Estimating North Pacific right whale *Eubalaena japonica* density using passive acoustic cue counting. *Endangered Species Research*, 13, 163–172.
- Marques TA, Thomas L, Martin SW, Mellinger DK, Ward JA, Moretti DJ, Harris D, Tyack PL (2013) Estimating animal population density using passive acoustics. *Biological Reviews*, 88, 287–309.
- Marucco F, Boitani L, Pletscher DH, Schwartz MK (2011) Bridging the gaps between non-invasive genetic sampling

- and population parameter estimation. *European Journal of Wildlife Research*, 57, 1–13.
- Maudet C, Luikart G, Dubray D, Von Hardenberg A, Taberlet P (2004) Low genotyping error rates in wild ungulate faeces sampled in winter. *Molecular Ecology Notes*, 4, 772–775.
- McDonald TL, Amstrup SC (2001) Estimation of population size using open capture-recapture models. *Journal of Agricultural Biological and Environmental Statistics*, 6, 206–220.
- McShea WJ, Stewart CM, Kearns L, Bates S (2011) Road bias for deer density estimates at 2 national parks in Maryland. *Wildlife Society Bulletin*, 35, 177–184.
- Miller DL, Rexstad E, Thomas L, Marshall L, Laake JL (2019) Distance sampling in R. *Journal of Statistical Software*, 89, 1–28.
- Moeller AK, Lukacs PM, Horne JS (2018) Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere*, 9, e02331.
- Montague DM, Montague RD, Fies ML, Kelly MJ (2017) Using distance-sampling to estimate density of white-tailed deer in forested, mountainous landscapes in Virginia. *Northeastern Naturalist*, 24, 505–519.
- Mowat G, Strobeck C (2000) Estimating population size of grizzly bears using hair capture, DNA profiling, and mark-recapture analysis. *Journal of Wildlife Management*, 64, 183–193.
- Nakashima Y, Fukasawa K, Samejima H (2018) Estimating animal density without individual recognition using information derivable exclusively from camera traps. *Journal of Applied Ecology*, 55, 735–744.
- Nakashima Y, Hongo S, Akomo-Okoue EF (2020) Landscape-scale estimation of forest ungulate density and biomass using camera traps: Applying the REST model. *Biological Conservation*, 241, 108381.
- Oishi Y, Matsunaga T (2014) Support system for surveying moving wild animals in the snow using aerial remote-sensing images. *International Journal of Remote Sensing*, 35, 1374–1394.
- Paddock CL, Bruford MW, McCabe GM (2020) Estimating the population size of the Sanje mangabey (*Cercocebus sanjei*) using acoustic distance sampling. *American Journal of Primatology*, 82, e23083.
- Parmenter RR, Yates TL, Anderson DR, Burnham KP, Dunnum JL, Franklin AB, Friggens MT, Lubow BC, Miller M, Olson GS, Parmenter CA, Pollard J, Rexstad E, Shenk TM, Stanley TR, White GC (2003) Small-mammal density estimation: A field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological Monographs*, 73, 1–26.
- Pettigrew P, Sigouin D, St-Laurent MH (2021) Testing the precision and sensitivity of density estimates obtained with a camera-trap method revealed limitations and opportunities. *Ecology and Evolution*, 11, 7879–7889.
- Piao RZ, Guan GS, Zhang MH (1995a) Population size and distribution of moose in China. *Acta Theriologica Sinica*, 15, 11–16. (in Chinese with English abstract) [朴仁珠, 关国生, 张明海 (1995a) 中国驼鹿种群数量及分布现状的研究. 兽类学报, 15, 11–16.]
- Piao RZ, Zhang MH, Tian JL, Piao CZ (1995b) A study of winter movement characteristics for wolverines in Daxing-anling Mountains of China. *Acta Theriologica Sinica*, 15, 209–214. (in Chinese with English abstract) [朴仁珠, 张明海, 田家龙, 朴春植 (1995b) 大兴安岭林区貂熊冬季活动特征的研究. 兽类学报, 15, 209–214.]
- Piao ZJ, Sui YC, Cui ZG, Zhang GL, Wang Q, Fu XK (2011) The history and current status of felid population in Changbai Mountain Nature Reserve. *Chinese Journal of Zoology*, 46(3), 78–84. (in Chinese with English abstract) [朴正吉, 睢亚臣, 崔志刚, 张国利, 王群, 傅学魁 (2011) 长白山自然保护区猫科动物种群数量变化及现状. 动物学杂志, 46(3), 78–84.]
- Preston TM, Wildhaber ML, Green NS, Albers JL, Debenedetto GP (2021) Enumerating white-tailed deer using unmanned aerial vehicles. *Wildlife Society Bulletin*, 45, 97–108.
- Rehnus M, Bollmann K (2016) Non-invasive genetic population density estimation of mountain hares (*Lepus timidus*) in the Alps: Systematic or opportunistic sampling? *European Journal of Wildlife Research*, 62, 737–747.
- Rhinehart TA, Chronister LM, Devlin T, Kitzes J (2020) Acoustic localization of terrestrial wildlife: Current practices and future opportunities. *Ecology and Evolution*, 10, 6794–6818.
- Ribeiro JW, Moreira Sugai LSM, Campos-Cerqueira M (2017) Passive acoustic monitoring as a complementary strategy to assess biodiversity in the Brazilian Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 26, 2999–3002.
- Roberts CW, Pierce BL, Braden AW, Lopez RR, Silvy NJ, Frank PA, Ransom D (2006) Comparison of camera and road survey estimates for white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 70, 263–267.
- Rönnegård L, Sand H, Andrén H, Månsson J, Pehrson Å (2008) Evaluation of four methods used to estimate population density of moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, 14, 358–371.
- Rowcliffe JM, Field J, Turvey ST, Carbone C (2008) Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1228–1236.
- Russell RE, Royle JA, Desimone R, Schwartz MK, Edwards VL, Pilgrim KP, Mckelvey KS (2012) Estimating abundance of mountain lions from unstructured spatial sampling. *Journal of Wildlife Management*, 76, 1551–1561.
- Schoepf I, Schmohl G, König B, Pillay N, Schradin C (2015) Manipulation of population density and food availability affects home range sizes of African striped mouse females. *Animal Behaviour*, 99, 53–60.
- Settlage KE, van Manen FT, Clark JD, King TL (2008)

Challenges of DNA-based mark-recapture studies of American black bears. *Journal of Wildlife Management*, 72, 1035–1042.

Shi XW, Zhang JD, Ouyang ZY (2016) Research progress on population investigation methods for wild giant panda. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 7528–7537. (in Chinese with English abstract) [史雪威, 张晋东, 欧阳志云 (2016) 野生大熊猫种群数量调查方法研究进展. *生态学报*, 36, 7528–7537.]

Stevenson BC, Borchers DL, Altwegg R, Swift RJ, Gillespie DM, Measey GJ (2015) A general framework for animal density estimation from acoustic detections across a fixed microphone array. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 38–48.

Tang XM, Tang SP, Li XY, Menghe DL, Bao W, Xiang CL, Gao FL, Bao WD (2019) A study of population size and activity patterns and their relationship to the prey species of the Eurasian *Lynx* using a camera trapping approach. *Animals*, 9, 864.

Teng LW (2007) Population of Chinese water deer (*Hydropotes inermis*) in Yancheng National Nature Reserve and Feasibility of Reintroduction Chinese Water Deer to Shanghai. Postdoctoral Report, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [滕丽微 (2007) 江苏盐城沿海滩涂地区獐(*Hydropotes inermis*)的种群现状以及重引入上海地区的可行性初步研究. 博士后出站报告, 华东师范大学, 上海.]

Tian XM, Zhang MH (2010) Population size and sex ratio of wapiti (*Cervus elephus xanthopygus*) as revealed by fecal DNA. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 6249–6254. (in Chinese with English abstract) [田新民, 张明海 (2010) 基于粪便DNA的马鹿种群数量和性比. *生态学报*, 30, 6249–6254.]

Trathan PN (2004) Image analysis of color aerial photography to estimate penguin population size. *Wildlife Society Bulletin*, 32, 332–343.

Valière N, Bonenfant C, Toïgo C, Luikart G, Gaillard JM, Klein F (2007) Importance of a pilot study for non-invasive genetic sampling: Genotyping errors and population size estimation in red deer. *Conservation Genetics*, 8, 69–78.

Van Etten RC, Bennett CL (1965) Some sources of error in using pellet-group counts for censusing deer. *The Journal of Wildlife Management*, 29, 723–729.

Vu TT, Tran LM, Nguyen MD, Dung VT, Doherty PF Jr, Giang TT, Dong HT (2018) A distance sampling approach to estimate density and abundance of gibbon groups. *American Journal of Primatology*, 80, e22903.

Waltert M, Meyer B, Shanyangi MW, Balozzi JJ, Kitwara O, Qolli S, Krischke H, Mühlenberg M (2008) Foot surveys of large mammals in woodlands of western Tanzania. *Journal of Wildlife Management*, 72, 603–610.

Wan YQ, Li JQ, Yang XW, Li S, Xu HG (2020) Progress of the China Mammal Diversity Observation Network (China BON-Mammal) based on camera-trapping. *Biodiversity Science*, 28, 1115–1124. (in Chinese with English abstract)

[万雅琼, 李佳琦, 杨兴文, 李晟, 徐海根 (2020) 基于红外相机的中国哺乳动物多样性观测网络建设进展. *生物多样性*, 28, 1115–1124.]

Wang HZ, Sheng HL (1988) Studies on population densities, conservation and exploitation of forest musk deer (*Moschus berezovskii*) in the northwest of the Sichuan Basin. *Acta Theriologica Sinica*, 8, 241–249. (in Chinese with English abstract) [王会志, 盛和林 (1988) 四川盆地西北缘林麝种群密度及保护与利用. *兽类学报*, 8, 241–249.]

Wang J, Shi K, Riordan P (2012) Study on population density of ungulates in Taxkorgan, Xinjiang, China. *Chinese Journal of Wildlife*, 33, 113–117. (in Chinese with English abstract) [王君, 时坤, Riordan P (2012) 新疆塔什库尔干岩羊和北山羊种群密度调查. *野生动物*, 33, 113–117.]

Wang J, Sun JP, Xu T, Qi J, Zhang YL, Zhang XY, Meng XX (2020) Population distribution, quantitative characteristics and influencing factors of the wild alpine musk deer in Xinglongshan National Nature Reserve, Gansu Province. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 7997–8004. (in Chinese with English abstract) [王静, 孙军平, 徐涛, 祁军, 张远林, 张学炎, 孟秀祥 (2020) 甘肃兴隆山保护区野生马麝分布、数量特征及影响因素. *生态学报*, 40, 7997–8004.]

Wang TM, Feng LM, Yang HT, Bao L, Wang HF, Ge JP (2020) An introduction to Long-term Tiger-Leopard Observation Network based on camera traps in Northeast China. *Biodiversity Science*, 28, 1059–1066. (in Chinese with English abstract) [王天明, 冯利民, 杨海涛, 鲍蕾, 王红芳, 葛剑平 (2020) 东北虎豹生物多样性红外相机监测平台概述. *生物多样性*, 28, 1059–1066.]

Warren RJ (2011) Deer overabundance in the USA: Recent advances in population control. *Animal Production Science*, 51, 259–266.

Wei FW, Wang W, Yang G, Hu JC (1995) Preliminary analysis on population density of forest musk deer in Dafengding Nature Reserve of Mabian, Sichuan. *Sichuan Journal of Zoology*, 14(2), 66–67. (in Chinese) [魏辅文, 王维, 杨光, 胡锦涛 (1995) 四川马边大风顶自然保护区林麝种群密度初步分析. *四川动物*, 14(2), 66–67.]

Whittington J, Hebblewhite M, Chandler RB (2018) Generalized spatial mark-resight models with an application to grizzly bears. *Journal of Applied Ecology*, 55, 157–168.

Wilson KR, Anderson DR (1985) Evaluation of two density estimators of small mammal population size. *Journal of Mammalogy*, 66, 13–21.

Wirsing AJ, Quinn TP, Adams JR, Waits LP (2020) Optimizing selection of brown bear hair for noninvasive genetic analysis. *Wildlife Society Bulletin*, 44, 94–100.

Wrege PH, Rowland ED, Keen S, Shiu Y (2017) Acoustic monitoring for conservation in tropical forests: Examples from forest elephants. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1292–1301.

Xiao WH, Hu L, Huang XQ, Xiao ZS (2019) Using capture-recapture models in wildlife camera-trapping monitoring

- and the study case. *Biodiversity Science*, 27, 257–265. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 胡力, 黄小群, 肖治术 (2019) 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. *生物多样性*, 27, 257–265.]
- Xiao ZS, Li XH, Wang XZ, Zhou QH, Quan RC, Shen XL, Li S (2014) Developing camera-trapping protocols for wildlife monitoring in Chinese forests. *Biodiversity Science*, 22, 704–711. (in Chinese with English abstract) [肖治术, 李欣海, 王学志, 周岐海, 权锐昌, 申小莉, 李晟 (2014) 探讨我国森林野生动物红外相机监测规范. *生物多样性*, 22, 704–711.]
- Xu F, Ma M, Wu YQ (2007) Population density and habitat utilization of ibex (*Capra ibex*) in Tomur National Nature Reserve, Xinjiang, China. *Zoological Research*, 28, 53–55.
- Xu F, Ma M, Wu YQ (2011) Population density of snow leopards (*Panthera uncia*) in Tomur National Nature Reserve of Xinjiang, China. *Acta Theriologica Sinica*, 31, 205–210. (in Chinese with English abstract) [徐峰, 马鸣, 吴逸群 (2011) 新疆托木尔峰国家级自然保护区雪豹的种群密度. *兽类学报*, 31, 205–210.]
- Yang Z, Wang TJ, Skidmore AK, de Leeuw J, Said MY, Freer J (2014) Spotting east African mammals in open savannah from space. *PLoS ONE*, 9, e115989.
- Yao G, Li YH, Zhang JD, Li DY, Yang ZS, Hu J, Shi XG (2017) An investigation on population density and distribution of *Rusa unicorn* in Wolong National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 36, 588–592. (in Chinese with English abstract) [姚刚, 李艳红, 张晋东, 黎大勇, 杨志松, 胡杰, 施小刚 (2017) 卧龙国家级自然保护区水鹿种群密度及分布调查. *四川动物*, 36, 588–592.]
- Ye RR, Cai P, Peng M, Lu XF, Ma SZ (2006) The investigation about distribution and population size of Przewalski's gazelle (*Procapra przewalskii*) in Qinghai Province, China. *Acta Theriologica Sinica*, 26, 373–379. (in Chinese with English abstract) [叶润蓉, 蔡平, 彭敏, 卢学峰, 马世震 (2006) 普氏原羚的分布和种群数量调查. *兽类学报*, 26, 373–379.]
- Yu JP, Chen XN, Ren P, Gong K, Bao YX (2017) Using two methods to estimate the Chinese muntjac's (*Muntiacus reevesi*) population status in Gutianshan National Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica*, 37, 354–362. (in Chinese with English abstract) [余建平, 陈小南, 任鹏, 龚堃, 鲍毅新 (2017) 基于样线法和非损伤性标志重捕法对古田山小麂种群现状评价. *兽类学报*, 37, 354–362.]
- Zeng ZG, Song YL, Gong HS (1998) Population size and age structure of golden takin in Foping Nature Reserve, Shaanxi, China. *Acta Theriologica Sinica*, 18, 241–246. (in Chinese with English abstract) [曾治高, 宋延龄, 巩会生 (1998) 佛坪自然保护区羚牛的种群数量与结构特征. *兽类学报*, 18, 241–246.]
- Zhan XJ, Li M, Zhang ZJ, Goossens B, Chen YP, Wang HJ, Bruford MW, Wei FW (2006) Molecular censusing doubles giant panda population estimate in a key nature reserve. *Current Biology*, 16, R451–R452.
- Zhang CZ, Zhang MH, Jiang GS (2012) Assessment of monitoring methods for population abundance of Amur tiger in Northeast China. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 5943–5952. (in Chinese with English abstract) [张常智, 张明海, 姜广顺 (2012) 中国野生东北虎数量监测方法有效性评估. *生态学报*, 32, 5943–5952.]
- Zhao HT, Wang CL, Wang XW, Li BG, Wang KF, Li TC, Li JF, Gao CL (2015) Distribution and population status of *Macaca mulatta* in Shaanxi Micangshan National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 5632–5637. (in Chinese with English abstract) [赵海涛, 王程亮, 王晓卫, 李保国, 王开锋, 李庭春, 李俊峰, 高存劳 (2015) 陕西米仓山国家级自然保护区猕猴的分布及种群数量调查. *生态学报*, 35, 5632–5637.]
- Zheng R, Sun CD, Zhou YX, Hu JY, Yu LF (2016) The survey of the population amount of giant pandas in the Erlang Mountain. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 37, 118–120. (in Chinese with English abstract) [郑睿, 孙承东, 周燕霞, 胡进耀, 余凌帆 (2016) 二郎山大熊猫种群数量调查. *四川林业科技*, 37, 118–120.]
- Zhong EZ, Guan ZH, Zhou XC, Zhao YJ, Li H, Tan SB, Hu KR (2021) Application of passive acoustic monitoring technology in the monitoring of western black crested gibbons. *Biodiversity Science*, 29, 109–117. (in Chinese with English abstract) [钟恩主, 管振华, 周兴策, 赵友杰, 李函, 谭绍斌, 胡坤融 (2021) 被动声学监测技术在西黑冠长臂猿监测中的应用. *生物多样性*, 29, 109–117.]
- Zhou SC, Zhang MH, Sun HY, Yin YX, Huang HJ, Yu HW, Lu XD, Ge DN, Tian JL (2010) Population size and habitat of wild boar (*Sus scrofa*) in the eastern Wanda Mountains. *Acta Theriologica Sinica*, 30, 28–34. (in Chinese with English abstract) [周绍春, 张明海, 孙海义, 尹远新, 黄海娇, 于洪伟, 卢向东, 葛东宁, 田家龙 (2010) 完达山东部林区野猪种群数量和栖息地特征的初步分析. *兽类学报*, 30, 28–34.]

(责任编委: 李晟 责任编辑: 闫文杰)