

相机陷阱在野生动物种群生态学中的应用*

李 勤¹ 邬建国^{1,2} 寇晓军^{1**} 冯利民¹

(¹北京师范大学生命科学学院, 北京 100875; ²School of Life Sciences & Global Institute of Sustainability, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-4501, USA)

摘 要 种群参数估计及空间分布格局是动物生态和保护生物学领域的重要目标之一. 最近十几年来, 相机陷阱(camera trap)作为野外调查的一种非损伤性技术手段, 在传统调查方法难以实现的情况下表现出极大优势, 被广泛应用于野生动物生态和保护学研究中. 相机陷阱所获取的动物出现数据为野生动物种群提供了极其重要的定量信息. 本文从相机陷阱工作原理出发, 主要阐述了目前在种群生态学中较为成熟的两类针对具有或不具有天然个体标志物种的模型原理及应用: 1) 种群密度和种群数量估计; 2) 空间占据率估计. 论文特别关注了模型发展的逻辑过程、依赖的假定、使用范围、仍然存在的问题以及未来发展方向. 最后, 本文综合分析了相机陷阱在种群参数估计应用中还需注意的问题, 以及其在种群动态和生物多样性研究等方面的发展潜力.

关键词 相机陷阱 种群生态学 野外调查 密度估计 占据率

文章编号 1001-9332(2013)04-0947-09 **中图分类号** Q958.1 **文献标识码** A

Applications of camera trap in wildlife population ecology. LI Qin¹, WU Jian-guo^{1,2}, KOU Xiao-jun¹, FENG Li-min¹ (¹College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ²School of Life Sciences & Global Institute of Sustainability, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-4501, USA). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(4): 947-955.

Abstract: Population parameter estimation and spatial distribution pattern are the main issues in animal ecology and conservation biology. In recent decades, camera trap as a non-invasive technique in field survey has been widely used in wildlife ecology and conservation research, and showed its great superiority under the conditions of traditional survey methods difficult to achieve. The animal presence data collected by camera trap can provide extremely valuable quantitative information on wildlife populations. In this review, the operational principles of camera trap were introduced to provide an intuitive understanding of this technique, and then, the applications of this technique in two main fields of population ecology, *i. e.*, population density and abundance estimation and spatial occupancy estimation for the species with or without natural unique individual markings, were discussed, with special attention to the logic of development, assumptions, limits in application, challenges, and future directions of model development. Finally, the important aspects which should be kept in mind when using camera trap in estimating wildlife population parameters as well as the potential capacities of camera trap in the researches of population dynamics and biodiversity, were comprehensively analyzed.

Key words: camera trap; population ecology; field survey; density estimation; occupancy.

动物生态学的研究往往离不开针对目标物种的野外实地观测, 并对种群数量、种群密度和出生死亡率等种群参数进行估计. 以往研究中较常使用的野外监测方法包括: 1) 直接观测动物个体来估计目

标物种的种群数量; 2) 观测动物痕迹(sign), 比如对毛发、粪便、足迹等进行间接观测, 目标是建立目标物种痕迹出现率和种群参数间的关系^[1]. 对不同类的物种而言, 在有蹄类等处于中等或较高种群密度的情况下, 往往按照一定设计进行直接的个体观测(不需要鉴定个体)进而进行种群数量和密度的估计; 但在针对种群密度较低、家域面积较大的大

* 国家科技基础性工作专项(2006FY210100)资助.

** 通讯作者. E-mail: xj_kou@bun.edu.cn

2012-07-06 收稿, 2012-12-17 接受.

型兽类时,尤其对行踪隐蔽的猫科物种来说,直接的观察往往难以实现. 由于人力物力有限的缘故,实地的监测工作往往选择较为经济的观测动物痕迹的方式来间接估计种群参数. 因此,得到高精度的估计结果成为研究过程中最为艰难的一环.

相比传统的野外动物监测方法,相机陷阱调查法(camera trapping)具备众多优势: 1)最重要的一点,它是一种非损伤性手段. 相比传统的观察者直接在野外肉眼观测,或给动物佩戴无线电项圈,或给动物体内植入芯片等技术来说,相机陷阱(camera trap)对于动物而言没有侵入伤害,其影响是最低的,同时也将对目标物种的生境干扰降到了最低程度; 2)该技术容易学习,在实际观察中需要安装、定时查看、回收胶卷(或更换存储卡)和更换电池等过程,需要较少的人力消耗,并在长期研究中节约成本; 3)该技术可以应对各种天气和地形等环境因子的变化,并且全天候工作,可以收集到传统方式难以收集到的信息,例如动物在夜里的活动; 4)通过照片内容对物种鉴定,相比观测员野外直接鉴定物种更为客观,相比野外直接观测时存在的观测员之间的可靠性差异(野外监测工作的最大限制)来说误差更小; 5)日期和时间可以同时的照片上显示,可为研究动物行为方式等问题提供了更多可靠信息; 6)随着针对有或没有天然个体标志的动物模型的改进和发展,为将来通过该技术进行野生动物研究提供了更大的空间. 因此,在近 20 多年来,相机陷阱成为野外研究中一个有效的工具.

但是,相机陷阱的应用除了众多周知的相机费用投资仍然昂贵、相机拍摄的不稳定性、野外相机维护困难等问题外,定量估计相机数据需要满足的统计假设、数据质量要求以及观测强度等方面的要求等也十分关键. 笔者在本文中侧重相机陷阱在野生动物种群生态学定量研究中的统计模型及其应用.

1 自动感应相机系统的分类及工作原理

自动感应相机系统可以在无人操作的情况下,对动物出现做出感应而进行拍照. 早期使用的相机系统类型有机械式(mechanical)和定时触发式(time-lapse)^[2]. 机械式相机系统包含隐藏在地面隐蔽物内能感受动物重力的装置,由此触发相机拍照;定时触发式相机系统则根据提前设定好的时间间隔进行定时拍照,常用于行为研究. 红外感应相机(infrared-triggered camera system)是随着电子元件和感应技术发展而出现和普及的,是目前应用最为

广泛的一种自动装置. 相比另外两种相机系统,红外感应相机使用上更加简单便利,能在获得质量较高照片的同时更为高效和节省,因此最近十多年,出现了大量以红外感应相机来进行相机陷阱的生态学研究. 红外感应相机系统分为主动式(active)和被动式(passive)两类^[2].

主动式红外感应相机的结构包括:红外线发射器、红外线接收器、相机、传导线等. 当有动物从相机前经过时,其身体将红外线发射器和接收器之间的红外线光束切断,因此触发相机拍照进行记录. 目前主要使用的主动式相机系统型号有 TrailMaster 1050 和 TrailMaster 1550(Goodson & Associates Inc., KS, USA). 其中 TrailMaster 1550 还具有记录事件次数的功能,可以在放置相机之前粗略估计某地点动物数量的多少,进而决定是否放置相机.

与主动式相机相比,被动式红外感应相机在结构组成上要简单,使用更为广泛. 相机和红外感应器一体,由防水外壳所包裹. 红外感应器对相机前一定面积的扇形区域进行探测,感应区域内热量和光线的变化. 若有动物进入该区域,引起该区域光热的改变,触发红外感应器所接收因而触发相机进行拍照. 目前主要使用的型号有 TrailMaster 550(Goodson & Associates Inc., KS, USA)、CuddeBack(原 DeerCam, Non Typical Inc., WI, USA)、Buckshot(Foresites Inc., LA, USA)、CamTrakker(CamTrak South Inc., GA, USA)等,以上相机系统均使用胶卷相机,近几年也逐渐出现了使用数码相机的相机系统,使得相机存储功能更加强大,同时存储卡的重复利用极大降低了以往胶卷的成本,如 CamTrakker MK-8、MK-10(CamTrak South Inc., GA, USA)等. 随着生产工艺的改进,以及我们的使用经验,国产被动式红外感应相机,如 SG550、SG560、Ltl5210、Ltl6210,也能够满足野外调查研究的需要.

2 相机陷阱在野生生态学研究中的应用

自动感应相机系统(auto-trigger camera system)在动物生态学研究中有着很长的历史. 19 世纪末期出现第一张动物触发照片,20 世纪中期自动感应相机系统开始广泛用于野生动物调查,红外感应相机在 20 世纪 80 年代出现,并于 90 年代广泛应用于生态学研究. 目前相机陷阱的应用范围非常广泛,包括行为生态学(巢穴占据、哺育行为、筑巢行为等),种群生态学(种群密度等参数),以及在某一

地区发现从未被记录的新物种或建立某地区的物种名目等^[3-4]. Karanth 等^[5-6]在印度多个自然保护区设置相机陷阱对孟加拉虎 (*Panthera tigris tigris*) 进行监测, 采用标记重捕获模型 (capture-recapture model, CR) 进行种群密度估计. Jacobson 等^[7]使用相机陷阱调查白尾鹿 (*Odocoileus virginianus*), 并根据雄鹿鹿角和其他形态特征进行个体鉴定. Rovero 等^[8]同时使用相机陷阱和直接观察的办法, 在坦桑尼亚观察到了 4 种有蹄类动物, 分别记录了捕获照片数及捕获率, 将其与行走记录做了对比, 并指出数据太少不能用来做统计分析, 但至少表明相机陷阱是个有用的工具, 在相对多度、密度及变化趋势等种群参数估计方面具有潜能. Rovero 等^[9]于 2002—2005 年在乌德宗瓦山通过多种观测动物的方法, 尤其包括相机陷阱, 收集了多种哺乳动物信息, 展现了相机陷阱法对森林哺乳动物的有效记录. Tobler 等^[10]在使用相机陷阱法对热带雨林中大中型陆栖哺乳动物的研究中发现, 在两处不同研究区内不同生物量的动物表现出物种特异的捕获频率 (capture frequency), 小型动物具有较低的捕获概率. Can 等^[11]利用相机陷阱在土耳其收集哺乳动物信息, 并发现了几种通过其他调查方式没有发现的物种. Rowcliffe 等^[12]针对没有个体标识无法应用捕获重捕获方法进行研究的有蹄类, 应用相机陷阱进行了密度估计. 最近几年, 相机陷阱也逐渐被应用到占据率模型 (occupancy model) 的研究中来.

国内近十多年来, 陆续有学者使用红外感应相机在野外布设相机陷阱进行调查, 主要包括两方面的内容. 一方面是应用相机陷阱针对某一地区进行野生动物调查, 例如: 马世来和 Harris^[13]首先在云南高黎贡山地区应用红外触发相机进行野生动物自动探测拍照试验; 裴家骥^[14-15]在台湾林区调查鼠类的行为以及森林动物空间分布; 冯利民等^[16]在云南西双版纳地区应用相机陷阱对野生动物进行监测; Wang 等^[17]应用红外感应相机在四川唐家河自然保护区监测野生动物并对保护效果进行评估, 认为相机陷阱是一种针对某一地区进行快速调查的有效手段; 刘芳等^[18]在北京松山自然保护区应用相机陷阱调查野生动物, 并探究了拍摄率的时空差异; 武鹏峰等^[19]在陕西观音山自然保护区应用相机陷阱调查了兽类的相对丰富度, 并探究了各物种的行为规律. 另一方面是应用相机陷阱针对某一种或一类特定目标物种进行监测, 例如: 卢学理等^[20]使用自行研发的自动感应照相系统在陕西长青自然

保护区针对大熊猫 (*Ailuropoda melanoleuca*) 进行调查, 并在其分布区获取了多种野生动物信息; 马鸣等^[21]在天山地区对雪豹 (*Panthera uncia*) 进行了监测, 记录了拍摄率并根据个体鉴定估计其个体数; 何佰锁等^[22]在陕西长青自然保护区使用相机陷阱记录了大熊猫的季节活动规律和保护区内的人为干扰状况. 濒危野生动物, 尤其难以被直接观测的大型猫科动物, 也被红外感应相机捕获了珍贵的图像资料, 例如: 李志兴^[23]获得第一张利用红外触发相机所拍摄的野生东北虎 (*Panthera tigris altaica*) 照片; Feng 等^[24]在中国境内第一次拍摄到清晰的野生远东豹 (*Panthera pardus orientalis*) 活体照片. 但上述研究大多局限于获得某地区的某种或多种野生动物的信息, 国内应用相机陷阱进行野生动物种群参数的定量研究仅见于 Li 等^[25]使用相机陷阱法在四川王朗和卧龙自然保护区对雉类动物进行占据率和探测概率的估计.

随着红外感应相机捕获所得到的动物出现数据受到重视, 人们已经开始深入探究如何分析该数据来获得野生动物种群的定量推断, 解释其生态学意义, 例如对种群参数或者空间分布的估计, 进而为野生动物保护及管理决策的制定提供科学依据.

3 相机陷阱用于野生动物种群参数估计的统计模型

目前, 相机陷阱用于野生动物种群参数估计的统计模型主要包括: 对种群密度的估计模型和种群空间分布占据率模型. 其中, 种群密度估计可进一步划分为具有天然标记物种的捕获-重捕获模型, 和不具天然标记的物种的相机-个体随机相遇模型. 下面对这些统计模型的基本原理、发展过程、统计假设、使用范围的研究进展进行综述.

3.1 相机陷阱在种群数量和种群密度估计方面的统计模型

3.1.1 具有天然标记物种的捕获-重捕获法 使用红外感应相机结合标记重捕获模型的实地研究也被称为栅格陷阱研究 (trapping-grid study)^[4], 从 Karanth^[5]在印度孟加拉虎保护区针对老虎种群的首次应用, 到目前已经发展成为一种针对具有天然标记物种进行种群参数估计的标准化方式, 主要针对虎、豹等猫科动物. 其主要框架是: 在研究区内根据红外感应相机点获得的观测数据, 形成目标物种的个体捕获历史记录, 结合标记重捕模型, 估计相机捕获概率, 并估计种群数量和密度. 该方法的特点之一是考虑到了使用红外感应相机方法对目标种

群进行拍照的捕获概率 (capture probability). 另一特点是, 通过设置成对相机对目标物种进行身体两侧同时拍照, 根据一个动物个体成对照片进行个体鉴定, 这种通过天然标记 (例如老虎的纹路、豹的斑点等) 的非伤害方法可以直接完成传统标记-重捕方法中需要捕获物种进行人为标记的过程. 借助标记-重捕模型, 可以对捕获概率和其他种群参数的变异来源进行分析推测^[26-27].

标记-重捕模型早期应用于封闭种群, 整体研究时间较短, 通常不超过 1 年, 包括多个较短监测周期. 从整个研究周期内获得的捕获历史记录来估计物种的捕获概率、种群数量和种群密度. 通常使用的程序是 CAPTURE (<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/capture.shtml>). 该方法通常有两个前提假定, 一是种群封闭, 二是捕获概率的变异来源. 种群封闭包含地理封闭 (geographic closure) 和种群封闭 (demographic closure) 两层假定. 不论对封闭种群, 还是开放种群, 都要求严格的地理封闭; 但在标记个体和未标记个体间死亡率无差异的条件下, 可放宽对种群封闭的要求. 后者是无出生死亡和迁入迁出, 通过取样时间长短来控制, 对于老虎而言, 通常为 30 ~ 60 d^[5]. 捕获概率的变异来源包括物种个体的差异 (heterogeneity, h)、捕获事件的时间差异 (time, t) 及个体对捕获事件的反应 (trap/behavior response, b). 由此构建出的模型有 8 类, 包括 1 类零变异来源、3 类单变异来源和 4 类混合来源. 此外, 该方法要求取样区域内每个个体都具有非零捕获概率 (non-zero probability), 这通过在取样地内不设置空缺来实现, 根据物种家域面积的变异范围来决定相机安置点之间的距离, 对于孟加拉虎此距离通常为 2 ~ 10 km^[5-6].

收集的数据通过 CAPTURE 程序中的模型拟合度检验 (goodness-of-fit test)、模型选择标准值 (model selection criteria value) 和模型间比较 (between-model test), 从这 8 类模型中选择出最能解释目标物种的捕获历史记录的最佳模型. 大多情况下, 捕获概率不变的模型 M_0 具有最高的适合度, 但考虑到样本小、研究动物个体有捕获概率差异以及对相机陷阱的不同反应, 此类研究对象通常为具有领域行为的物种. 捕获概率恒定不变的假设难以被接受, 因此被接受的模型常常是以物种个体差异为来源的模型 M_h . 对孟加拉虎的多项研究报告均接受 M_h 作为最佳模型^[5-6, 28-30]. 软件在处理数据后能得出捕获概率和种群大小的估计值. M_h 模型的置信区间比

零变异来源模型 M_0 宽, 更可能包括了种群大小的真实值. 此外, 从猎物承载力来估算的种群大小更接近 M_h 的结果, 从另一方面肯定了 M_h 的可信度^[5-6]. 通常情况下, 由于物种幼体的捕获概率很小, 因此根据 M_h 所估计的种群大小结果主要是对物种成体和亚成体的客观估计^[5-6, 28].

在种群数量的基础上, 计算种群密度需要考虑研究区面积. 实际野地研究中的取样面积 (sampled area) 往往不同于取样种群实际占据的有效面积 (effective area). 因此, 在符合相机陷阱栅格布局的试验设计的前提下, 估计了有效面积后才能得到密度的准确估计. Karanth^[5] 在首次研究中选择了最适合老虎出现的点作为相机陷阱布设点, 由此估算的研究面积只能用来计算种群的粗略密度, 不能进行精确严格的估算. 在之后的研究中较常使用的计算方法是在设置的相机点中选择最外围的相机构成一个多边形, 然后在其外围再加上一定宽度的边缘区 (a boundary strip/或缓冲带 buffer) 来构成有效面积. 对边缘区的宽度的计算有多种方式, 较为广泛使用的是设定为研究对象平均最大移动距离的一半 ($1/2MMDM$)^[6].

在使用相机陷阱结合捕获-重捕获模型进行印度老虎种群数量估计并进一步完善了研究设计和分析过程后, 他人将该方法应用到其他地区以及其他物种, 如对老虎其他亚种^[31-32]、美洲豹 (*Panthera onca*)^[33-34]、豹^[35]、豹猫 (*Prionailurus bengalensis*)^[36] 等物种进行种群参数估计.

种群封闭的前提假定在观测周期较长 (长期定位研究) 的相机陷阱研究中一般很难得到满足, 因此在封闭种群的标记-重捕研究的基础上进行改进, 处理研究周期较长所造成的种群不封闭性的影响. 其基本思想是: 把研究周期分为主时段 (primary period) 和次时段 (secondary period)^[26-27]. 次时段的设定与针对封闭种群研究周期内的多个较短监测周期一致; 一个自然年内的多个次时段组成一个主时段. 一个主时段内的目标物种捕获历史记录可以估计该主时段内封闭种群数量和密度, 即相当于进行一次针对封闭种群的研究. 多个自然年则会出现多个主时段, 所构成的捕获历史记录可以反映出研究区内目标物种的种群数量和密度随时间的变化, 此外还可以估计种群存活率、年增长率、密度年增长率和瞬时外迁概率等种群参数, 由此反映种群动态变化^[29].

标记-重捕模型除了对于种群封闭性敏感性很

高的特点以外,捕获事件(拍照闪光)是否影响拍照动物个体再次被捕获的概率(逃避或喜好闪光)也对种群密度估计影响较大。其次,动物的家域行为,特别是家域范围特别有限的动物(趋向于多次被同一相机捕获),很难满足个体在种群中充分随机的假定,因此会导致对种群大小或密度的低估。然而,该方法对于相机布设的空间位置随机性的敏感性相对较低^[28-30]。

由于红外感应相机结合标记-重捕的方法只能将目标物种定为具有天然个体标志可被个体鉴定的物种,使得该方法的应用受到了很大局限。而在野外进行研究时常常捕获到大量鹿、野猪等有蹄类动物的照片,但很难通过照片进行准确的个体鉴定,因此,在红外感应相机广泛使用的同时,对捕获率的分析开始受到重视。

3.1.2 不具天然标记的物种的密度估计 捕获率被定义为动物照片数和所需捕获总天数之间的比例(photo-graphic rate),有两种表达方式:一是照片比率,单位为天/张(camera days per photograph),指获得一张动物照片的平均花费天数;另一是相反的比率,为捕获率(trapping rate),单位为张/天(或张/100天, captures per 100 trapping days),为每100天内平均捕获的动物照片数。

根据直觉判断,种群数量上升,则意味着动物和相机相遇的概率会增大,那么相机捕获到动物的次数也就随之上升。Karanth^[6]应用捕获率对豹进行了粗略的估计。Carbone等^[37]首次使用这两种表达方式作为种群数量的指数,试图建立物种的独立照片捕获事件(independent event)和物种密度之间的关系;他从其他研究者的19个针对老虎的相机陷阱研究数据中得出的老虎密度及其捕获率进行回归分析得出密度与捕获率相关的结论,并利用二维气体模型(two-dimension gas model)进行老虎运动模拟,得出密度和捕获率,其回归分析结果与观察结果一致。然而Jennelle等^[38]质疑该分析结果,指出其密度结果是由捕获个体数/采样面积得出,因而密度和捕获率两者之间不独立,其相关关系并不真实。O'Brien等^[31]在研究印尼BBSNP保护区内苏门答腊虎(*Panthera tigris sumatrae*)及其猎物种群状态并分析老虎种群下降原因时,首次将捕获率和独立的密度估计结果进行相关性分析,其中老虎的密度通过标记-重捕模型进行估计,猎物的密度通过样线调查进行估计;指出捕获率可以作为对种群数量或者种群密度的一个有效可靠的指数。

将捕获率作为种群数量指数还存在的一个重要问题是没有考虑捕获概率。Rowcliffe等^[12,39]提出了一个基于二维气体模型的随机相遇模型(random encounter model, REM)来估计种群密度,并分析了可能影响相机陷阱敏感性的因素。该方法的最大优势是可以应用到不具天然个体标志的物种,比如可以应用于大量有蹄类动物,极大地扩展了相机陷阱量化研究的范围。

二维气体模型源于物理学研究,描述气体分子碰撞的机理。生物学家借用该模型来描述动物个体之间、动物与人之间、精卵相遇等事件的相遇率。在生态学上,在已知动物运动参数的基础上,该模型常被作为零模型(null model)来进行假设检验^[40]。REM则是在已知动物和相机相遇率的基础上,反过来推算种群参数——密度。将动物个体假设为理想的气体分子的前提下,REM对模型的假定条件为:1)动物在研究区内随机运动,个体之间相互独立;2)动物与相机的相遇(即被相机捕获到照片)被认为是一次独立事件;3)种群封闭,即种群数量在监测期内不变。该模型的基本原理是:两个个体在二维平面内运动时,两者在一定时间内相遇的概率等于该两个个体运动时所覆盖的面积和二维平面整体面积之比,即概率等于面积比。在动物随机运动的假定条件下,动物被静止的探测区所捕获的概率等于动物静止时探测区以一定宽度、以与动物运动速度相同的速度进行运动时捕获到静止动物个体的概率。因此,在一定面积的研究区内,具有一定密度的动物种群被具有扇形探测区域的静态相机陷阱所捕获,通过积分可得到捕获次数(相遇次数, y)和种群密度(D)的关系表达式: $D = (y/t) \pi / [vr(2 + \theta)] g^{[12]}$ 。

REM的4个模型参数为:红外感应相机扇形探测区域半径 r ;扇形探测区夹角 θ ;单位时间内动物运动速度 v (一般以天为单位);以及野生动物集群大小 g 。捕获次数 y 和监测期时间长度 t 由野外试验获得。要注意的是:当夹角角度为0的时候,该密度公式等同于Stephens等^[41]提出的FMP公式(Formozov-Malyshv-Pereleshin formula)。FMP公式是采用样线调查物种痕迹(主要为足迹链)时基于捕获概率进行种群密度估计的一种方法。

Rowcliffe等^[12]在英格兰南部野生动物公园一方面使用相机陷阱并应用该模型进行了4种物种(其中2种有蹄类)的密度估计,另一方面进行样线调查获得了密度的另一估计结果。基于两种方法所

得结果的相关性,该模型被认为是一种可靠的方法. Rovero 等^[42]第一次把 REM 应用到了野外条件,同时对捕获率也进行了进一步研究,认为 O'Brien 等^[31]对捕获率的研究中由于掺杂多个物种,使得来自不同个体大小、兽径使用、日运动距离等因素均会对捕获率造成影响,捕获率的方差没有得到控制.因此在野外研究中若只针对一个物种,可以使不同物种所带来的捕获率的协方差得到最小化.其研究结果表明相机陷阱所获得的捕获率和样线调查所获得密度估计具有相关性,同时 REM 估计所得的密度估计比样线调查所得密度估计稍高.

REM 不需要像标记-重捕模型那样考虑物种的家域范围,因此可以在一个较大的范围内进行监测.但同时要满足模型中关于随机运动的假设,相机最好随机布置,所以在野外试验中不能简单地将相机布设在最可能捕获到动物的地点,例如兽径、水源等地方.因而野外试验在满足模型随机布置的要求和获取尽可能多的动物照片之间存在 trade-off 取舍问题.另外,野外工作需要考虑布置的相机陷阱数、布设总天数和收获的照片数(独立事件)相互关系对获得高精度的密度估计的影响.保证一定数量的照片数(10~20 张为佳)是获得准确密度估计的首要条件;若是监测期被限制为特定的时间长短,则可以改变相机布设位置来增加相机陷阱的数目来提高密度估计的精度.野外真实情况往往是不同地点的相机陷阱的捕获率变异很大,因此可以同时增加相机陷阱数目和增加布设总天数来获得高精度的结果^[12].此外,目标物种的密度和日运动距离(day range)也会影响一定照片数的获取,对于常见物种获得 10 张照片,Rowcliffe 等^[12]的建议是:所需捕获总天数的量级为中等密度有蹄类为 100~1000 d,低密度食肉类 1000 d.由于 REM 是基于探测概率的模型,影响相机陷阱探测概率的因素包括同一物种在运动方面的个体差异(包括运动频率和速度),而相机探测概率在整个扇形区域并不完全相等,靠近中心区域的敏感度比靠近周边的区域要高.因此相机敏感度与物种个体大小、相机设置高度及物种运动速度有关.同时相机敏感度也会影响探测概率,除了相机个体间存在差异外,还跟环境条件有关. Rowcliffe 等^[39]发现低速运动的大型动物会获得较高的探测概率,此外相机敏感度表现出季节变化,在湿季相机的有效探测距离变短,但是有效探测区域变得更广.因此,有必要对特定的目标物种和特定研究的时空环境所引起的探测概率差异进行估

计,以此获得其对密度估计的影响.

REM 中的两个动物相关参数,目标物种的运动速度和集群大小,均很难在野外获得准确的估计,这也是 REM 获得准确密度估计的最大限制.前人研究中通过无线电跟踪、相似物种转换等方式进行估计,但如何获得准确估计,以及两个参数的变异对密度结果的影响如何,还需要进一步的研究.

3.2 相机陷阱的种群空间分布的占有率模型

占有率模型(occupancy model)最早用于根据物种被监测到的出现数据来估计物种空间占有率及其动态变化^[43-44].占有率(occupancy)被定义为某地点(site)或某斑块(patch)被目标物种所占据的概率.占有率模型用以处理物种出现信息和不完美的探测概率(imperfect detectability),目前已有软件 PRESENCE 3.1 可使用(<http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/presence.html>).考虑到物种捕获标记困难的情况,或者物种密度较低的情况,通过物种出现数据推测的种群占有率可以作为对该物种空间分布及扩散模式的估计^[4].对探测概率的忽视会造成估计结果出现极大的误差^[45],考虑探测概率则意味着接受动物未被探测到并不代表动物在此观测点不存在的事实.占有率模型采用似然函数,通过分析探测一定监测期内所获得的物种出现/不出现的探测记录,得到探测概率和占有率的最大似然估计.该探测记录以固定的时间间隔为单元,在每一单元内记录物种出现或者不出现的监测结果,根据设定的似然函数求得目标参数的最大似然值.例如在具有 5 个时间单元的监测期内,目标物种的监测记录为 10010,其中 1 表示出现的记录,而 0 表示不出现的记录,由此可得似然函数为: $L(\psi, p) = \psi p_1(1-p_2)(1-p_3)p_4(1-p_5)$,其中: ψ 表示该物种的占有率; p 表示探测概率,即到达研究区能监测到目标物种的概率.如果每个时间单元内的探测概率不变,则 $p_1=p_2=p_3=p_4=p_5$.若是整个监测记录中都没有动物出现的状况(探测记录为 00000),则包含两种可能性:一种是目标物种没有占据研究区;一种是物种占据了研究区却一直没有被监测到,因此在似然函数中必须包括这两种情况.

同时,占有率模型可以分析对探测概率或占有率可能产生影响的环境因子、时间变异和物种个体差异等因素,在模型计算中将其作为协变量来估计其影响.从根本上来说,占有率是种群数量和决定种群动态过程的种群参数的函数,占有率在一定程度上也是种群数量的有效替代者^[46].占有率被广泛

用于动物生态学研究, 解决有关地理范围、复合种群动态、资源选择、生境选择和种间关系等问题. 物种占有率信息的采样收集有很多方式, 包括直接观测、动物痕迹观测和相机陷阱等. 将相机陷阱调查和占有率模型结合起来是最近几年野生动物监测的有力手段, 利用相机陷阱收集的物种照片就可以建立物种出现/不出现记录.

单季度占有率模型(one-season occupancy model)被广泛应用, 它考虑较短时间内的封闭种群, 例如调查某地区(以往没有被调查过)的动物分布基底情况^[47], 估计某一物种的占有率和探测概率^[25, 48], 评估人类活动对物种占有率和行为的影响^[49], 以及探究森林结构对哺乳类动物占据率的重要性^[50]. 此外, 该方法还被扩展为研究多物种同时出现(co-occurrence), 以及利用两物种占有率模型(two-species occupancy model)探究物种间相互关系^[51]. 多季度占有率模型(multi-season occupancy model)则可以探究占有率的时间变异, 考虑物种在长期间内的迁入/迁出、出生/死亡等种群参数. 目前还没有采样相机陷阱进行物种占有率动态(occupancy dynamics)、空间聚类(spatially clustered sub-units)的研究^[4].

4 研究展望

相机陷阱使得对野生动物进行大面积的同时观测成为可能, 也为野外长期监测项目节省了大量人力物力. 在实际应用相机陷阱进行野外观测时还需注意: 1) 在设置相机陷阱前, 针对目标物种(考虑其家域范围及行为习性)设置恰当的研究区域, 选择合理的相机陷阱数目(是否变动相机位置来增加相机陷阱数目)和监测时间(单季度或多季度)的组合; 2) 在布设相机陷阱时, 尽可能在随机布设相机位置和获取一定数目的动物照片之间取得平衡; 3) 定期检查相机并及时更换电池和胶卷(或存储卡), 避免因相机无法工作而产生监测期空白; 4) 收集相机位点及附近环境因子, 可用于分析其对探测概率及占有率的影响; 5) 考虑相机系统敏感性对相机陷阱的影响, 例如相机离地高度、环境温度及目标动物身体大小等对相机陷阱拍照成功和探测概率的影响.

对探测概率的进一步研究, 使相机陷阱法不再只局限于针对具有天然标记的物种范围应用标记-重捕方法来估计种群数量, 而能对更大范围的物种进行种群参数和空间分布研究, 极大地挖掘了该技术在生态学野外研究中的潜力. 特别对于传统野外

调查方法难以发现的低密度的猫科动物, 非损伤性相机陷阱表现出极大的优势, 有利于精确收集濒危野生动物的种群信息, 为保护措施的制定提供科学依据. 此外, 占有率在生物多样性领域也得到了进一步应用, O'Brien 等^[52]将一定地区内由相机陷阱所获得的多物种出现数据进行占有率的年变化趋势分析, 作为该地区生物多样性指标——野生动物图片指数(wildlife picture index, WPI), 进而评估生物多样性保护措施的有效性.

由于各个统计模型都是针对特定假设条件设计的, 但是实际野外工作的复杂性及条件限制, 同时严格满足模型要求困难很大. 需要做到的是清楚各个模型对于假设条件的敏感性以及实际观测中违背假设的严重程度, 对观测数据及种群参数估计不确定性有充分认识. 在条件允许时尽量给出定量估计的误差限. 其次, 一个值得关注的方向是, 采用随机仿真模拟(simulation)的方法估计各种参数的不确定性, 以及违反各种假设条件可能造成的误差, 进行各类模型参数和假设敏感性分析. 另外, 采用贝叶斯统计学的思想, 在充分利用目标动物行为学已有数据的基础上(构建先验概率模型), 应用观测数据加以修正(获得后验概率)的方法可能是一个有趣的发展方向.

综上所述, 相机陷阱在动物生态学中, 尤其在珍惜濒危物种保护生物学及大尺度生物多样性保护等方面^[53-54], 有极大的发展空间. 但是, 仍需特别关注的是, 使用这些定量化研究方法应满足的假设条件、相机布设的试验设计, 以及达到特定观测目的所需要的相机数量和观测周期等问题. 模型敏感性分析及统计推断的误差分析将在未来模型发展和应用中得到更多关注. 在我国东北、西南和西北等地区已有研究小组应用相机陷阱针对珍稀物种的长期监测, 相关研究尚处起步阶段, 主要仍集中于野生动物信息收集方面, 针对种群的定量化研究还不多见. 在逐步标准化布设相机陷阱和收集动物出现信息的基础上, 长期累计的动物数据可以为我国动物资源监测、濒危野生动物现状和生物多样性变化趋势提供科学解释.

参考文献

- [1] Silveira L, Jacomo ATA, Diniz-Filho JAF. Camera trap, line transect census and track surveys: A comparative evaluation. *Biological Conservation*, 2003, **114**: 351-355
- [2] Swann DE, Hass CC, Dalton DC, et al. Infrared-trig-

- gered cameras for detecting wildlife: An evaluation and review. *Wildlife Society Bulletin*, 2004, **32**: 357–365
- [3] Cutler TL, Swann DE. Using remote photography in wildlife ecology: A review. *Wildlife Society Bulletin*, 1999, **27**: 571–581
- [4] O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU. Camera Traps in Animals Ecology: Methods and Analysis. New York: Springer, 2010
- [5] Karanth K. Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation*, 1995, **71**: 333–338
- [6] Karanth K, Nichols J. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 1998, **79**: 2852–2862
- [7] Jacobson HA, Kroll JC, Browning RW. Infra-red triggered cameras for censusing white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin*, 1997, **25**: 547–556
- [8] Rovero F, Jones T, Sanderson J. Notes on Abbott's duiker (*Cephalophus spadix* True 1890) and other forest antelopes of Mwanihana Forest, Udzungwa Mountains, Tanzania, as revealed by camera-trapping and direct observations. *Tropical Zoology*, 2005, **18**: 13–23
- [9] Rovero F, De Luca DW. Checklist of mammals of the Udzungwa mountains of Tanzania. *Mammalia*, 2007, **71**: 47–55
- [10] Tobler MW, Carrillo-Perceatogui SE, Pitman RL, *et al.* An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 2008, **11**: 169–178
- [11] Can OE, Togan I. Camera trapping of large mammals in Yenice Forest, Turkey: Local information versus camera traps. *Oryx*, 2009, **43**: 427–430
- [12] Rowcliffe JM, Field J, Turvey ST, *et al.* Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 2008, **45**: 1228–1236
- [13] Ma S-L (马世来), Harris RB. Use of remote camera systems to document wildlife species presence in forested areas of Yunnan. *Zoological Research (动物学研究)*, 1996, **17**(4): 360, 370 (in Chinese)
- [14] Pei K. Activity rhythm of the spinous country rat (*Niviventer coxingi*) in Taiwan. *Zoological Studies*, 1995, **34**: 55–58
- [15] Pei J-Q (裴家骥), Chen C-Z (陈朝圳), Wu S-C (吴守从), *et al.* Use of auto-trigger camera and geographic information system to study spatial distribution of forest wildlife. *Quarterly Journal of Chinese Forestry (中华林业季刊)*, 1997, **30**(3): 279–289 (in Chinese)
- [16] Feng L-M (冯利民), Wang Z-S (王志胜), Yang S-B (杨邵兵), *et al.* The application of infrared-triggered cameras for wildlife survey and monitoring in natural reserves. The 3rd National Symposium on Wildlife Ecology and Resource Conservation, Shanghai, 2006: 118–119 (in Chinese)
- [17] Wang D, Li S, McShea WJ, *et al.* Use of remote-trip cameras for wildlife surveys and evaluating the effectiveness of conservation activities at a nature reserve in Sichuan Province, China. *Environmental Management*, 2006, **38**: 942–951
- [18] Liu F (刘芳), Li D-Q (李迪强), Wu J-G (吴记贵). Using infra-red cameras to survey wildlife in Beijing Songshan National Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2012, **32**(3): 730–739 (in Chinese)
- [19] Wu P-F (武鹏峰), Liu X-H (刘雪华), Cai Q (蔡琼), *et al.* The application of infrared camera in mammal research in Guanyinshan Nature Reserve. *Acta Theriologica Sinica (兽类学报)*, 2012, **32**(1): 67–71 (in Chinese)
- [20] Lu X-L (卢学理), Jiang Z-G (蒋志刚), Tang J-R (唐继荣), *et al.* Auto-trigger camera traps for studying giant panda and its sympatric wildlife species. *Acta Zoologica Sinica (动物学报)*, 2005, **51**(3): 495–500 (in Chinese)
- [21] Ma M (马鸣), Xu F (徐峰), Chundawat RS, *et al.* Camera trapping of snow leopards for the photo capture rate and population size in the Muzat Valley of Tianshan Mountains. *Acta Zoologica Sinica (动物学报)*, 2006, **52**(4): 788–793 (in Chinese)
- [22] He B-S (何佰锁), Yuan C-H (袁朝晖), Zhang X-M (张希明), *et al.* Infrared triggered camera-trap survey technique and monitoring. *Science Journal of Northwest University Online (西北大学学报·自然科学网络版)*, 2009, **7**(2): 392 [2009–303–0310] (in Chinese)
- [23] Li Z-X (李志兴). First image of an Amur tiger taken by infrared-triggered camera system in China. *Chinese Wildlife (野生动物)*, 2003(2): 12 (in Chinese)
- [24] Feng L, Wang R, Pu M, *et al.* First image of an Amur leopard recorded in China. *CAT News*, 2011: 55
- [25] Li S, McShea WJ, Wang DJ, *et al.* The use of infrared-triggered cameras for surveying phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, 2010, **152**: 299–309
- [26] Otis DL, Burnham KP, White GC, *et al.* Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 1978, **62**: 3–135
- [27] Nichols JD. Capture-recapture models. *BioScience*, 1992, **42**: 94–102
- [28] Karanth K, Nichol J, Kumar N. Estimation of tiger densities in the tropical dry forests of Panna, Central India, using photographic capture-recapture sampling. *Animal Conservation*, 2004, **7**: 285–290
- [29] Karanth K, Nichols J, Kumar N, *et al.* Assessing tiger population dynamics using photographic capture-recapture sampling. *Ecology*, 2006, **87**: 2925–2937
- [30] Karanth KU, Nichols JD. Monitoring Tigers and Their Prey: A Manual for Researchers, Managers, and Conservationists in Tropical Asia. Bangalore: Centre for Wildlife Studies, 2002
- [31] O'Brien TG, Kinnaird MF, Wibisono HT. Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical forest landscape. *Animal Conservation*, 2003, **6**: 131–139
- [32] Kawanishi K, Sunquist ME. Conservation status of tigers in a primary rainforest of Peninsular Malaysia. *Biological Conservation*, 2004, **120**: 329–344
- [33] Silver SC, Ostro LET, Marsh LK, *et al.* The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*, 2004, **38**: 148–154
- [34] Soisaloa MK, Cavalcanti SMC. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using cam-

- era-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation*, 2006, **129**: 487–496
- [35] Henschel P, Ray J. *Leopards in African Rainforests: Survey and Monitoring Techniques*. New York: Wildlife Conservation Society, 2003
- [36] Trolle M, Kery M. Camera-trap study of ocelot and other secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia*, 2005, **69**: 409–416
- [37] Carbone C, Christie S, Conforti K, *et al.* The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation*, 2001, **4**: 75–79
- [38] Jennelle C, Runge M, MacKenzie D. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: A comment on misleading conclusions. *Animal Conservation*, 2002, **5**: 119–120
- [39] Rowcliffe JM, Carbone C, Jansen PA, *et al.* Quantifying the sensitivity of camera traps: An adapted distance sampling approach. *Methods in Ecology and Evolution*, 2011, **2**: 464–476
- [40] Hutchinson JMC, Waser PM. Use, misuse and extensions of ‘ideal gas’ models of animal encounter. *Biological Reviews*, 2007, **82**: 335–359
- [41] Stephens PA, Zaumyslova OY, Miquelle DG, *et al.* Estimating population density from indirect sign: Track counts and the Formozov-Malyshev-Pereleshin formula. *Animal Conservation*, 2006, **9**: 339–348
- [42] Rovero F, Marshall AR. Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 2009, **46**: 1011–1017
- [43] MacKenzie D, Nichols J, Lachman G, *et al.* Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 2002, **83**: 2248–2255
- [44] MacKenzie D, Nichols J, Hines J, *et al.* Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, 2003, **84**: 2200–2207
- [45] MacKenzie D, Nichol J, Royle JA, *et al.* *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. London: Elsevier, 2006
- [46] MacKenzie D, Nichols J. Occupancy as a surrogate for abundance estimation. *Animal Biodiversity and Conservation*, 2004, **27**: 461–467
- [47] Johnson A, Vongkhamheng C, Saithongdam T. The diversity, status and conservation of small carnivores in a montane tropical forest in northern Laos. *Oryx*, 2009, **43**: 626–633
- [48] Thorn M, Scott DM, Green M, *et al.* Estimating brown hyaena occupancy using baited camera traps. *South African Journal of Wildlife Research*, 2009, **39**: 1–10
- [49] Zielinski WJ, Slauson KM, Bowles AE. Effects of off highway vehicle use on the American Marten. *The Journal of Wildlife Management*, 2008, **72**: 1558–1571
- [50] Linkie M, Dinata Y, Nugroho A, *et al.* Estimating occupancy of a data deficient mammalian species living in tropical rainforests: Sun bears in the Kerinci Seblat region, Sumatra. *Biological Conservation*, 2007, **137**: 20–27
- [51] Tobler MW, Carrillo-Perceguei SE, Powell G. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 2009, **25**: 261–270
- [52] O’Brien TG, Baillie JEM, Krueger L, *et al.* The wildlife picture index: Monitoring top trophic levels. *Animal Conservation*, 2010, **13**: 335–343
- [53] Cao Q (曹 庆), Zhu Y (朱 云), Ruan Y-Q (阮英琴), *et al.* Distribution patterns of giant panda in Guanyinshan and Foping nature reserves. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2009, **20** (9): 2271–2276 (in Chinese)
- [54] Zhang Z-Q (张志强), Wang D-H (王德华). Animal immunocompetence and its effect on population regulation and life history trade-off. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2005, **16** (7): 1375–1379 (in Chinese)

作者简介 李 勤,女,1986 年生,博士研究生.主要从事进化与生态学研究. E-mail: liqin@mail.bnu.edu.cn

责任编辑 肖 红
