

鸟类宿主对西尼罗河病毒传播能力的 种间差异性及影响因素

张慧敏, 魏嘉悦, 黄 峥

(南京师范大学生命科学学院, 江苏 南京 210023)

[摘要] 宿主物种对特定病原的传播能力通常具有明显的种间差异性. 研究表明, 物种的一些生活史特征和其病原传播能力表现出显著的相关性. 本研究以虫媒传播型的西尼罗河病毒为例, 通过文献检索系统收集了 37 种鸟类的病原传播能力指数, 运用一般线性模型及系统发育比较法, 分析了病原传播能力和 3 种生活史特征(体重、窝卵数及孵化时间)间的关系. 一般线性模型和系统发育比较法的结果均表明, 宿主物种的 3 种生活史特征和其病原传播能力间均无显著相关关系; 但系统发育比较分析发现, 病原传播能力表现出显著的系统发育信号, 表明宿主间的亲缘关系能够在一定程度上解释病原传播能力的种间差异性.

[关键词] 宿传能力, 宿主亲缘关系, 生活史特征, 多样性-疾病关系, 系统发育信号, 虫媒传播

[中图分类号] Q958.9 **[文献标志码]** A **[文章编号]** 1672-1292(2022)04-0075-07

Birds' Interspecific Variation in Host Competence for West Nile Virus and Their Driving Factors

Zhang Huimin, Wei Jiayue, Huang Zheng

(School of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)

Abstract: Species' host competence for a specific pathogen generally shows considerable variations among species. It has been suggested that some life-history traits are significantly correlated with host competence. This study collects host competence index for West Nile virus for 37 bird species from published data, and explores the relationships between three life-history traits (i.e. body mass, clutch size and incubation time) and host competence using both general linear models and phylogenetic comparative analysis. The results suggest that neither of three life-history traits shows any significant relationship with host competence. However, the results from phylogenetic comparative analysis show a strong phylogenetic signal for host competence, suggesting that host phylogeny and host relatedness may partly explain the inter-specific variation in host competence.

Key words: reservoir competence, host relatedness, life history traits, the diversity-disease relationship, phylogenetic signal, vector-borne transmission

群落中病原的传播动态受到群落组成及结构的影响^[1]. 在当前生物多样性不断降低及全球新发传染病加剧暴发的背景下, 群落多样性(包括物种多样性、谱系多样性和功能多样性)和传染病风险间的关系(即多样性-疾病关系, diversity-disease relationship)受到了广泛的关注^[2-5]. 理论上, 病原在群落中的传播受到多方面的影响. 首先, 根据群落中各物种不同的宿主状态(host status), 一般可划分为宿主(即能够感染并传播病原的物种)、非宿主(non-host, 即不能感染并传播病原的物种)及能够传播病原的潜在宿主. 其次, 宿主物种的密度或多度决定了宿主和病原间的接触率, 以及宿主对病原的暴露率(exposure rate). 最后, 宿主物种的病原传播能力(host competence)决定了一个物种在多大程度上能够有效地传播病原^[4]. 这三方面因素为研究多样性-疾病关系提供了一个有效的概念框架^[6]. 目前, 在传染病生态学中, 群落中宿

收稿日期: 2021-09-15.

基金项目: 国家自然科学基金项目(31870400).

通讯作者: 黄峥, 博士, 教授, 研究方向: 动物传染病生态学. E-mail: zhengyhuang@gmail.com

主的组成以及宿主多度对病原传播的影响已得到广泛和深入的研究,而对病原传播能力的理解和研究仍相对较少,甚至对其定义还存在争议^[6-8],是多样性-疾病关系研究中最为薄弱的环节^[6]。

宿主病原传播能力是指宿主获得、维持并传播病原的能力^[6,8]。病原传播能力是宿主易感性(susceptibility)、感染力(infectivity)、感染期(duration of infectiousness)等指标的综合体现,受到宿主和病原特征相互作用的影响^[8]。目前,已有不少研究尝试测定宿主对一些多宿主病原(multi-host pathogens)的传播能力,发现病原传播能力一般具有明显的种间差异性^[5,9-10]。随着科学家对多样性-疾病关系的日益关注,一些研究开始尝试去解释这种种间差异性^[11-12]。例如,生活史理论认为,物种对于当前繁殖或维持长期生存方面的投入存在权衡(trade-off)^[13]。慢生活史物种(通常寿命长、体型较大)一般对自身免疫系统投入较高;快生活史物种(通常寿命短、体型小)一般对后代繁殖投入更多,而对自身免疫系统投入较少,从而导致这些物种更容易感染并传播病原^[13]。因此,根据生活史理论,宿主的病原传播能力和其生活史间会表现出负相关。目前,该理论已得到一些实证研究的支持。例如,Johnson 等在研究北美地区两栖动物对吸虫 *Ribeiroia ondatrae* 的传播能力时发现,慢生活史的物种相对于快生活史物种具有较弱的传播能力^[14]。Han 等对啮齿动物的研究发现,人畜共患病病原的宿主通常具有快速生活史(表现为性成熟早、繁殖频率高)^[15]。此外,在一些其他疾病系统中,如 *Trypanosoma cruzi*^[16]、Barley yellow dwarf virus^[17] 等,也发现了这种负相关。然而,对于一些特定生活史特征的作用和方向,仍然存在很大的争议^[6]。例如,慢生活史物种由于对自身免疫系统(尤其是获得性免疫系统)投入较高,可能具有较低的易感性,然而其较长的生命周期也可能导致其感染期较长^[8]。另外,由于病原传播能力指标的复杂性,以及测定该指标存在的技术难度,目前只有个别病原的宿主物种得到了测定。即使对于这些得到测定的病原,被测定的宿主物种通常只是研究者根据自身经验进行选择少量物种。虽然生态学家们认为多样性-疾病关系受到物种病原传播能力的影响,但由于没有真实的病原传播能力数据进行验证,只能使用一些和病原传播能力相关的替代指标,如体重等^[6]。因此,考虑到当前对病原传播能力测定的难度和广度,深入理解其和替代指标间的关系及内在生态学机制,将有助于更好地验证多样性-疾病关系。

西尼罗河病毒(West Nile virus, WNV)为媒介传播型病毒。WNV 在自然界中以鸟类为主要贮存宿主(reservoir),并通过蚊虫叮咬传播给人类^[18-19]。近年来,WNV 在欧洲和北美区域有加剧暴发的趋势,在过去十年里,由 WNV 导致的死亡病例已超过 1 000 人^[20-21]。虽然我国目前尚未发现 WNV 感染病例,但考虑到该病毒的传播媒介(按蚊和伊蚊)在我国广泛分布,且我国处于多条鸟类迁徙路线的途经之地,因此,也存在潜在的流行风险^[22]。鸟类宿主是 WNV 传播中的重要组成部分,揭示鸟类宿主对 WNV 传播能力的种间差异性及其影响因素,有助于加强对群落中病原传播动态及内在机制的理解,对 WNV 的防控具有重要意义。

2013 年,有研究分析了 15 种鸟类宿主对 WNV 传播能力的种间差异性,发现宿主体重和其 WNV 传播能力呈显著负相关^[10]。在该研究之后,受 WNV 传播加剧的影响,科学家们测定了更多鸟类的 WNV 传播能力^[18]。在这些新测定物种中,很多鸟类分布范围较广,可能在 WNV 的传播中起到重要作用。因此,有必要进一步分析这些鸟类物种对 WNV 传播能力的种间差异性,并验证之前关于生活史特征对 WNV 传播能力作用的有效性。

本文通过文献检索系统收集了 37 种鸟类的病原传播能力指数数据,分析了病原传播能力与 3 种生活史特征(体重、窝卵数及孵化时间)间的关系,运用系统比较分析检测了宿主亲缘关系对 WNV 传播能力种间差异性的影响。

1 材料与方法

1.1 宿主病原传播能力数据

宿主对 WNV 的传播能力数据从公开发表的论文中获取。在 google scholar 及 pubmed 网站中按关键词搜索 2020 年以前发表的论文,关键词设定为:West Nile virus & competence。媒介传播型病原的病原传播能力通常可用宿传能力指数(reservoir competence index)来衡量。宿传能力指数可以看做是 3 个不同流行病学参数的乘积:(1)宿主的易感性,即一个宿主被携病媒介(蚊)感染的概率;(2)宿主的感染力,即媒介叮咬一个携病宿主后被感染的概率;(3)传染期,即携病宿主保持感染能力的时间^[12,23-26]。因此,本文只保留

了 3 个参数均报告的文献. 经过文献筛选,共获得 2 篇文献(见表 1). 这 2 篇文献中涉及的研究均在美国相关实验室内开展,所得宿传能力指数具有一定的可比性. 由于 WNV 主要宿主为鸟类,故本文只保留了鸟类宿主的传播能力数据,以作后续分析. 此外,收集的数据中还包括一些非宿主,即宿传能力指数为零的物种. 考虑到非宿主的生活史特征和自身免疫系统间的权衡(trade-off)并不存在,且大部分测定 WNV 传播能力的研究中并不关注非宿主^[27],因此本文未将这些非宿主纳入后续的分析中^[10]. 本研究最终得到了 37 种鸟类宿主的宿传能力指数数据,如表 1 所示.

表 1 本研究中使用的 37 种鸟类物种生活史及宿主能力数据

Table 1 Life history traits and host competence data of 37 bird species used in this study

物种	体重/g	窝卵数	孵化期/d	宿传能力指数	数据来源
<i>Agelaius phoeniceus</i>	53.21	3.28	11.68	0.424 9	[25]
<i>Agelaius tricolor</i>	66.53	3.75	11.87	0.716 9	[28]
<i>Anas platyrhynchos</i>	1 096.32	8.25	27.5	0.503 7	[25]
<i>Aphelocoma californica</i>	85.37	4.8	18.2	2.381 9	[28]
<i>Branta canadensis</i>	2 949.98	5.08	29	0.061	[25]
<i>Bubo virginianus</i>	1 205.95	2.25	30.15	0.671 7	[25]
<i>Bubulcus ibis</i>	345.43	3.67	23.85	0.054 4	[28]
<i>Buteo jamaicensis</i>	1 121.9	2.43	32	0.511 2	[28]
<i>Cardinalis cardinalis</i>	44.70	3.37	12.5	0.379 8	[28]
<i>Carpodacus mexicanus</i>	21.39	4.32	13.53	1.277 7	[25]
<i>Catharus ustulatus</i>	31.19	3.65	12.5	0.118 5	[28]
<i>Centrocercus urophasianus</i>	2 722.81	7.5	26	0.916	[28]
<i>Charadrius vociferus</i>	92.42	4	26.56	0.841	[25]
<i>Colaptes auratus</i>	136.20	6.47	12.62	0.142 5	[25]
<i>Columbina passerina</i>	30.29	2	13.5	0.096 8	[28]
<i>Corvus brachyrhynchos</i>	445.26	4.25	18.15	1.868 1	[25]
<i>Corvus ossifragus</i>	284.26	4.5	17	0.771 1	[25]
<i>Cyanocitta cristata</i>	74.56	4	17	2.382 6	[25]
<i>Dumetella carolinensis</i>	37.07	3.87	13.3	0.078	[28]
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	63.18	5.09	12.75	0.685 8	[28]
<i>Falco sparverius</i>	116.52	3.85	29.25	0.780 3	[25]
<i>Hyalocichla mustelina</i>	49.64	3.43	13.23	0.004	[28]
<i>Larus delawarensis</i>	517.06	3.07	26.1	1.194	[25]
<i>Megascops asio</i>	184.5	4	26	0.942 4	[28]
<i>Melospiza melodia</i>	20.68	3.87	12.7	0.971 4	[28]
<i>Mimus polyglottos</i>	48.716	3.90	12.31	0.294 2	[28]
<i>Nycticorax nycticorax</i>	550.426	3.50	23	0.683 6	[28]
<i>Passer domesticus</i>	26.986	4.15	12.51	1.233 7	[25]
<i>Pica hudsonia</i>	180	6.5	18	1.08	[28]
<i>Pica pica</i>	225.5	6.5	17	1.122 3	[25]
<i>Quiscalus mexicanus</i>	160	5	12	2.01	[28]
<i>Quiscalus quiscula</i>	116.026	4.83	13.67	1.404 8	[25]
<i>Sturnus vulgaris</i>	81.706	5.12	12.375	0.170 5	[28]
<i>Thryothorus ludovicianus</i>	20	4.5	14	0.72	[28]
<i>Turdus migratorius</i>	77.36	3.72	12.91	1.035 1	[28]
<i>Zenaida asiatica</i>	150	2	14	0.03	[28]
<i>Zenaida macroura</i>	119.76	2	14.8	0.089 7	[28]

1.2 鸟类生活史特征数据

本文考虑了 3 种不同的生活史特征:体重、窝卵数和孵化时间. 这些特征性状在生活史理论研究中被广泛使用. 鸟类生活史特征性状数据从康奈尔鸟类实验室(Birds of the World, <https://birdsoftheworld.org/bow/home>) 及动物多样性网站(<https://animaldiversity.org/>) 获取. 详细数据如表 1 所示.

1.3 鸟类系统发育树

鸟类的系统发育树从 birdtree 网站(<https://birdtree.org/>)获取. 本文通过该网站下载了 2 000 个包含所有宿主物种的系统树, 通过 SumTrees^[29] 对这些树进行合并, 以生成半截定一致树(50% majority rule consensus tree). 生成的系统发育树如图 1 所示.

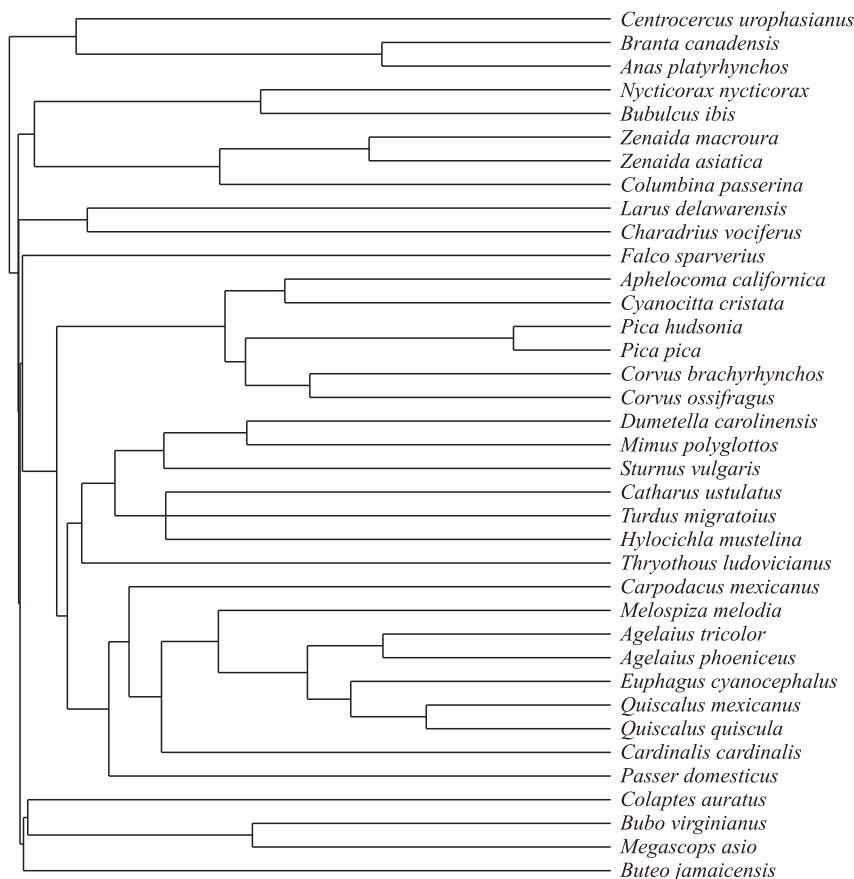


图 1 37 种 WNV 鸟类宿主系统发育树
Fig. 1 Host phylogenetic trees for 37 bird species

1.4 统计分析方法

本研究通过运用两种不同的统计模型以检测宿主宿传能力指数和生活史特征间的关系. 在一般线性模型(general linear models, LM)中, 以宿传能力指数为因变量, 生活史特征为自变量, 分别进行单变量回归和多元线性回归. 在进行多元线性回归前, 本文检测了 3 个变量间的相关性, 并通过计算方差膨胀因子(VIF)来衡量自变量间的共线性, 发现 VIF 值均小于 5, 表明自变量间的共线性较弱.

由于物种的一些能够影响宿主-病原关系的生理生态特征在谱系上表现出一定的保守性, 病原传播能力在不同分类单元(Taxa)中可能会表现出一定的系统差异^[30-32], 即具有一定强度的系统发育信号(phylogenetic signal)^[27]. 本研究运用系统发育比较分析(广义最小二乘法, GLS)来检测宿传能力指数和生活史特征间的关系.

此外, 有研究表明, 雀形目物种是 WNV 的维持和传播的关键^[18, 33], 且所收集数据中雀形目的宿主种类约占 59.5%, 本文对雀形目宿主单独做了分析. 在分析前, 对体重和孵化时间进行了对数转换, 使得这两个变量更接近正态分布. 所有的统计分析均在 R 4.0.1 中完成.

2 结果与讨论

2.1 鸟类宿主分析结果

应用一般线性模型对包含所有宿主物种的数据进行分析, 结果如表 2 所示. 单变量回归和多元回归结果均表明, 宿主的 3 种生活史特征和其宿传能力间均无显著相关关系.

表 2 所有宿主的一般线性模型分析结果
Table 2 The results of general linear models for all bird hosts

变量	单变量回归			多元回归		
	<i>b</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>b</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
体重	-0.002	-0.230	0.982	-0.119	-0.882	0.384
窝卵数	0.099	1.343	0.188	0.121	1.515	0.139
孵化期	0.095	0.296	0.769	0.422	0.807	0.425

显著性: $P<0.001$ ***, $P<0.01$ **, $P<0.05$ *.

如表 3 所示,应用系统发育比较法对所有宿主物种数据进行分析,单变量模型和多变量模型的结果均显示,3 种生活史特征和宿主宿传能力均无显著相关性. 系统发育比较分析的 Pagel 模型($\lambda = 2.293$)显示,宿传能力表现出较强的系统发育信号.

表 3 所有宿主的系统发育比较分析结果
Table 3 Results of phylogenetic comparative analyses for all hosts

变量	单变量回归				多元回归			
	<i>b1</i>	<i>t1</i>	<i>b2</i>	<i>t2</i>	<i>b1</i>	<i>t1</i>	<i>b2</i>	<i>t2</i>
体重	0.022	0.245	0.001	0.013	-0.057	-0.472	-0.045	-0.506
窝卵数	0.068	0.907	0.041	0.425	0.075	0.964	0.039	0.758
孵化期	0.289	0.730	0.201	0.605	0.461	0.856	0.347	0.704

显著性: $P<0.001$ ***, $P<0.01$ **, $P<0.05$ *.

注:*b1*、*b2* 分别为 Brownian 模型和 Pagel 模型的回归系数;*t1*、*t2* 分别为对应的 *t* 统计量.

2.2 雀形目宿主分析结果

应用一般线性模型对雀形目宿主物种的数据进行分析,结果如表 4 所示. 单变量回归结果表明,宿主的宿传能力和孵化期时长间存在显著的负相关关系,和其他两种生活史特征(即体重和窝卵数)间无显著线性关系. 多元回归的结果显示,在控制了体重和窝卵数后,孵化期和宿传能力间的显著性消失.

表 4 雀形目宿主的一般线性模型分析结果
Table 4 Results of general linear models for the passerine hosts

变量	单变量回归			多元回归		
	<i>b</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	<i>b</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
体重	0.318	1.864	0.078	0.059 0	0.280	0.783
窝卵数	0.248	1.434	0.167	0.000 1	0.001	0.999
孵化期	2.604	3.030	0.007 **	2.403 0	2.015	0.059

显著性: $P<0.001$ ***, $P<0.01$ **, $P<0.05$ *.

对雀形目宿主物种进行系统发育比较分析,如表 5 所示. 结果显示,无论在单变量模型还是多变量模型中,3 种生活史特征和宿主宿传能力均无显著相关性. Pagel 模型($\lambda = 2.742$)显示,宿传能力在雀形目物种内部同样表现出较强的系统发育信号.

表 5 雀形目宿主的系统发育比较分析结果
Table 5 The phylogenetic comparative analyses for the passerine hosts

变量	单变量回归				多元回归			
	<i>b1</i>	<i>t1</i>	<i>b2</i>	<i>t2</i>	<i>b1</i>	<i>t1</i>	<i>b2</i>	<i>t2</i>
体重	0.104	0.484	0.072	0.340	0.214	1.078	0.077	0.414
窝卵数	0.002	0.011	-0.121	-0.989	0.129	0.701	-0.084	-0.750
孵化期	2.309	1.492	0.827	0.516	2.569	1.90	2.694	2.046

显著性: $P<0.001$ ***, $P<0.01$ **, $P<0.05$ *.

注:*b1*、*b2* 分别为 Brownian 模型和 Pagel 模型的回归系数;*t1*、*t2* 分别为对应的 *t* 统计量.

2.3 讨论

文献[10]对 15 种鸟类的 WNV 宿传能力进行了分析,发现体重和宿传能力间呈显著负相关. 本文扩大了宿主范围(37 种鸟类,其中 22 种属雀形目),发现 3 种生活史特征(体重、窝卵数及孵化期)和宿传能力间均无显著相关性. 这可能是由于以下几种原因造成:(1)本文收集的宿传能力数据来源于两个不同的

研究,虽然宿传能力的测定均在实验室内进行,但实验条件可能存在差异。例如,测定中使用的媒介蚊虫可能存在地区性差异,会导致组成宿传能力的两个重要组分(易感性和感染力)也表现出一定的区域差异性。因此,把不同研究中的数据纳入分析可能会导致一定的偏差。(2)宿传能力的 3 个组分和生活史特征的关系可能也存在差异。例如,宿主的易感性(即易感宿主感染病原的概率)可以看做是宿主抵抗外界病原的能力体现,可能和先天免疫能力呈负相关^[34]。而感染时间表现为宿主清除体内病毒的能力,更易受后天免疫能力的影响^[34]。有研究表明,体重或寿命通常和物种的先天免疫能力呈负相关,与后天免疫呈正相关^[13]。这使得综合了不同流行病学参数的宿传能力与生活史特征之间表现出复杂的关系。由于缺乏有效的数据,本文并未检测生活史特征和各组分间的关系,后续研究中将收集更多的流行病学参数数据进行分析,进而研究各组分与生活史特征间的关系,以期更好地理解宿传能力的种间差异性及其机制。

本研究发现,宿主对 WNV 的宿传能力表现出较强的系统发育信号,表明宿传能力在亲缘关系较近的物种间表现出较小的差异性。这可能是由于能够影响宿主-病原相互关系的一些生理生态特征(如物种免疫能力)在谱系上表现出一定的保守性^[6,10]。此研究结果暗示,亲缘关系可能会影响到病原在宿主间的传播。前期有一些实证研究表明,群落系统发育关系和疾病风险可能会表现出一定的相关性^[35-38],本文的研究结果为这些实证研究提供了支撑。

3 结论

揭示宿主病原传播能力的种间差异性及相关因子是深入研究多样性-疾病关系的重要基础。本文通过两种不同统计方法研究检测了宿主生活史特征及其对 WNV 传播能力间的关系。系统发育比较分析的结果表明,WNV 鸟类宿主病原传播能力和 3 种生活史特征间均无显著相关性,但病原传播能力具有较强的系统发育信号,即病原传播能力在亲缘关系较近的物种间的差异比在亲缘关系较远的物种间的差异小。本研究相较于之前关于 WNV 的研究,扩大了宿主物种样本,并得出了不同的结论,表明生活史特征和病原传播能力间的关系可能较为复杂,需要更多的研究以得到准确的结论。

[参考文献](References)

- [1] KEESING F, HOLT R D, OSTFELD R S. Effects of species diversity on disease risk[J]. *Ecology Letters*, 2006, 9(4): 485-498.
- [2] ROHR J R, CIVITELLO D J, HALLIDAY F W, et al. Towards common ground in the biodiversity-disease debate[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(1): 24-33.
- [3] MAGNUSSON M, FISCHHOFF I R, ECKE F, et al. Effect of spatial scale and latitude on diversity-disease relationships[J]. *Ecology*, 2020, 101(3): e02955.
- [4] LIU X, CHEN L F, LIU M, et al. Dilution effect of plant diversity on infectious diseases: latitudinal trend and biological context dependence[J]. *Oikos*, 2020, 129(4): 457-465.
- [5] HUANG Z Y X, VAN LANGEVELDE F, ESTRADA-PENA A, et al. The diversity-disease relationship: evidence for and criticisms of the dilution effect[J]. *Parasitology*, 2016, 143(9): 1075-1086.
- [6] MERRILL T E S, JOHNSON P T. Towards a mechanistic understanding of competence: a missing link in diversity-disease research[J]. *Parasitology*, 2020, 147(11): 1159-1170.
- [7] ALBERY G F, BECKER D J. Fast-lived Hosts and Zoonotic Risk[J]. *Trends in Parasitology*, 2021, 37(2): 117-129.
- [8] DOWNS C J, SCHOENLE L A, HAN B A, et al. Scaling of host competence[J]. *Trends in Parasitology*, 2019, 35(3): 182-192.
- [9] BURGAN S C, GERVASI S S, JOHNSON L R, et al. How individual variation in host tolerance affects competence to transmit parasites[J]. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2019, 92(1): 49-57.
- [10] HUANG Z Y X, DE BOER W F, VAN LANGEVELDE F, et al. Species' life-history traits explain interspecific variation in reservoir competence: a possible mechanism underlying the dilution effect[J]. *PLoS One*, 2013, 8(1): e54341.
- [11] JOSEPH M B, MIHALJEVIC J R, ORLOFSKE S A, et al. Does life history mediate changing disease risk when communities disassemble? [J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(11): 1405-1412.
- [12] CRONIN J P, WELSH M E, DEKKERS M G, et al. Host physiological phenotype explains pathogen reservoir potential[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(10): 1221-1232.
- [13] LEE K A, WIKELSKI M, ROBINSON W D, et al. Constitutive immune defences correlate with life-history variables in tropical birds[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(2): 356-363.

- [14] JOHNSON P T, ROHR J R, HOVERMAN J T, et al. Living fast and dying of infection: host life history drives interspecific variation in infection and disease risk[J]. *Ecology Letters*, 2012, 15(3): 235–242.
- [15] HAN B A, SCHMIDT J P, BOWDEN S E, et al. Rodent reservoirs of future zoonotic diseases[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(22): 7039–7044.
- [16] GOTTDENKER N L, CHAVES L F, CALZADA J E, et al. Host life history strategy, species diversity, and habitat influence *Trypanosoma cruzi* vector infection in Changing Landscapes[J]. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 2012, 6(11): e1884.
- [17] HILY J M, GARCIA A, MORENO A, et al. The relationship between host lifespan and pathogen reservoir potential: an analysis in the system *Arabidopsis thaliana*-*Cucumber mosaic virus*[J]. *PLoS Pathogens*, 2014, 10(11): e1004492.
- [18] TOLSA M J, GARCÍA-PEÑA G E, RICO-CHÁVEZ O, et al. Macroecology of birds potentially susceptible to West Nile virus[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2018, 285(1893): 20182178.
- [19] 卢亦杰, 何展, 程昌勇, 等. 基于世界动物卫生组织官方报告的全球西尼罗河热疫情回顾与分析[J]. *中国预防兽医学报*, 2020, 42(11): 1185–1190.
- [20] CAMP J V, NOWOTNY N. The knowns and unknowns of West Nile virus in Europe: what did we learn from the 2018 outbreak? [J]. *Expert Review of Anti-infective Therapy*, 2020, 18(2): 145–154.
- [21] GARCÍA-CARRASCO J M, MUÑOZ A R, OLIVERO J, et al. Predicting the spatio-temporal spread of West Nile virus in Europe[J]. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 2021, 15(1): e0009022.
- [22] 苏天运. 从美国的西尼罗河病毒感染到中国的登革热[J]. *中国热带医学*, 2018, 18(3): 199–206.
- [23] BRUNNER J L, LOGIUDICE K, OSTFELD R S. Estimating reservoir competence of *Borrelia burgdorferi* hosts: prevalence and infectivity, sensitivity, and specificity[J]. *Journal of Medical Entomology*, 2008, 45(1): 139–147.
- [24] KOMAR N, DOHM D J, TURELL M J, et al. Eastern equine encephalitis virus in birds: relative competence of European starlings (*Sturnus vulgaris*) [J]. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 1999, 60(3): 387–391.
- [25] KOMAR N, LANGEVIN S, HINTEN S, et al. Experimental infection of north American birds with the New York 1999 strain of West Nile virus[J]. *Emerging Infectious Diseases*, 2003, 9(3): 311–322.
- [26] LOGIUDICE K, OSTFELD R S, SCHMIDT K A, et al. The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(2): 567–571.
- [27] KILPATRICK A M, DASZAK P, JONES M J, et al. Host heterogeneity dominates West Nile virus transmission[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 273(1599): 2327–2333.
- [28] KILPATRICK A M, LADEAU S L, MARRA P P. Ecology of West Nile virus transmission and its impact on birds in the Western Hemisphere[J]. *Auk*, 2007, 124(4): 1121–1136.
- [29] SUKUMARAN J, HOLDER M T. DendroPy: a Python library for phylogenetic computing[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(12): 1569–1571.
- [30] GILBERT G S, WEBB C O. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(12): 4979–4983.
- [31] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPHEE M A, et al. Phylogenies and community ecology[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 475–505.
- [32] WEBB C O, LOSOS J B, AGRAWAL A A. Integrating phylogenies into community ecology[J]. *Ecology*, 2006, 87(7): S1–S2.
- [33] ROIZ D, VÁZQUEZ A, RUIZ S, et al. Evidence that passerine birds act as amplifying hosts for Usutu virus circulation[J]. *EcoHealth*, 2019, 16(4): 734–742.
- [34] LEE K A. Linking immune defenses and life history at the levels of the individual and the species[J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2006, 46(6): 1000–1015.
- [35] HUANG Z Y X, XU C, VAN LANGEVELDE F, et al. Contrasting effects of host species and phylogenetic diversity on the occurrence of HPAI H5N1 in European wild birds[J]. *Journal of Animal Ecology*, 2019, 88(7): 1044–1053.
- [36] LIU X, LYU S M, ZHOU S R, et al. Warming and fertilization alter the dilution effect of host diversity on disease severity[J]. *Ecology*, 2016, 97(7): 1680–1689.
- [37] PARKER I M, SAUNDERS M, BONTRAGER M, et al. Phylogenetic structure and host abundance drive disease pressure in communities[J]. *Nature*, 2015, 520(7548): 542–544.
- [38] WANG Y X G, MATSON K D, PRINS H H T, et al. Phylogenetic structure of wildlife assemblages shapes patterns of infectious livestock diseases in Africa[J]. *Functional Ecology*, 2019, 33(7): 1332–1341.

[责任编辑: 严海琳]