



•研究报告•

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

肖文宏¹ 束祖飞² 陈立军¹ 姚武韬³ 马 勇³ 张应明² 肖治术^{1,4*}

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 (广东车八岭国家级自然保护区管理局, 广东韶关 512500)

3 (中国科学院遥感与数字地球研究所, 北京 100094)

4 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 占域模型解决了探测率常常被忽略的问题, 所需数据要求简单, 具有数据来源广泛、经济高效等优点, 越来越多地应用在野生动物监测和研究中。本文综述了占域模型的概念、基本原理及其近年来在国内外的应用进展, 并以红外相机数据为基础, 总结了占域模型所要求的数据采集、处理和分析等流程和基本原则, 同时以广东车八岭国家级自然保护区的花面狸(*Paguma larvata*)作为研究案例, 展示了占域模型的数据分析过程。最后根据近年来的发展和应用, 总结了占域模型的应用范围和发展趋势以及研究中存在的主要问题。

关键词: 红外相机; 野生动物; 数据分析; 占域模型; 探测率; 花面狸

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

Wenhong Xiao¹, Zufei Shu², Lijun Chen¹, Wutao Yao³, Yong Ma³, Yingming Zhang², Zhishu Xiao^{1,4*}

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

2 Guangdong Chebaling National Nature Reserve Administration Bureau, Shaoguan, Guangdong 512500

3 Institute of Remote Sensing and Digital Earth, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100094

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Occupancy models have the advantage of accounting for imperfect detection, they have simple and flexible data requirements as well as high economic efficiency. For these reasons, occupancy models have been increasingly applied in wildlife research. In this paper, we introduced the basic principles and use of the occupancy models. Using camera trap data we outlined the operational procedures and considerations from field investigation to data analysis. Using the masked palm civet (*Paguma larvata*) in the Guangdong Chebaling National Nature Reserve as an example we demonstrate the basic steps of how estimate occupancy and detect probability. Finally, according to occupancy model research from recent years, we summarize use trends and main limitations in the research.

Key words: camera trap; wildlife; data analysis; occupancy models; detectability; masked palm civet

占域(occupancy)是指一个位置或斑块被目标物种占据的概率。占域研究的主要目的是为了了解某个物种占据研究区域的比例、空间分布, 以及环境因素对物种占域状态的影响。长期以来, 物种的

占域信息一直被看成是出现-未出现(presence-absence)信息, 而探测率(detectability, 指探测到物种的概率)问题被大大忽视。MacKenzie等(2002, 2003)通过建立重复探测历史的方式估计探测率,

收稿日期: 2018-07-16; 接受日期: 2018-12-19

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

解决了探测率常常被忽略的问题。近些年估计物种出现和占域动态的模型激增,据统计有超过2,800篇论文引用了MacKenzie的占域模型理论,有关研究涉及兽类(O'Connell et al, 2006)、鸟类(Ruiz-Gutiérrez et al, 2010)、两栖爬行类(Pilliod et al, 2013)、鱼类(Falke et al, 2012)等多个动物类群。研究主要集中在物种分布(Kéry et al, 2013)、物种-栖息地关系(Linkie et al, 2007; Karanth et al, 2011)、集合种群动态(Ferraz et al, 2007; Peterman et al, 2013)、入侵物种动态(Eraud et al, 2007; Santulli et al, 2014)、种间关系(Miller et al, 2012; Wang et al, 2015b)、群落多样性指标和动态(Zipkin et al, 2009; Rovero et al, 2014)等方面。这些模型考虑了实际研究中观测物种过程的不完全性,包括未探测到的可能情况和物种被错误辨识等问题(Miller et al, 2011),被广泛应用于生态学研究,特别是红外相机数据分析中(李晟等, 2014)。

在我国,占域模型主要用于大中型兽类的红外相机研究中。Alexander等(2015)运用红外相机监测甘肃祁连山濒危的雪豹(*Panthera uncia*)种群,运用单季节占域模型检验了海拔、猎物、人类干扰对雪豹生境利用模式的影响。Wang等(2018)基于在中俄边境区域开展的大规模红外相机监测,以占域模型为分析框架,辨识了东北虎(*Panthera tigris altaica*)种群下降及限制其扩散的关键因素为放牧和居民点等人类干扰以及梅花鹿(*Cervus nippon*)种群的减少,为虎种群向中国内陆的扩散和恢复提供了重要科学依据。为了更好地理解大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)和其他同域大型兽类的相互作用,Wang等(2015a)在中国西南地区开展红外相机调查,运用双物种占域模型分析发现在竹林中散放的家牛限制了大熊猫的分布。Bu等(2016)运用多物种占域模型分析了我国西南地区花面狸(*Paguma larvata*)、豹猫(*Prionailurus bengalensis*)、猪獾(*Arctonyx collaris*)、黄喉貂(*Martes flavigula*)和黄鼬(*Mustela sibirica*)这5种中型食肉动物相互间的共发生(co-occurrence)模式,研究发现只有花面狸和猪獾的空间相互避开,其他物种的出现是相互独立或没有明显的模式。此外,占域模型在两栖动物研究中也应用,万雅琼等(2017)采用样线法调查了广西11种常见两栖动物的空间占域分布,分析了环境因素对占域率和探测率的影响,并为该模型在我国

两栖动物监测中的广泛应用提出了建议。

本文综述了占域模型的概念、基本原理及其近几年在国内外的应用概况,并以红外相机数据为基础,总结了占域数据采集、处理和分析的流程和基本原则,同时以广东车八岭国家级自然保护区的花面狸作为应用案例展示了数据分析的基础内容及过程。最后根据近些年的发展和应用,总结了占域模型的发展趋势以及研究中存在的主要问题。

1 占域模型的基本原理

典型的占域研究包括确定整体样本和选择样本单元,基于样本单元开展调查并得出结论(MacKenzie & Royle, 2005)。在特定的时间段,占据状态可能会发生变化,故需要在一个相对较短的时间内对样本单元反复调查(在此期间占用状态在每一个单元内是恒定的),然后依次记录下每个单元各次调查观测到的占据状态。

传统的单季占域模型(single season occupancy model)需要满足以下4点假设(MacKenzie et al, 2006): (1)调查期间各样本单元的占据状态不变(即符合封闭假设),没有局部灭绝(local extinction)和定居(local colonization)事件发生; (2)采样单元以及采样周期之间相互独立,即不同调查位点以及相同调查位点不同采样周期之间的探测历史互不影响; (3)没有未模拟到的异质性,异质性均可被变量所解释; (4)物种鉴定正确,没有错误的识别。根据研究的目的,占域模型的前提假设可以适当放松,比如当物种的活动范围远远大于相机的间距,需将占域解释为动物对栖息地的利用率(probability of use)。随着模型的应用和改进,发展出一些可以违背封闭模型假设的方法,比如可以容忍错误辨识或伪探测(Miller et al, 2011),解决在同一个样本单元重复探测调查不独立的问题(Guillera-Aroita, 2011)。

占域研究在野外的实现方式是开展重复的“探测到-未探测到”调查,该调查是基于位点水平的计数,而非个体水平。在占域分析中,探测到目标物种的位点占域状态是确定的,但是对于物种未被探测到的位点,占域状态是不确定的(物种有出现和不出现两种可能)。当探测率未被整合到探测-未探测的模型中时,由于计数(物种被探测到的位点数量)和所关注的参数(占据率)之间的关系未知,结论的可信度就大大降低。传统的占域估计(naive

occupancy)即探测到物种的位点所占的百分比因存在一些未知多变的因素而有偏差(Bailey et al, 2004), 往往阻碍了获取真实占据率的趋势从而影响对物种分布状态变化的准确评估。现代占域模型理论明确处理了未探测到的情况, 而且尽量对占据率和相关的动态参数提供无偏的估计(MacKenzie et al, 2006)。MacKenzie等(2002)基于最大似然法发展的占域模型, 基本思路是通过研究区域的单元样本多次调查, 记录目标物种是否被探测到(探测到记为1, 未探测到记为0), 而不是统计数量, 并构建每个抽样单元的调查历史。比如, 抽样单元*i*通过5次调查建立的调查历史为“00101”。考虑探测率的不完全性, 该历史记录的概率(Pr)为:

$$Pr(00101) = \psi(1-p_1)(1-p_2)p_3(1-p_4)p_5 \quad (1)$$

其中, ψ 表示占域率, p_1, p_2, p_3, p_4, p_5 表示5次的探测率。

对于探测历史为“00000”, 可能有两种原因: 一种是该样本单元被目标物种占据, 但在调查期间没有探测到, 还有一种可能就是该单元未被占据。该观测历史的概率可以表示为:

$$Pr(00000) = \psi(1-p_1)(1-p_2)(1-p_3)(1-p_4)(1-p_5) + (1-\psi) \quad (2)$$

占域模型通常用最大似然法求解, 如果占域概率受环境因素影响, 该模型可以表示为:

$$\logit(\psi_i) = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i2} + \dots + \beta_U x_{iU} \quad (3)$$

其中, ψ_i 表示采样单元*i*的占域概率, $x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{iU}$ 分别表示*U*个协变量, $\beta_0, \beta_1, \dots, \beta_U$ 为相应协变量的回归系数, 用来衡量协变量对占域概率的影响程度。

占域模型不仅解决了探测不完全的问题, 收集数据的过程也相对简单, 只需要“观测到-未观测到”数据, 并且取样形式多样, 数据来源广泛。可以直接观测动物(红外相机捕获的照片、样线、样方、毛皮、笼捕), 或观测代表物种出现的一些指标(如粪便、足迹、声音传感、毛发陷阱、环境DNA样本)(MacKenzie et al, 2006; Nichols et al, 2008)。此外, 占域调查比收集多度或密度信息需要投入的时间和经费少, 更容易在不同空间尺度上开展物种分布格局研究, 是一种经济有效的模型方法。

2 基于占域模型框架的红外相机数据收集、分析步骤和操作原则

2.1 野外相机布设

在占域模型应用框架下, 红外相机架设应遵循

随机原则或架设在最易观测到目标物种的位置, 相机之间的最小空间间距应大于目标物种的家域。布设相机前, 最好通过模拟确定需要投入的调查努力, 包括位点数量和重复调查次数(MacKenzie & Royle, 2005)。一般来说, 监测区域布设的红外相机总位点数最少保证40个, 理想情况下应多于100个(Shannon et al, 2014)。大多数易观测的物种, 每个位点的捕获日(相机工作天数)保证不少于30个, 如果观测率小于0.05, 应保证80-100个捕获日。对总捕获日来说, 对于大多数物种应大于1,000个, 稀少或观测率较低的物种应多于5,000个(Wearn & Glover-Kapfer, 2017)。调查周期依目标物种而定, 理想情况下应小于6个月, 以满足种群封闭条件。

2.2 建立观测历史

定时从野外收回数据, 对数据进行整理, 以筛选有效照片并鉴定物种。在此基础上提取占域模型数据分析所需要的信息, 必需的信息包括物种名称、拍摄位点和日期。根据重复采样的次数, 将以上数据转化为以采样单元(即样点或网格)为行名, 以重复调查次数为列名的0-1(未探测到-探测到)格式的数据。目前开发的如CamtrapR、CameraBase等软件可以帮助提取和管理红外相机数据(Scotson et al, 2017)。

另外, 可结合实际情况提取影响占域率和探测率的协变量信息。选择可以解释研究的科学问题和生态过程的协变量, 将可能造成占域率在空间上分布不均的环境因子作为影响占域的协变量, 如森林类型、海拔等。在空间或时间上导致探测率异质性的因素作为探测率的协变量, 如架设位置、相机型号、调查时间等信息(Burton et al, 2015)。

2.3 分析数据

最大似然估计是占域数据分析常用的统计方法, 常用参数化自助法来检验模型的拟合优度, 用赤池信息量准则(Akaike information criterion, AIC)的方法进行模型选择(MacKenzie & Bailey, 2004)。常用的窗口菜单化软件有PRESENCE (MacKenzie et al, 2006)和MARK (White & Burnham, 1999), 还有基于R软件开发的unmarked程序包(Fiske & Chandler, 2011)。复杂的模型通常需要用基于贝叶斯理论的BUGS编程语言, 用贝叶斯*p*值和查看后验分布来检验模型适合度, 用偏差信息量准则(deviance information criterion, DIC)进行模型选择, 常用的软

件有WinBUGS和JAGS (MacKenzie et al, 2017)。

3 应用案例：车八岭保护区花面狸的空间分布和影响因素研究

3.1 研究方法

车八岭国家级自然保护区(以下简称车八岭保护区)位于广东省韶关市始兴县东南部(114°09'04"-114°16'46" E, 24°40'29"-24°46'21" N),属南亚热带与中亚热带的过渡地带,动植物资源丰富。我们将保护区划分为80个1 km × 1 km的单元网格,每个网格作为占域分析的一个采样单元。网格内选取动物经常经过的地方设置1个红外相机观测位点。相机在野外的放置时间为2017年9-12月。

运用R软件中的unmarked软件包对数据进行占域分析。首先,将10 d作为一次重复调查,建立探测历史。以海拔范围、增强型植被指数(enhanced vegetation index, EVI)、坡度和距最近居民点的距离作为影响占域率的环境变量,以海拔范围和EVI作为影响探测率的协变量,分别建立占域模型。其中,海拔范围和坡度数据利用ASTER GDEM提取相机所在网格的信息,海拔范围为每个网格内最高点和最低点的高程差,EVI是基于Landsat 8全年无云数

据提取均值,距最近居民点的距离是根据“高分一号”卫星影像提取居民点信息然后在Arc GIS 10.4中测算获得。运用Pearson相关分析检验变量间的相关性,然后将不显著相关的变量随机组合建立候选模型,基于AIC值对候选模型排序,选择 $\Delta AIC \leq 2$ 的模型作为最优模型。如果最优模型多于1个,则采用模型加权平均的方法对结果进行综合分析(Burnham & Anderson, 2004)。模型的拟合优度通过对饱和模型1,000次参数化bootstrap获得。

3.2 结果与分析

2017年9-12月,车八岭保护区红外相机的总捕获日为1,201 d,80个相机位点中有78个正常工作,其中18个拍摄到花面狸,网格占域率为0.23。

对饱和模型进行拟合优度检验显示, $c-hat = 1.09$, $\chi^2 = 7,557.15$, $P = 0.34$,说明模型拟合良好。

通过选择,有3个模型作为最优模型(表1)。整体来讲,模型估计的花面狸探测率为0.13,占域率为0.56,是网格占域率的2.43倍。其中,花面狸的占域率随海拔范围的升高而下降($\beta = -1.82$),随EVI的增大缓慢增大($\beta = 0.06$);探测率随海拔范围的升高而升高($\beta = 1.29$),随EVI值的增大也缓慢升高($\beta = 0.04$)(表2,图1)。

表1 广东车八岭国家级自然保护区花面狸占域模型的选择结果($\Delta AIC \leq 2$ 的模型)

Table 1 Summary of model selection results for masked palm civet occupancy in the Guangdong Chebaling National Nature Reserve, showing estimated occupancy probability (ψ) and detectability (p) for the models with $\Delta AIC \leq 2$

模型 Model	K	AIC	ΔAIC	AIC权重 AIC weight	$\hat{\psi}$	\hat{p}
p (海拔范围) ψ (海拔范围) p (elevation range) ψ (elevation range)	4	267.61	0	0.30	0.55	0.13
p (海拔范围, EVI) ψ (海拔范围) p (elevation range, EVI) ψ (elevation range)	5	268.99	1.38	0.15	0.55	0.12
p (海拔范围) ψ (海拔范围, EVI) p (elevation range) ψ (elevation range, EVI)	5	269.11	1.51	0.14	0.58	0.13
模型平均 Model average					0.56	0.13

AIC为赤池信息量准则, ΔAIC 为AIC的差值, K指模型参数的数量。AIC, Akaike information criterion; ΔAIC , Relative difference between the best model and each other model in the set; K, Number of model parameters.

表2 基于环境变量估计值和标准误评估变量对花面狸占域率和探测率的影响

Table 2 Covariates influencing masked palm civet occupancy and detectability according to β -coefficients and associated standard errors (SE)

模型成分 Model component	协变量 Covariates	估计值 Estimate	标准误 SE	P
占域 Occupancy	截距 Intercept	0.38	0.85	0.66
	海拔范围 Elevation range	-1.82	1.02	0.07
	EVI	0.06	0.23	0.78
探测 Detection	截距 Intercept	-2.45	0.26	< 0.001
	海拔范围 Elevation range	1.29	0.30	< 0.001
	EVI	0.04	0.12	0.75

EVI为增强型植被指数。EVI, Enhanced vegetation index.

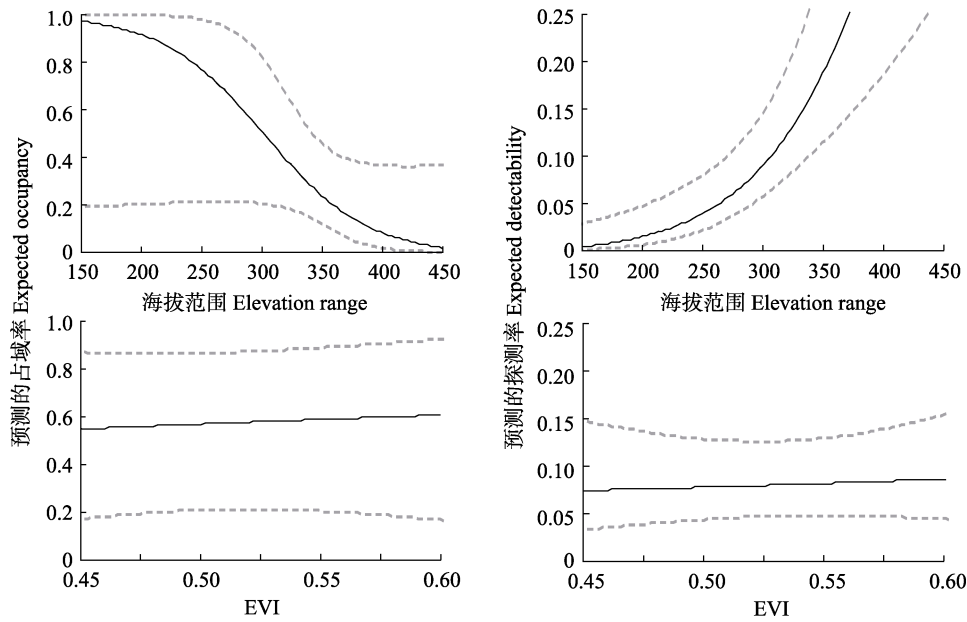


图1 基于最优模型预测的环境变量(海拔范围、EVI)对花面狸占域率和探测率的影响。EVI: 增强型植被指数。

Fig. 1 The effect of covariates (elevation range, EVI) on masked palm civet occupancy probability and detectability under top models. EVI, Enhanced vegetation index.

海拔范围可以在一定程度上代表一个网格内地形的平坦程度,海拔范围越大探测率越大,可能是因为地表不均一增加了动物行动的阻碍,因此增加了暴露在相机拍摄区域的几率;海拔范围越大占域率越小,说明花面狸喜欢出现在地形比较平坦的地方。探测率和占域率都随着EVI的增大而升高,推测是食物多或者阻碍多,导致动物行动变慢,探测率提升;EVI高的地方食物资源多可能是花面狸占域率高的原因。

4 展望

本文综述了占域模型在国内外的应用情况,介绍了其基本原理和数据收集处理的步骤和原则,并以车八岭保护区的花面狸为例展示了数据分析的基本流程。随着多年来模型的改进与发展,占域理论的应用领域也更加丰富。

基于长期监测数据的多季节占域模型(multiple-season occupancy models)可用于了解目标物种空间分布的动态变化,有效地指导保护实践(MacKenzie et al, 2006)。占域的变化速率或者改变趋势通常比某一时间点的占域水平更受关注,它往往是优化保护投入的基础。对于不同栖息地利用情况的变化也是物种-栖息地关系研究的重要内容。多季节的占域模型考虑了局部灭绝和定居等动态参数,

为理解影响占域状态变化的种群动态提供了模型框架(Royle & Kéry, 2007)。可通过变量模拟用于研究环境变量和管理行动对占域率变化、局部灭绝率和定居率的影响。

研究多物种的出现格局是生态学关注的重点之一,特别是辨识物种共同出现的非随机模式。多物种的占域模型可以利用探测到-未探测到的数据,在考虑不同物种的出现或影响因素的同时考虑不完全探测,研究物种共现的格局和机制(MacKenzie et al, 2004)。此类模型主要用于验证3类假说:(1)物种间共出现的水平;(2)所观测到物种的独立性;(3)观测到每个物种是否依赖于其他物种的出现(MacKenzie et al, 2006)。多物种占域模型可用于研究捕食者介导的物种共存机制,竞争物种间的相互作用和分布(Sollmann et al, 2012),决定多物种群落结构和动态的异质性因素等多个方面。该模型还可以扩展为多季节多物种占域模型,如用于了解入侵物种和本地物种间关系的研究,评估入侵物种的影响。

另一种多物种研究则主要关注区域内物种丰富度和多度的动态变化(Dorazio & Royle, 2005)。通常运用占域模型开展群落生态学研究有两种情况:一种是群落样本仅发生在相对较小的空间范围内的一个位点(或者较少数量的位点),主要用于分析该区域物种库中的物种出现在该位点的比例以及

比例和组成随着时间的变化,可以整合物种有关的变量,如体型大小、是否是本地种等特征。另一种情况是群落是在较大尺度的多个位点,这种情况比较常见,比如评估一组相似的物种在不同位点是否具有相似的占据率,可以整合物种和位点有关的变量(Ahumada et al, 2011)。群落水平的占域研究,包括估计丰度和群落的重叠度(Dorazio & Royle, 2005; Tobler et al, 2015),建立以单个个体为基础的物种累积曲线(Dorazio et al, 2006),决定栖息地和景观变量对丰度的影响(Kéry & Royle, 2008, 2009; Russell et al, 2009),栖息地变量对群落内物种占域动态的影响(Ruiz-Gutiérrez et al, 2010)。

随着理论的不断发展和完善,占域模型广泛应用在不同研究对象不同尺度的研究中,占域所代表的生态学意义也受到更多人的关注。尽管一些研究认为占域是多度(动物个体数量)的一个函数,相关参数决定了动物如何在环境中分布的动态过程,许多研究也证实占域和多度之间具有稳健的关系(Clare et al, 2015; Linden et al, 2017),但是需要指出的是,占域仅是分布的量度而非多度,它可能是一个不敏感的多度变化指数,有时会错误地解读多度的变化。比如占域率的改变可能是因为家域或分布范围的变化,多度不一定改变;当衡量占域的尺度大于个体家域面积时,多度变化不一定引起占域率变化(Efford & Dawson, 2012; Steenweg et al, 2018)。因此,在实际应用中还应注意观测尺度对占域的影响以及解释结果时的准确性。

致谢: 感谢广东省车八岭国家级自然保护区管理局对红外相机监测工作的大力支持,并提供案例分析数据。

参考文献

- Ahumada JA, Silva CE, Gajapersad K, Hallam C, Hurtado J, Martin E, McWilliam A, Mugerwa B, O'Brien T, Rovero F (2011) Community structure and diversity of tropical forest mammals: Data from a global camera trap network. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2703–2711.
- Alexander JS, Shi K, Tallents LA, Riordan P (2015) On the high trail: Examining determinants of site use by the endangered snow leopard *Panthera uncia* in Qilianshan, China. *Oryx*, 50, 231–238.
- Bailey LL, Simons TR, Pollock KH (2004) Spatial and temporal variation in detection probability of *Plethodon* salamanders using the robust capture-recapture design. *Journal of Wildlife Management*, 68, 14–24.
- Bu HL, Wang F, McShea WJ, Lu Z, Wang DJ, Li S (2016) Spatial co-occurrence and activity patterns of mesocarnivores in the temperate forests of Southwest China. *PLoS ONE*, 11, e0164271.
- Burnham KP, Anderson DR (2004) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edn. Springer, New York.
- Burton AC, Neilson E, Moreira D, Ladle A, Steenweg R, Fisher JT, Bayne E, Boutin S, Stephens P (2015) Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52, 675–685.
- Clare JDJ, Anderson EM, Macfarland DM (2015) Predicting bobcat abundance at a landscape scale and evaluating occupancy as a density index in central Wisconsin. *Journal of Wildlife Management*, 79, 469–480.
- Dorazio RM, Royle JA (2005) Estimating size and composition of biological communities by modeling the occurrence of species. *Journal of the American Statistical Association*, 100, 389–398.
- Dorazio RM, Royle JA, Soderstrom B, Glimskar A (2006) Estimating species richness and accumulation by modeling species occurrence and detectability. *Ecology*, 87, 842–854.
- Efford MG, Dawson DK (2012) Occupancy in continuous habitat. *Ecosphere*, 3, 1–15.
- Eraud C, Boutin JM, Roux D, Faivre B (2007) Spatial dynamics of an invasive bird species assessed using robust design occupancy analysis: The case of the Eurasian collared dove (*Streptopelia decaocto*) in France. *Journal of Biogeography*, 34, 1077–1086.
- Falke JA, Bailey LL, Fausch KD, Bestgen KR (2012) Colonization and extinction in dynamic habitats: An occupancy approach for a Great Plains stream fish assemblage. *Ecology*, 93, 858–867.
- Ferraz G, Nichols JD, Hines JE, Stouffer PC, Bierregaard RO, Lovejoy TE (2007) A large-scale deforestation experiment: Effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science*, 315, 238–241.
- Fiske IJ, Chandler RB (2011) Unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43, 1–23.
- Guillera-Arroita G (2011) Impact of sampling with replacement in occupancy studies with spatial replication. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 401–406.
- Karanth KU, Gopalaswamy AM, Kumar NS, Vaidyanathan S, Nichols JD, MacKenzie DI (2011) Monitoring carnivore populations at the landscape scale: Occupancy modelling of tigers from sign surveys. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1048–1056.
- Kéry M, Guillera-Arroita G, Lahoz-Monfort JJ (2013) Analysing

- and mapping species range dynamics using occupancy models. *Journal of Biogeography*, 40, 1463–1474.
- Kéry M, Royle JA (2008) Hierarchical Bayes estimation of species richness and occupancy in spatially replicated surveys. *Journal of Applied Ecology*, 45, 589–598.
- Kéry M, Royle JA (2009) Inference about species richness and community structure using species-specific occupancy models in the national Swiss breeding bird survey MHB. In: *Demographic Processes in Marked Populations* (eds Thomson DL, Cooch EG, Conroy MJ), pp. 639–656. Springer, New York.
- 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.]
- Linden DW, Fuller AK, Royle JA, Hare MP (2017) Examining the occupancy–density relationship for a low-density carnivore. *Journal of Applied Ecology*, 54, 2043–2052.
- Linkie M, Dinata Y, Nugroho A, Haidir IA (2007) Estimating occupancy of a data deficient mammalian species living in tropical rainforests: Sun bears in the Kerinci Seblat region, Sumatra. *Biological Conservation*, 137, 20–27.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE (2006) *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. Academic Press, San Diego.
- MacKenzie DI, Bailey LL (2004) Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural Biological and Environmental Statistics*, 9, 300–318.
- MacKenzie DI, Bailey LL, Nichols JD (2004) Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology*, 73, 546–555.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Hines JE, Knutson MG, Franklin AB (2003) Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 84, 2200–2207.
- 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.
- MacKenzie DI, Nichols JD, Royle JA, Pollock KH, Bailey LL, Hines JE (2017) *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*, 2nd edn. Academic Press, San Diego.
- MacKenzie DI, Royle JA (2005) Designing occupancy studies: General advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology*, 42, 1105–1114.
- Miller DA, Brehme CS, Hines JE, Nichols JD, Fisher RN (2012) Joint estimation of habitat dynamics and species interactions: Disturbance reduces co-occurrence of non-native predators with an endangered toad. *Journal of Animal Ecology*, 81, 1288–1297.
- Miller DA, Nichols JD, McClintock BT, Grant EHC, Bailey LL, Weir LA (2011) Improving occupancy estimation when two types of observational error occur: Non-detection and species misidentification. *Ecology*, 92, 1422–1428.
- Nichols JD, Bailey LL, Talancy NW, Grant EHC, Gilbert AT, Annand EM, Husband TP, Hines JE (2008) Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1321–1329.
- O’Connell AF, Talancy NW, Bailey LL, Sauer JR, Cook R, Gilbert AT (2006) Estimating site occupancy and detection probability parameters for meso- and large mammals in a coastal ecosystem. *Journal of Wildlife Management*, 70, 1625–1633.
- Peterman WE, Rittenhouse TAG, Earl JE, Semlitsch RD (2013) Demographic network and multi-season occupancy modeling of *Rana sylvatica* reveal spatial and temporal patterns of population connectivity and persistence. *Landscape Ecology*, 28, 1601–1613.
- Pilliod DS, Goldberg CS, Arkle RS, Waits LP (2013) Estimating occupancy and abundance of stream amphibians using environmental DNA from filtered water samples. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 1123–1130.
- Rovero F, Martin E, Rosa M, Ahumada JA, Spitalè D (2014) Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data. *PLoS ONE*, 9, e103300.
- Royle JA, Kéry M (2007) A Bayesian state-space formulation of dynamic occupancy models. *Ecology*, 88, 1813–1823.
- Ruiz-Gutiérrez V, Zipkin EF, Dhondt AA (2010) Occupancy dynamics in a tropical bird community: Unexpectedly high forest use by birds classified as non-forest species. *Journal of Applied Ecology*, 47, 621–630.
- Russell RE, Royle JA, Saab VA, Lehmkühl JF, Block WM, Sauer JR (2009) Modeling the effects of environmental disturbance on wildlife communities: Avian responses to prescribed fire. *Ecological Applications*, 19, 1253–1263.
- Santulli G, Palazon S, Melero Y, Gosálbez J, Lambin X (2014) Multi-season occupancy analysis reveals large scale competitive exclusion of the critically endangered European mink by the invasive non-native American mink in Spain. *Biological Conservation*, 176, 21–29.
- Scotson L, Johnston LR, Iannarilli F, Wearn OR, Mohd-Azlan J, Wong WM, Gray TNE, Dinata Y, Suzuki A, Willard CE, Frechette J, Loken B, Steinmetz R, Moßbrucker AM, Clements GR, Fieberg J, Rowcliffe M, De Angelo C (2017) Best practices and software for the management and sharing of camera trap data for small and large scales studies. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 3, 158–172.
- Shannon G, Lewis JS, Gerber BD (2014) Recommended survey designs for occupancy modelling using motion-activated cameras: Insights from empirical wildlife data. *PeerJ*, 2,

- e532.
- Sollmann R, Furtado MM, Hofer H, Jacomo ATA, Torres NM, Silveira L (2012) Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mammalian Biology*, 77, 41–46.
- Steenweg R, Hebblewhite M, Whittington J, Mckelvey K, Lukacs P (2018) Sampling scales define occupancy and the occupancy–abundance relationship in animals. *Ecology*, 99, 172–183.
- Tobler MW, Zúñiga A, Carrillo-Percegué SE, Powell GVN, Lukacs P (2015) Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap data. *Journal of Applied Ecology*, 52, 413–421.
- Wan YQ, Wu J, Mo YM, Wu ZJ, Li GF, Xu HG (2017) Distribution and site occupancy analysis of 11 species of amphibians in Guangxi. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 33, 281–287. (in Chinese with English abstract [万雅琼, 吴军, 莫运明, 武正军, 李桂芬, 徐海根 (2017) 广西11种两栖动物的分布及占域分析. *生态与农村环境学报*, 33, 281–287.]
- Wang F, McShea WJ, Wang DJ, Li S (2015a) Shared resources between giant panda and sympatric wild and domestic mammals. *Biological Conservation*, 186, 319–325.
- Wang TM, Royle JA, Smith JLD, Zou L, Lu XY, Li T, Yang HT, Li ZL, Feng RN, Bian YJ, Feng LM, Ge JP (2018) Living on the edge: Opportunities for Amur tiger recovery in China. *Biological Conservation*, 217, 269–279.
- Wang Y, Allen ML, Wilmers CC (2015b) Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. *Biological Conservation*, 190, 23–33.
- Wearn OR, Glover-Kapfer P (2017) Camera-trapping for Conservation: A Guide to Best-Practices. WWF-UK, Woking, United Kingdom.
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, 120–139.
- Zipkin EF, DeWan A, Royle JA (2009) Impacts of forest fragmentation on species richness: A hierarchical approach to community modelling. *Journal of Applied Ecology*, 46, 815–822.

(特邀责任编辑: 李晟 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 花面狸占域模型分析数据

Appendix 1 Data for masked palm civet occupancy models
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018195-1.txt>

附录2 花面狸占域模型分析R代码

Appendix 2 R code for masked palm civet occupancy models
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018195-2.txt>