



•综述•

物种相对多度指数在红外相机 数据分析中的应用及局限

陈立军¹ 肖文宏¹ 肖治术^{1,2*}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 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 多度是衡量物种种群数量的参数之一, 多度的动态及其影响因素是种群生态学研究中的经典问题。物种相对多度指数(relative abundance index, RAI)作为一种简单、便利的指标, 广泛应用于动物本底清查中。但RAI易受物种自身特征、探测率和环境因素的影响, 需要结合其他物种数量分析方法, 以验证其与种群大小的相关性。随着红外相机技术在野生动物调查中的广泛应用, 用红外相机数据估计动物种群数量的研究越来越多。目前, 基于红外相机数据计算RAI的方法有多种, 不同计算方法和应用范围存在差异, 亟需对现有方法和应用进行梳理。本文综述了根据红外相机数据计算物种相对多度的4种主要方法: (1)拍摄一张有效照片所需要的天数; (2)基于单位调查强度的物种拍摄率; (3)每个位点每天的物种拍摄率; (4)某一物种的照片数占所有物种的比例。总结了我国野生动物监测调查中采用红外相机方法计算RAI的应用现状。国内的研究主要采用第2种和第4种计算方法, 其中约72.5%的学术论文应用第2种计算方法, 而第4种方法一般适用于群落中的物种组成比较。我们建议根据红外相机数据计算RAI时尽量使用第2种计算方法, 这有助于研究或管理人员对不同研究中的物种RAI进行比较分析。

关键词: 种群数量调查; 相对多度指数; 红外相机; 物种编目

Limitations of relative abundance indices calculated from camera-trapping data

Lijun Chen¹, Wenhong Xiao¹, Zhishu Xiao^{1,2*}¹ State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Abundance is an important parameter used to estimate the population size of various wildlife species. With the growing application of camera-traps (movement or heat activated) to monitoring wildlife, the relative abundance index (RAI) has become one of the most popular indicators of population abundance for inventories and assessment. Despite a simple and convenient indicator of population size, RAI obtained from camera-trapping data can be greatly affected by many factors such as species traits, detection rates and environmental factors. Therefore, we need verify the correlation between RAI and population density prior to its general application. So far, several types of RAIs have been developed based on camera-trapping data, and it is critical to compare these RAI indices and their applications. In this paper, we summarized the methods calculating RAI with camera-trapping data and reviewed their applications in wildlife monitoring and inventories in China. Four main types of RAIs were identified including (1) the number of days when one animal is photographed, (2) the number of photographs of focal species per 100 trap days, (3) the number of photographs of focal species per trap day, and (4) the proportion of photos from the focal species compared to all photos of all animals. Among them, the second RAI type is the most widely used (72.5%) in wildlife monitoring and inventories in China, and the fourth RAI type is used to compare species components in

收稿日期: 2018-12-12; 接受日期: 2019-04-11

基金项目: 国家重点研发项目(2017YFC0503802)、区域生物多样性综合监测技术与规范研究、中央林业改革发展资金、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中国博士后科学基金(2017M620905)

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

communities. Consequently, we recommend the second RAI type for estimating population abundance in particular when camera-trapping data are used for broad-scale comparisons over different spatial and temporal scales.

Key words: population size estimation; relative abundance index; camera-trapping; species monitoring and inventory

多度(abundance)是在一定区域内特定物种个体的多少,是种群和群落的重要参数。物种多度的动态变化及其维持机制是生态学研究经典问题(孙儒泳, 2001)。物种多度分为绝对数量和相对多度(relative abundance),但大多数野生动物种群的个体绝对数量难以调查,通常采用取样调查法估计(孙儒泳, 2001)。相对多度不是估计种群个体的绝对数量,而是衡量单位空间内动物数量多少的相对指标,通常采用动物的直接数量(个体数)或间接数量(动物粪便和皮毛收购数量等)与调查强度(捕获时间、样线长度或数量)的比值表示(Kawanishi et al, 1999; 孙儒泳, 2001)。相对多度被广泛地用于种群快速评估、入侵物种管理以及种群动态的预测(Sollmann et al, 2013)等方面。

随着红外相机技术在野生动物监测调查中的广泛应用,应用红外相机数据估计动物种群数量的需求越来越多,基于红外相机数据计算物种相对多度的方法也应运而生。目前,应用红外相机数据估计种群数量的指标为相对多度指数(relative abundance index, RAI)。相对多度指数是单位调查时间(拍摄天数)中某一物种独立有效照片的数量,即物种拍摄率(Carbone et al, 2001; Rovero & Marshall, 2009)。基于红外相机数据的RAI作为一种简单、便利的表征动物相对多度大小的指标,广泛用于生物多样性本底清查和物种编目(李晟等, 2014)。但RAI易受物种自身特征、探测率和环境因素的影响(MacKenzie et al, 2002),其在野生动物数量调查中的应用需要结合其他种群数量估计方法,验证与绝对数量或与种群密度之间的相互关系(Carbone et al, 2001)。当前,基于红外相机数据有效估计某一物种的种群数量或相对多度是种群生态学的重要内容(Sollmann et al, 2013)。本文总结了国内外应用红外相机数据计算RAI的有关方法,介绍了RAI的不同计算方法在我国野生动物种群调查中的应用情况,分析了不同计算方法的优势与局限性,为相关研究提供借鉴。

1 相对多度指数的类型及计算方法

相对多度指数的计算不要求进行个体识别,因此应用广泛(Sollmann et al, 2013)。基于红外相机数据估算种群数量的RAI方法已有多种,归纳起来可分为以下4种类型(Carbone et al, 2001; Bengsen et al, 2011; Sollmann et al, 2013)。

第一种为RAI₁。指拍摄目标物种1张有效照片所需要的天数,即天数与有效照片数量的比例来计算(Carbone et al, 2001):

$$RAI_1 = \frac{\sum_{i=1} Trapday_i}{\sum_{i=1} N_i} \quad (1)$$

式中, $Trapday_i$ 为相机位点*i*的拍摄天数, N_i 为相机位点*i*拍摄的某一物种的有效照片数。

第二种为RAI₂。用每天拍摄目标物种的独立有效照片数量来衡量,即RAI₁的倒数:

$$RAI_2 = \frac{\sum_{i=1} N_i}{\sum_{i=1} Trapday_i} \times 100 \quad (2)$$

通常RAI₂随着动物种群数量的增加而增加,且易于理解,是最常用的计算方法(O'Brien et al, 2003)。在RAI₂的计算中一般以每100天为单位,即每100个相机日所获取目标物种的独立有效照片数(Kawanishi et al, 1999; Azlan & Sharma, 2006)。

根据调查的时间差异,不同研究对RAI₂的计算公式进行了修改,例如时间更改为1,000 d(李晟等, 2016, 公式(3))和1 d(Li et al, 2010, 公式(4))等;在夜行性物种的研究中以捕获夜(trap night)代替捕获天数,RAI₂为物种的独立有效照片数与捕获夜(Azlan & Sharma, 2006)的比值,以1,000 h(1,000 trap hours)为单位(裴家骥等, 1997, 公式(5))。虽然RAI₂有不同的表述方式,但均以调查时间单元的照片数为单位。

$$RAI_2 = \frac{\sum_{i=1} N_i}{\sum_{i=1} Trapday_i} \times 1000 \quad (3)$$

$$RAI_2 = \frac{\sum_{i=1}^n N_i}{\sum_{i=1}^n Trapday_i} \quad (4)$$

$$RAI_2 = \frac{\sum_{i=1}^n N_i}{\sum_{i=1}^n Traphour_i} \times 1000 \quad (5)$$

第三种为RAI₃。采用综合指数(general index)方法(Engeman, 2005), 计算每个相机位点每天拍摄的目标物种的独立有效照片数(Bengsen et al, 2011)。该方法的优点是可以获得某一位点的相对多度的变化情况(Bengsen et al, 2011)。计算公式为:

$$RAI_3 = \frac{1}{d} \sum_{j=1}^d \frac{1}{s_j} \sum_{i=1}^{s_j} x_{ij} \quad (6)$$

式中, d 为相机位点数, s_j 为拍摄天数, x_{ij} 为 j 位点 i 天拍摄的独立有效照片数。

第四种为RAI₄。由武鹏峰等(2012)和Liu等(2013)基于Kawanishi等(1999)和Azlan和Sharma(2006)的研究提出物种相对丰富度指数(species abundance index), 即目标物种独立有效照片数占所有物种独立有效照片总数的比例:

$$RAI_4 = \frac{A_i}{N} \times 100 \quad (7)$$

式中, A_i 为目标物种的独立有效照片数, N 为所有物种的独立有效照片数。但在一些研究中, RAI₄计算公式变换为物种的独立有效照片数占所有物种独立有效照片总数的百分比(章书声等, 2012; 刁鲲鹏等, 2017; 孙佳欣等, 2018)。

2 RAI在我国野生动物编目调查中的应用

我们通过中国知网和Web of Science数据库分别检索“红外相机”、“自动触发相机”、“物种编目”、“生物多样性”、“infrared camera”、“remote camera”、“species inventory”和“biodiversity”等检索词, 设定搜索时间范围为1994年1月至2018年11月, 汇总我国历年发表的基于红外相机调查的动物编目论文, 其中涉及RAI的论文总数为109篇, 第一篇发表于1997年(图1)。按照RAI类型对论文进行分类统计, 国内基于红外相机数据计算RAI的论文主要使用RAI₂和RAI₄两种类型。其中RAI₂为单位抽样时间内所拍摄的独立有效照片数, 抽样时间分为1,000 h、1,000 d、100 d和1 d。按抽样时间可分为4个亚类型, RAI₂的单位分别对应为“1,000/Th”、

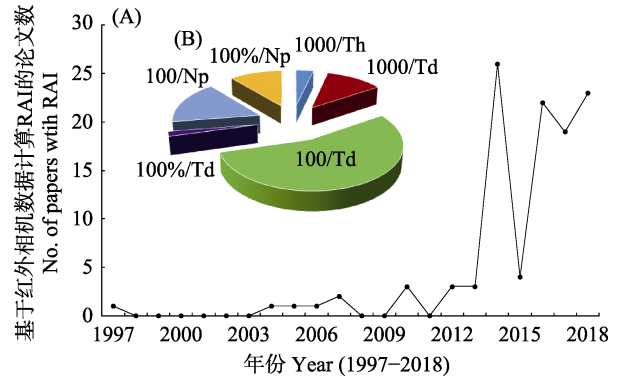


图1 我国基于红外相机数据计算相对多度指数(RAI)的编目论文统计分析(1997–2018)。(A)不同年份发表关于RAI的编目论文总数($N = 109$); (B)不同RAI类型的文章比例, 以单位抽样时间内所拍摄的独立有效照片数来获得RAI₂ ($N = 79$), 包括以1,000 h为单位的论文(1000/Th, $N = 4$)、以1,000 d为单位的论文(1000/Td, $N = 13$)、以100 d为单位的论文(100/Td, $N = 60$)和以1 d为单位的论文(100%/Td, $N = 2$)等4种亚类型; 另一种则主要分析调查区域内每个物种占有所有独立有效照片数的比例($N = 30$), 包括每100或1,000张独立有效照片中的物种照片数(100/Np, $N = 18$)和物种的独立有效照片数占有所有物种独立有效照片总数的比例(100%/Np, $N = 12$)。

Fig. 1 Summary about the papers of species inventory with the relative abundance index based on camera trapping data across China (from 1997 to 2018). (A) The camera-trapping papers in each year ($N = 109$); (B) These inventory papers with two key categories and six subtypes: one is to get the RAI based on the independent photo each unit of trapping effort ($N = 79$) with the unit of 1,000 h (1,000/Th, $N = 4$), 1,000 d (1,000/Td, $N = 13$), 100 d (100/Td, $N = 60$) and 1 d (100%/Td, $N = 2$); the other is to get the relative composition ($N = 30$), including species composition from 100 or 1,000 independent photo from a given site (100/Np, $N = 18$), and the proportion of each species among all independent photo from a given site (100%/Np, $N = 12$).

“1,000/Td”、“100/Td”和“100%/Td”。RAI₄为调查区域内每个物种独立有效照片数量占有所有物种独立有效照片数量的比例, 可分为2个亚类型。第一亚类型为每100或1,000份独立有效照片中的物种的照片数(100/Np或1,000/Np); 第二亚类型为物种的独立有效照片数占有所有物种独立有效照片总数的比例(百分比, 100%/Np) (图1)。

统计以上2个类型和6个亚类型的RAI计算方法占有发表论文总数的比例, RAI₂类型的论文数量为79篇, 占有所有论文的72.5%, 其中以“1,000/Th”为单位的论文4篇, 以“1,000/Td”为单位的论文13篇, 以“100/Td”为单位的论文60篇, 以“100%/Td”为单位的论文2篇。RAI₄类型论文数为30篇, 其中以每100份独立有效照片中的物种照片数(100/Np)计算RAI₄的论文18篇, 物种的独立有效照片数占有

有物种独立有效照片总数的比例($100\%/N_p$)计算RAI_4的为12篇。

RAI_2和RAI_4虽然都能反映物种出现的频率,但二者的计算方式不同。RAI_2是基于调查强度估算,RAI_4是基于群落所有物种照片数估算,而未考虑调查强度(武鹏峰等, 2012; Liu et al, 2013)。计算RAI_2时假定某区域内动物的照片拍摄率与动物的密度呈正相关,强调的是相同调查强度下某物种的相对多度(Carbone et al, 2001)。RAI_2可用于单物种种群数量调查,以及不同地点、不同季节(或年际间)等时空尺度的物种多度比较(Carbone et al, 2001; O'Brien et al, 2003),也可以用于比较群落中相同调查强度下不同物种的多度(李晟等, 2014)。

RAI_4以特定物种的照片数在所有照片数中的比例来衡量物种相对多度,采用该指标的论文数量相对较少(图1),该方法一般适用于比较群落中的物种组成。使用RAI_4对单一物种相对多度进行估计时,依赖群落中其他物种,其他物种(尤其是稀有种等探测率低的物种)的探测率对目标物种的相对多度有较大的影响(Ulrich & Ollik, 2005)。此外,RAI_4不适用于不同研究间进行比较,因为RAI_4的计算依赖其他物种的数量,而不同研究的群落组成和物种数量存在差异,RAI_4不能真实反映物种的动态(Ulrich & Ollik, 2005)。例如目标物种的种群动态变化幅度与群落组成变化幅度相似,则RAI_4的数值可能保持不变,难以反映目标物种的动态;如果目标物种的动态与群落组成变化相反,RAI_4则会高估目标物种的动态变化,难以区分目标物种的实际动态和其他因素的作用(Ulrich & Ollik, 2005)。

值得注意的是,国内研究人员使用“relative abundance index”时,中文名称对应相对多度指数(李晟等, 2014; 肖治术等, 2014)和相对丰富度指数(武鹏峰等, 2012; Liu et al, 2013) 2种,分别对应RAI_2和RAI_4,容易混淆。例如,有的研究将RAI_4误引用为RAI_2(于桂清等, 2018)。相对多度指数是种群尺度的指标,而相对丰富度指数是群落尺度的指标,衡量的是群落中的物种组成比例。我们建议以红外相机数据估计目标物种的RAI时使用基于调查强度的RAI_2,在进行群落物种组成分析时,使用RAI_4。

3 RAI的效用性与局限性

RAI在红外相机中应用的前提假设是红外相机

对物种的拍摄率与物种密度具一定的相关性,并且物种探测率在研究维度上(时间、空间、物种)保持不变(Sollmann et al, 2013)。以红外相机数据计算的RAI与种群密度具相关性在理论研究和野外调查中得到了一定程度的验证(O'Brien et al, 2003; Sollmann et al, 2013)。例如,对于可识别个体的物种,Carbone等(2001)通过随机相遇模型模拟9个地区的虎(*Panthera tigris*)的拍摄率,证明RAI(拍摄率)与种群密度具有显著的正相关关系;对于不可识别个体的物种,Rovero和Marshall(2009)通过对比哈氏小羚羊(*Cephalophus harveyi*)的研究也证实以红外相机数据估计的RAI与样线调查的动物密度正相关。但也有研究表明RAI与物种的密度并不相关,如基于红外相机数据估计巽他云豹(*Neofelis diardi*)和豹猫(*Prionailurus bengalensis*)的RAI与应用空间标记重捕模型估计的种群密度进行比较,发现二者并不相关。不同地区RAI的变化不能反映种群数量的差异(Sollmann et al, 2013)。由于RAI是否可以准确表征种群密度还具有一定争议,因此,在使用前最好对比研究物种的RAI和其他调查方法的关系,以验证RAI对种群数量的反映程度(Carbone et al, 2002; Jennelle et al, 2002)。

RAI对种群数量的反映程度易受物种自身特征、探测率和环境因素的影响。Carbone等(2001)证实相机拍摄率和虎密度之间存在线性关系。然而,种群密度的估算中,由于拍摄率和密度都是基于红外相机数据计算的,二者并不是独立的。拍摄率和它们之间的相关关系是否能应用到其他物种仍有待商榷(Jennelle et al, 2002)。密度和拍摄率的相关性还取决于研究地点和研究物种等因素,RAI在其他物种中的应用可能需要重新验证拍摄率和密度之间的关系(Carbone et al, 2002; Jennelle et al, 2002)。不完全探测和探测率变化也会影响对物种RAI的估计, Sollmann等(2013)模型模拟的结果表明:(1)物种探测率高的物种的RAI与实际值偏差较大;(2)物种家域大的物种拍摄率更高,RAI偏高;(3)有意躲避红外相机的物种探测率较低,RAI也偏低;(4)探测率随时间变化也是RAI偏离真实的物种多度的一个因素。使用未经探测率校准的RAI进行物种内或者物种间比较,容易做出错误的推断(Pollock et al, 2002)。此外,红外相机数据调查中探测率受到环境因素的影响,进行不同研究区域的RAI比较时,不

易区分RAI的变化是由物种多度的实际变化引起, 还是物种探测率的变化引起, 或者二者共同作用的结果(Jennelle et al, 2002)。

虽然RAI的应用存在一定的局限性, 但物种本底调查和编目评估的相关研究仍广泛使用该指数(图1), 最重要的原因是其易用性。其他原因还包括标记重捕等种群估计的方法不能用于难以进行个体识别的物种的研究, 或者研究人员对于其他复杂的种群数量估计方法缺乏了解等(Engeman et al, 2013; Sollmann et al, 2013)。

4 展望

RAI的有关计算方法仍有待进一步评估和完善, 应用红外相机数据分析相对多度时应结合密度估计方法, 验证RAI与种群密度的相关性, 从而有效地估计种群数量(Carbone et al, 2001)。基于红外相机对物种多度的估计方法, 除了RAI外, 其他方法也在不断更新发展, 如对可识别个体的物种利用空间标记重捕模型估算种群数量与密度(Chandler & Royle, 2013; 肖文宏等, 2019a), 适用于不可识别个体的物种的基于有无数据的Royle-Nichols模型(Royle & Nichols, 2003), 基于家域大小和运动模式的随机相遇模型(Rowcliffe et al, 2008)和基于独立有效照片数量的N-mixture模型(Royle, 2004), 以及time- and space-to-event模型(Moeller et al, 2018)等方法, 分别适用于不同数据类型的物种数量的有效评估。还可采用物种对生境的利用程度来表征物种数量的相对多少, 通过占域模型(单季节或多季节的占域模型)来评估物种对生境的利用程度以及动态变化, 从而预测物种或群落的动态(MacKenzie et al, 2002; 肖文宏等, 2019b)。RAI仍有一定的局限性, 并不适用于所有物种。为了提高种群数量评估的准确性, 模型和相关计算方法仍需不断更新和完善, 为保护和管理决策的制定提供科学的依据。

参考文献

- Azlan JM, Sharma DSK (2006) The diversity and activity patterns of wild felids in a secondary forest in Peninsular Malaysia. *Oryx*, 40, 36–41.
- Bengsen AJ, Leung LKP, Lapidge SJ, Gordon IJ (2011) Using a general index approach to analyze camera-trap abundance indices. *Journal of Wildlife Management*, 75, 1222–1227.
- Carbone C, Christie S, Conforti K, Coulson T, Franklin N, Ginsberg JR, Griffiths M, Holden J, Kawanishi K, Kinnaird M, Laidlaw R, Lynam A, Macdonald DW, Martyr D, McDougal C, Nath L, O'Brien T, Seidensticker J, Smith DJL, Sunquist M, Tilson R, Shahruddin WNW (2001) The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation*, 4, 75–79.
- Carbone C, Christie S, Conforti K, Coulson T, Franklin N, Ginsberg JR, Griffiths M, Holden J, Kinnaird M, Laidlaw R, Lynam A, MacDonald DW, Martyr D, McDougal C, Nath L, O'Brien T, Seidensticker J, Smith JLD, Tilson R, Shahruddin WNW (2002) The use of photographic rates to estimate densities of cryptic mammals: Response to Jennelle et al. *Animal Conservation*, 5, 121–123.
- Chandler RB, Royle JA (2013) Spatially explicit models for inference about density in unmarked or partially marked populations. *The Annals of Applied Statistics*, 7, 936–954.
- Diao KP, Li MF, Pan SY, Gu WL, Zhang XO, Wen C (2017) Role of vertebrates in wild animal corpses degradation process by camera trap in Tangjiahe National Nature Reserve. *Sichuan Journal of Zoology*, 36, 616–623. (in Chinese with English abstract) [刁鲲鹏, 李明富, 潘世玥, 顾伟龙, 张晓鸥, 闻丞 (2017) 基于红外相机研究脊椎动物在唐家河国家级自然保护区动物尸体分解过程中的作用. *四川动物*, 36, 616–623.]
- Engeman RM (2005) Indexing principles and a widely applicable paradigm for indexing animal populations. *Wildlife Research*, 32, 203–210.
- Engeman RM, Massei G, Sage M, Gentle MN (2013) Monitoring wild pig populations: A review of methods. *Environmental Science and Pollution Research*, 20, 8077–8091.
- Jennelle CS, Runge MC, MacKenzie DI (2002) The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: A comment on misleading conclusions. *Animal Conservation*, 5, 119–120.
- Kawanishi K, Sahak AM, Sunquist M (1999) Preliminary analysis on abundance of large mammals at Sungai Relau, Taman Negara. *The Journal of Wildlife and Parks*, 17, 62–82.
- Li S, McShea WJ, Wang DJ, Shao LK, Shi XG (2010) The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 152, 299–309.
- Li S, Wang DJ, Xiao ZS, Li XH, Wang TM, Feng LM, Wang Y (2014) Camera-trapping in wildlife research and conservation in China: Review and outlook. *Biodiversity Science*, 22, 685–695. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 肖治术, 李欣海, 王天明, 冯利民, 王云 (2014) 红外相机技术在我国野生动物研究与保护中的应用与前景. *生物多样性*, 22, 685–695.]
- Li S, Wang DJ, Bu HL, Liu XG, Jin T (2016) Camera-trapping survey on the mammal diversity in the Laohegou Nature Reserve, Sichuan Province. *Acta Theriologica Sinica*, 36, 282–291. (in Chinese with English abstract) [李晟, 王大军, 卜红亮, 刘小庚, 靳彤 (2016) 四川省老河沟自然保护区兽类多样性红外相机调查. *兽类学报*, 36, 282–291.]

- Liu X, Wu P, Songer M, Cai Q, He X, Zhu Y, Shao X (2013) Monitoring wildlife abundance and diversity with infra-red camera traps in Guanyinshan Nature Reserve of Shaanxi Province, China. *Ecological Indicators*, 33, 121–128.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Lachman GB, Droege S, Royle JA, Langtimm CA (2002) Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83, 2248–2255.
- Moeller AK, Lukacs PM, Horne JS (2018) Three novel methods to estimate abundance of unmarked animals using remote cameras. *Ecosphere*, 9, e02331.
- 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.
- Pei KJ, Chen CT, Wu ST, Teng MC (1997) Use of auto-trigger camera and geographic information system to study spatial distribution of forest wildlife. *Quarterly Journal of Chinese Forestry*, 30, 279–289. (in Chinese with English abstract) [裴家骥, 陈朝圳, 吴守从, 胜民强 (1997) 利用自动照相机设备与地理资讯系统研究森林野生动物族群之空间分布利用. *中华林学季刊*, 30, 279–289.]
- Pollock KH, Nichols JD, Simons TR, Farnsworth GL, Bailey LL, Sauer JR (2002) Large scale wildlife monitoring studies: Statistical methods for design and analysis. *Environmental Metrics*, 13, 105–119.
- Rovero F, Marshall AR (2009) Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1011–1017.
- 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.
- Royle JA (2004) N-mixture models for estimating population size from spatially replicated counts. *Biometrics*, 60, 108–115.
- Royle JA, Nichols JD (2003) Estimating abundance from repeated presence-absence data or point counts. *Ecology*, 84, 777–790.
- Sollmann R, Mohamed A, Samejima H, Wilting A (2013) Risky business or simple solution—relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation*, 159, 405–412.
- Sun JX, Li JQ, Wan YQ, Li S, Guan TP, Wang J, Xia WC, Xu HG (2018) Study on the activity rhythms of nine ungulates in summer and autumn in Sichuan. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 34, 1003–1009. (in Chinese with English abstract) [孙佳欣, 李佳琦, 万雅琼, 李晟, 官天培, 王杰, 夏万才, 徐海根 (2018) 四川9种有蹄类动物夏秋季活动节律研究. *生态与农村环境学报*, 34, 1003–1009.]
- Sun RY (2001) *Principles of Animal Ecology*, 3rd edn. Beijing Normal University Press, Beijing. (in Chinese) [孙儒泳 (2001) *动物生态学原理*, 第三版. 北京师范大学出版社, 北京.]
- Ulrich W, Ollik M (2005) Limits to the estimation of species richness: The use of relative abundance distributions. *Diversity and Distributions*, 11, 265–273.
- Wu PF, Liu XH, Cai Q, He XB, Songer M, Zhu Y, Shao XM (2012) The application of infrared camera in mammal research in Guanyinshan Nature Reserve, Shaanxi. *Acta Theriologica Sinica*, 32, 67–71. (in Chinese with English abstract) [武鹏峰, 刘雪华, 蔡琼, 何祥博, Songer M, 朱云, 邵小明 (2012) 红外相机技术在陕西观音山自然保护区兽类监测研究中的应用. *兽类学报*, 32, 67–71.]
- Xiao WH, Hu L, Huang XQ, Xiao ZS (2019a) 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 (2019a) 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 WH, Shu ZF, Chen LJ, Yao WT, Ma Y, Zhang YM, Xiao ZS (2019b) Using occupancy models in wildlife camera-trapping monitoring and the study case. *Biodiversity Science*, 27, 249–256. (in Chinese with English abstract) [肖文宏, 束祖飞, 陈立军, 姚武韬, 马勇, 张应明, 肖治术 (2019b) 占域模型的原理及在野生动物红外相机研究中的应用案例. *生物多样性*, 27, 249–256.]
- Xiao ZS, Li XH, Jiang GS (2014) Applications of camera trapping to wildlife surveys in China. *Biodiversity Science*, 22, 683–684. (in Chinese) [肖治术, 李欣海, 姜广顺 (2014) 红外相机技术在我国野生动物监测研究中的应用. *生物多样性*, 22, 683–684.]
- Yu GQ, Kang ZJ, Liu MS, Chen ZF, Deng ZC (2018) Preliminary survey using infrared camera reveals fauna and avifauna diversity at Hupingshan National Nature Reserve, Hunan, China. *Acta Theriologica Sinica*, 38, 104–112. (in Chinese with English abstract) [于桂清, 康祖杰, 刘美斯, 陈振法, 邓忠次 (2018) 利用红外相机对湖南壶瓶山国家级自然保护区兽类和鸟类多样性的初步调查. *兽类学报*, 38, 104–112.]
- Zhang SS, Bao YX, Wang YN, Fang PF, Ye B (2012) Comparisons of different camera trap placement patterns in monitoring mammal resources in Gutianshan National Nature Reserve. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 2016–2022. (in Chinese with English abstract) [章书声, 鲍毅新, 王艳妮, 方平福, 叶彬 (2012) 不同相机布放模式在古田山兽类资源监测中的比较. *生态学杂志*, 31, 2016–2022.]

(特邀责任编辑: 李晟 责任编辑: 黄祥忠)