•综述•

生态位模型在流行病学中的应用

王 然^{1,2} 乔慧捷^{1*}

1 (中国科学院动物研究所动物生态与保护生物学重点实验室, 北京 100101)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 随着新冠肺炎(COVID-19)疫情在全球逐渐开始蔓延, 对其传播范围以及强度的风险评估工作越来越受到人们的重视。作为生态学和生物地理学中常用的研究手段, 生态位模型也被应用到该项工作中来。虽然预测流行病的传播热点和趋势是生态位模型的应用方向之一, 但由于新冠病毒(SARS-CoV-2)自身特点, 生态位模型并非预测其潜在传播范围的有力工具。本文回顾了近些年来生态位模型在各种流行病学研究中的应用, 比较了疫病传播中常用生态位建模方法的优势与不足, 分析了适用生态位建模的疫病案例以及不适用于生态位建模的疫病特点, 明确指出, 生态位模型只能用于分析流行病在传播过程中受自然环境干扰的部分, 如中间宿主的潜在分布等。而对于包括COVID-19在内的主要通过人传人的流行病, 生态位模型尚无有效的手段进行预测。尽管生态位模型可用于分析流行病的传播范围, 但在使用时需要根据疾病特点有针对性地选择合适的建模方法与建模对象。为了量化疫病传播风险, 还需要考虑其他干扰因素, 以便准确测试和评估生态位模型。若不加选择地滥用生态位模型的工具, 反而会误导决策者的判断。总之, 在应用生态位模型进行研究工作, 特别是预测流行病的传播范围时, 首先要考虑建模对象是否满足生态学假设。

关键词: 生态位模型; 流行病; 疫病生态学; 传播; 疫病模型

Matters needing attention about invoking ecological niche model in epidemiology

Ran Wang^{1,2}, Huijie Qiao^{1*}

1 Key Laboratory of Animal Ecology and Conservation Biology, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: The outbreak of COVID-19 has spurred a number of risk assessments within the scientific community regarding its spread and intensity. A popular ecological tool, ecological niche models (ENMs) are often used in these studies, and have been used to predict potential hotspots and trends of epidemics. However, ENMs are not the best tool for predicting COVID-19 spread due to the virus' characteristics. This article reviews the application of ENMs for various epidemiological studies in recent decades, comparing advantages and disadvantages of ENM methods for predicting disease characteristics and other models. ENMs can only be used to analyze the impact of environmental disturbances of intermediate hosts during the epidemic transmission process, but SARS-CoV-2 is more reliant on human transmission, leading to poor ENM performance. Therefore, we must choose the appropriate modeling method for the transmission pathways of the disease to accurately predict the epidemic trend. Under appropriate conditions, ENMs can analyze the spread range of epidemics but we must include other interference factors to test and evaluate ENMs accurately. Misusing ENMs would mislead decision-makers. Therefore, when applying ENMs to predict the spread of infectious diseases, the primary consideration must be whether the scientific question meets the ecological assumptions.

Key words: ecological niche model; epidemiology; disease ecology; transmission; disease model

收稿日期: 2020-04-16; 接受日期: 2020-05-26

基金项目: 科技部重点研发计划(2017YFC1200603)

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

1 生态位与生态位模型

Joseph Grinnell最先提出了生态位(niche)的概念,并首次探讨了生态位与物种地理分布之间的关系(Grinnell, 1917)。随后Chase和Leibold (2003)对生态位作了如下定义:生态位是对环境条件的联合描述,允许物种满足其最低要求,使当地种群的出生率等于或大于其死亡率,以及该物种对这些环境条件的平均影响的集合。

基于生态位概念的建模方法即生态位模型(ecological niche model, ENM),或称为物种分布模型(species distribution model, SDM),可用于了解物种当前以及预测未来的分布。生态位模型对物种的地理分布在统计学上有稳健的预测能力,是生态学和生物地理学的重要研究方法。经过近40年的发展,已经产生了大量的生态位模型(李国庆等, 2013; 朱耿平等, 2013),并被广泛应用在气候变化对物种的影响、外来入侵物种的风险评估、濒危物种的保护策略等多个领域(乔慧捷等, 2013)。近些年来,生态位模型也逐渐应用于流行病学的研究中(Pigott et al, 2014; Escobar et al, 2016; Johnson et al, 2019)。

2 生态位模型在流行病中的应用

流行病在影响人类健康的同时也给全球经济带来影响。新发流行病由于其强传染性、高致死率、传播途径不明确及无有效治疗方法等特点,容易造成重大损失。因此,对于其潜在传播范围和强度进行提前预测是辅助制定有效防控措施的重要手段。

生态位模型因为能够预测生物的时空分布(Owens et al, 2013),被越来越多地用于预测不同空间尺度上的病原体分布(Escobar et al, 2015; Johnson et al, 2019)。它不仅可用于研究传播媒介、宿主、病原体或感染者潜在的地域分布(Peterson, 2006),还能对宿主和寄生虫等物种的迁徙做出判断。相关研究工作利用生态学的概念和相关的分析工具,通过分析寄生虫、细菌或病毒与生物因素和非生物环境因素之间的关系来推测其地理分布。如Altizer等(2006)探讨了人类和野生动物疫病传播系统的病例,发现季节性的气候可以改变传染病传播的持续性;Lloyd-Smith等(2009)总结了关于人畜共患病病原体的一些建模工作;Holt等(2006)模拟了非洲啮齿动物感染钩端螺旋体病的动态。

生态位模型不仅能够作为一种强有力的工具应用于物种分布和新型流行病预测,还可以提供较为精细尺度的分布,成为绘制疫病传播风险图的新方法。尽管建模技术在预测疫病传播等方面取得了重大进展,但鉴于流行病系统的生物学复杂性,生态位模型传统的框架可能会做出不符合实际的假设,从而导致预测不准确,所以对于传统的生态位模型框架仍然需要重新评估(Johnson et al, 2019)。

在现代生态学的相关理论中,生态位保守性假说(niche conservatism hypothesis)强调研究对象的环境耐受性是保持稳定的;丰度中心假说(abundant center hypothesis)则强调在物种生态位的中心区域,种群密度和遗传多样性也越高;埃尔顿噪声假说(Eltonian noise hypothesis)表明,生物相互作用经常是扩散和非特异性的,也在空间分辨率上有所体现,同时非生物因素可能比生物因素更能限制研究对象的地理分布。这些假说在传统的生态学和生物地理学中得到了广泛的应用并证实有效,但很少在疫病生态学中得到过严格检验。要知道,生态位模型仅仅概述物种的分布潜力。生态位模型应尽可能提供物种的地理分布区域图,但不包括复杂的种间交互作用的影响。当然,也有例外,如果种间交互作用非常强并且可以直接在环境维度上表现出来,就可以加入到生态位模型中,但是这样会使生态位模型估计产生偏差,一般我们可以将这些种间相互作用纳入到疫病传播的风险评估阶段。

疫病的传播是一种复合现象(Johnson et al, 2019)。物种间的相互作用往往是极其重要且高度复杂的,可以驱动疾病传播的许多时空动态;它们包括病原体、载体和宿主之间的相互作用,可维持其稳定并传播多种病原体;同时这些物种之间的相互作用可能会受到物种自身免疫力或健康状况等因素的影响。这种复杂性决定了对疫病不能进行单一对象的建模,而需要综合考虑环境变化对所有疫病传播相关物种的复杂影响,并将其转化为疫病的传播模式,才可能得到较为可信的模型预测结果(Peterson, 2006)。这对疾病的传播模式和地理分布具有重要意义,同时也为可应用于流行病的生态位模型研究提供了理论基础。

选择合适的建模方法对于流行病趋势的准确预测有着重要的意义,错误的生态位模型会误导决策者的判断。生态位模型在适当的条件下可用于分

析流行病的传播范围,但在使用时需要根据其本身的特点和物种分布有针对性地进行。目前最常见的两种对疫病传播范围的建模方法是黑箱法(black box)和组分法(component based) (Peterson, 2014),当然这二者在应用情境上有很大区别。

黑箱法是一种复杂的机器学习算法。它们易于使用,但其建模的过程几乎不具备生态学意义。黑箱法的普遍解释是指当系统内部结构不是特别清楚时,从外部输入控制信息,在系统内部建立数学关系后输出信息,之后再根据输出信息来研究其功能和特性。在疫病传播过程中,尤其是疫病传播系统太复杂或对疾病自然史等不完全认知而导致无法完全了解整个疫病传播系统时,将整个疫病传播系统视为一个黑箱子,先建立模型,模拟宿主-寄生生物的相互作用,估计疾病系统的地理分布,疫病暴发最终表现为总体上的地理分布(Defoirdt, 2016)。其优点是有效地将疾病传播系统的每个组成部分的所有复杂变量分解为单个响应变量。一般来说,单一的响应变量比特定传播系统中众多参与物种的情况更容易分析。缺点则是对于许多疾病来说,人们对其传播系统的了解十分有限,疾病病例在环境维度上的分布可能与病原体实际发生的地理位置截然不同,从而导致疾病风险估计中的偏差。这一类研究工作多用于处理一些自然病史不太清楚的疾病,包括布鲁里溃疡(Williamson et al, 2012)、点头病(Winkler et al, 2008)、辛诺柏病毒等(Monroe et al, 1999)。当疾病传播系统太复杂,以至于无法创建基于组分的模型,而研究者希望获取疾病传播系统的全部信息时通常使用该方法。

组分法是对疫病传播系统中的每个关键物种单独进行建模,即只需要考虑与疾病系统有关的关键物种(如宿主、载体、寄生生物)。对每个关键物种独立建模使得迭代效率提升。首先是进行关键物种拆分建模,然后将其组合进行分析,组装成一幅直观的疫病-生态位模型传播系统的地理图像(Peterson et al, 2002)。其优点是,单独建模有助于事先设计基于详细数据的控制策略和识别潜在的疾病传播区域,以便预测和监控。这就要求研究者们必须对疾病的传播系统、自然史有着深入的了解。组分法一般用于相对简单的传输系统中,如仅取决于伊蚊活动的登革热病毒。Peterson等(2005)对整个墨西哥登革热病例的月分布进行了详细分析,不仅

能够准确地预测媒介物种的时空分布,而且也能预测一年中登革热病例的时空分布。当然其他以蚊子为基础的疟疾的分析也可利用这种方法(Levine et al, 2004a, b; Benedict et al, 2007)。Peterson等(2003)进行了西尼罗河病毒在北美传播的早期研究,根据主要媒介蚊子和非迁徙鸟类物种的分布,建立了疾病传播的模型。但是组分法也有其局限性,那就是在简单的疾病系统中,基于宿主的分析包括疾病传播的危险区域的预测在很大程度上仍然未知。基于组分的分析对基本数据的抓取和管理要求也很高,模型校准的数据很大程度上不可用,往往也不能真实地反映实际传输风险。由于是对关键物种进行建模,在疾病系统建模时如果排除关键物种则可能会造成较大误差,且不能对十分复杂的疾病传播系统的所有部分进行建模,因为将许多繁冗的数据集和模型组合在一起是一项十分艰巨的任务。在应用组分法时,疾病传播系统复杂度越高越容易出问题。

上述两种方法都有各自的优缺点,最佳的实践方法还有待进一步测试和探索(Dicko et al, 2014; Pandey et al, 2014; Caron et al, 2015)。

3 基于生态位模型的不同类型流行病研究

流行病大致可分为3种,即寄生虫引起的疫病,细菌和真菌性疫病,病毒性疫病。寄生虫指具有致病性的低等真核生物,本文所讨论的寄生虫病为动物界常见的几种疾病,包括利什曼原虫引起的人畜共患病、蛔虫病等。大多数的菌类是异养型的,还有少数是自养型,异养型菌类包括寄生和腐生两种,本文所讨论的主要为寄生菌,例如沙门氏菌、大肠杆菌、钩端螺旋体等。病毒是由一个核酸分子(DNA或RNA)与蛋白质构成的非细胞形态,是靠寄生生活的介于生命体及非生命体之间的有机物种。常见的病毒性疫病包括登革热、基孔肯亚病、艾滋病、COVID-19等。但并非所有的病原体引起的流行病均可以通过生态位建模进行分析。能够通过生态位建模进行分析的流行病的共同点是其传播过程的某些环节受气候和环境因素影响较大,如果不符合上述情况,用生态位进行建模则无法得到满意的结果。如果要从生态学角度上对此类疫病进行干预,通常首先需要了解寄生生物及其媒介或宿主的物种分布,识别其潜在生态位,从而干预宿主和寄生生物的活动以达到防治流行性病的目的。

3.1 寄生虫类疫病

随着人类活动的加剧,人类与野生动物的接触以及食用野生动物频率的增加,更多地导致了人畜共患疫病的出现(Estrada-Pena et al, 2014; Allen et al, 2017),所以了解寄生虫潜在的地理分布对于预测和预防相关疫病的发生具有重要意义。调查显示,60%以上的新出现的人类疫病是由动物源致病性寄生虫(人畜共患病)引起的,尤其是野生动物(Plowright et al, 2017),这与人类对野生动植物栖息地的大规模破坏、环境污染、因全球变暖而导致的野生动植物生存环境日益恶劣直接相关。

尽管利用生态位模型对寄生虫引起的流行病传播趋势进行预测的研究不在少数,但大多数并不是直接通过寄生虫的生态位来进行系统建模,而是通过对与之相对应的媒介或宿主的生态位进行建模。如导致疟疾的疟原虫是20世纪早期(19世纪)南美大规模疟疾暴发的罪魁祸首。Peterson和Shaw(2003)利用生态位模型分析了南美地区皮肤利什曼病的传播媒介沙蝇属(*Lutzomyia*)的地理分布,Costa等(2002)探究了巴西不同恰加斯病媒介之间的生态差异,等等,这些研究为疾病、媒介和宿主物种的分布提供了新的视角。

寄生虫与宿主的生态位是否相匹配,直接影响着生态位建模的准确性以及建模物种的选择。Peterson等(2002)早期研究检测了墨西哥传播恰加斯病的三瘤虫属(*Triatoma*)生物及其宿主的寄生关系,测试了寄生虫和明显携带它们的木鼠(*Neotoma cinerea*)的宿主特异性,发现寄生虫和木鼠之间可能是一一对应关系。这说明生态位互相匹配的寄生虫和宿主有共同的进化历史,宿主的模型可以很好地反映寄生虫的潜在分布;如果寄生虫与宿主的生态位不匹配,说明宿主并不是寄生虫的自然宿主,只对宿主建模会低估寄生虫的潜在分布(Johnson et al, 2019),此类情况不能只对当前宿主建模,还需要知道其自然宿主的物种分布情况,选择不同的宿主对于寄生虫生态位模型的构建具有不同的影响。

3.2 细菌和真菌性疫病

如果想要更好地了解细菌和真菌性疾病分布并从更加精细的尺度上预测并绘制疾病传播风险图,除了研究媒介与宿主的分布之外,还需要进行小规模菌种生态位建模,并将其与微尺度生态位相结合。宿主免疫和寄生菌-寄生菌间相互作用也可

能形成疫病分布,如立克次氏体为革兰氏阴性菌,是一类专性寄生于真核细胞内的原核生物。一般呈球状或杆状,主要寄生于节肢动物,有的会通过蚤、虱、蜱、螨等传入人体。寄生了立克次氏体的蜱通过某种方式传染到狗的身上,在蜱密度较高的情况下,足以使立克次氏体病原体在媒介种群中扩增和持续循环(Levin et al, 2014)。莱姆病主要发生在美国东北部,是由伯氏疏螺旋体所致的自然疫源性疾病。其主要传播媒介为肩胛硬蜱(*Ixodes scapularis*),Ashley和Meentemeyer (2004)通过肩胛硬蜱的存在数据与大规模环境数据之间的生态位模型关系提供了一个稳健的“气候包络线”模型,得出4-6月的气候变量与美国夏季莱姆病发病率有着密切的关系,揭示了肩胛硬蜱栖息地适宜性的基本环境决定因素,以此来预测莱姆病的风险与疾病分布。钩端螺旋体(钩端螺旋体病的病原体)能够在潮湿的土壤和有水环境中持续存在(Roman et al, 2017),Holt等(2006)模拟了坦桑尼亚部分地区疫病感染的主要来源——非洲啮齿动物的感染动态,在模型中结合了坦桑尼亚中部的气候条件,发现该疫病具有很强的季节性,在这种情况下,环境变量如降水或季节性水体的存在更有可能产生直接影响,这样的菌种可以进行生态位建模。

3.3 病毒性疫病

通过动物媒介进行传播的病毒,如借助蚊媒进行传播的登革热病毒、基孔肯亚病毒等单宿主-单媒介的疫病系统,由于其传播媒介受环境影响,因此可以通过生态位模型预测蚊子的分布来预测登革热病毒(Messina et al, 2014)、基孔肯亚病毒(Escobar et al, 2016)等的传播。黄热病提供了另一个案例。黄热病由黄热病毒引起,它起源于非洲,但在1700年以前,很可能是通过奴隶或水手传播到美洲(Barrett & Higgs, 2007)。这种病毒在两大洲的蚊子与灵长类动物中传播,在美洲主要通过埃及伊蚊(*Aedes aegypti*)传播给人类(Barrett & Higgs, 2007),所以也可以通过研究蚊子的分布来预测疾病发生。生态位模型相较于传统疾病模型的优越性就在于,可以通过生态位模型分析出什么地方的高温抑制了如登革热或黄热病之类的病毒在伊蚊体内的复制,填补了公共卫生领域对于环境中非生物因子监测的空白。使用生态位的相关方法进行的研究还包括埃博拉病毒和马尔堡病毒引起出血热暴发的一

些相关生态特征的描述(Peterson et al, 2006)。还有以大鼠为主要宿主的汉坦病毒,在美国东部港口城市的居民区,近50%的挪威大鼠(*Rattus norvegicus*)感染了汉坦病毒(Yanagihara, 1990),辛诺柏病毒也与分布在整个美国的大鼠密切相关(Monroe et al, 1999)。如果通过生态位建模来模拟被感染大鼠的物种分布区域以及大鼠潜在的分布区域,就可以大致预测辛诺柏病毒的传染风险及趋势。

另外,有些病毒可以感染多个宿主,但需要关键宿主物种进行传播,只有当病毒是单宿主或单媒介,且该宿主或该媒介受环境和气候影响时,才可以用生态位模型进行建模(Altizer et al, 2006),这种潜在的种间相互作用的环境影响不容忽视。

当然,并非所有的病毒都受气候影响。例如,人类乳头瘤病毒(HPV)和人类免疫缺陷病毒(HIV)。因为宿主主要为人类,该病毒既不受气候影响,其传播方式也与气候无关,再加上人类活动有很大的不确定性,所以就无法使用生态位模型进行预测。根据某个地理区域的艾滋病病例数据库建立生态位模型,生成一个高精度的风险图,显示炎热的非洲有更适合艾滋病传播的气候,或者寒冷的北极和南极因为太冷而不易发生风险,这是因为错误地假设潜在的疾病传播风险是二元的,而不是多元因素的交叉(Carlson et al, 2020),这会导致对流行病与气候关系的错误结论。对于具有多种传播途径的病毒,用生态位模型进行预测分析可能会变得十分复杂,而有的病毒宿主仍然完全不为人所知,如丝状病毒,了解其分布的唯一来源是通过确定人类病例的位置。

当下暴发的COVID-19,目前尚未有明确证据表明其与气候直接相关,因此也属于此类。

4 不适用于生态位建模的流行病:以COVID-19为例

在疫情暴发的初期,一些生物地理学家尝试将生态位模型应用在COVID-19的预测中,并给出了其暴发情况的预测(Tosepu et al, 2020),其中以Araújo和Naimi (2020)的工作最具代表性。他们使用200多个生态位模型组成的综合模型,利用10种常用的机器学习方法,以COVID-19病例的地理坐标、阳性病例报告、最新的气候数据、降水量、实际蒸散量以及短波辐射等信息进行建模,预测在一个典

型的气候年中气候的月变化对COVID-19传播的影响,发现温暖和湿冷气候更有利于COVID-19的传播,而干旱和炎热气候则不利于COVID-19传播(Araújo & Naimi, 2020)。

该工作一经公布,就引起了包括流行病学专家和生态学家的普遍反对,引发了人们对于SARS-CoV-2是否有生态位的讨论。首先,由于SARS-CoV-2是否受气候影响还尚未明晰就直接进行生态位建模,会导致模型的不确定性升高。Chipperfield等(2020)指出了Araújo和Naimi的预测工作存在着前提假设不科学、未充分评估预测变量、响应变量空间误差大、采样不足等问题。其次,病毒和病原菌除了受气候因素影响,也受非气候因素和不确定的人为因素的影响。如在应对大范围传播的流行病时,一个国家所选择的应对方式是积极还是消极,是抑制扩散还是任其发展,都可能会影响模型的结果。

由此可见,宿主的行为(Kraemer et al, 2019)、密度(Geoghegan & Holmes, 2017)及其所受到的环境影响,也是预测疫病传播的关键因素。建模和流行病的管理本质上都应侧重于媒介和宿主的行为管理,以尽量减少传播的风险。从某种意义上讲,对病毒传播的预测,就是对媒介和宿主的预测,当病毒的传播模式为病毒-媒介-宿主时,利用环境变量预测中间媒介的潜在分布,以此来预测病毒的传播是一种有效的建模手段(Johnson et al, 2019)。但是当病毒的传播主要存在于人与人之间而不需要中间媒介时,由于人类活动受自然环境的影响较小,生态位模型在这一类工作中无用武之地。

此外,在一种新型传染病流行的初期,即使是该疫病的传播的确依靠中间媒介,但与疫病发生或参与疫病传播的物种(如媒介、宿主、病原体)的相关生态参数的细节尚不清楚,样本量小且缺乏详细的地理或生态学变量(Peterson, 2014),这些都可能

导致模型预测的失败。因此,并非所有的流行病均可用生态位建模进行分析。如Araújo和Naimi (2020)使用生态位模型得出温暖和湿冷气候更有利于COVID-19的传播。而实际情况是在大部分地区,如拉丁美洲、东南亚以及撒哈拉以南的非洲这些地区的模型不确定性很高,仍然有较多的SARS-COV-2的感染病例。所以我们首先要分析拟采用什么模型来研究选定的某种流行病? 根据对该流行病传输系统的了解程度及其复杂程度,对疾病的传播机

制、自然历史、限制因素以及疾病传播系统有关的关键物种(如宿主、媒介等)的了解程度等,来决定采用什么样的模型进行分析。误用生态位模型的工具会导致对气候及流行病传播趋势的错误结论。

生态位模型往往会忽略人类活动相互接触的直接影响以及人造环境的一些特征,如封闭性环境所造成的一些小气候。当病毒从受感染的宿主直接传播到未受感染的宿主,绕过了“不适宜的栖息地”这一生态概念的相关性(Carlson et al, 2020),可能随时或者随地引起流行病疫情的暴发,这种情况就无法使用生态位模型来进行流行病预测与分析。就病毒学家目前了解的COVID-19和其他流行病的特性,因其传播不受气候限制和生境影响,一旦疫情开始在人类中蔓延,就没有“不适宜的栖息地”。

5 生态位模型在流行病学中应用的思考

生态位模型应用于流行病学的主要挑战是缺乏高精度的疫病发生库。在何处以及如何获得可靠的数据是另外一个关键问题。疫病数据通常只是粗略地汇总行政级别如国家、省市的病例,而缺少有关疫病当地自然条件、气候等相关的重要信息(Farnham et al, 2014)。如果只是单纯地把流行病发生的记录位置作为发生记录,和全球气候数据一起输入生态位模型中,并不能准确地反映问题。除了空间和时间上的偏差外,疫病发生的数据也可能因宿主物种的不均匀抽样和疫病传播地点或诊断地点的报告出现偏差,从而误判感染地点。当然,如果能更全面地监测野生动物和人类活动,积极开发用于流行病检测和鉴定的新技术,可能会提高收集更可靠疫病发生数据的能力。同时正确选择环境数据集中的生态预测变量对于产生可靠的建模输出是十分必要的(Johnson et al, 2019)。

由于大多数生态位模型的相关研究人员都没有系统的流行病学知识背景,而流行病学家亦缺乏将疫病传播放在自然状态下运用生态学知识思考其传播机理的训练,为了充分生成对决策有用的数据驱动模型,跨学科的知识背景与方法结合是必要的。而且,在改进方法方面仍然存在着许多挑战,其核心挑战是选择适合于特定问题的建模方法。由于疫病传播系统往往代表着多种物种(如病原体、载体、宿主)之间的复杂相互作用,因此存在着如何准确选择方法对其进行建模并将定量分析与定性分

析相结合的问题。如要预测病原体物种和宿主物种的潜在分布及其对全球气候变化的反应,则需要不同的建模算法。第二个有待解决的是如何将风险因素纳入生态位模型框架中,也就是在疫病传播中容易被忽略的人为因素,因无法确定人员流动性、人为干扰性等以量化疫病传播风险,使得不能准确测试和评估生态位模型的结果。此外,要将生态位模型方法充分应用于疫病系统,还需要理解尺度在空间和时间中的作用。时间尺度和空间尺度的适当匹配可以更加准确地预测疫病的传播趋势(Peterson et al, 2005)。

以上这些问题只有通过不断地对不同的疫病系统模型进行进一步的探索和分析才能得到解决。

6 总结

本文系统地总结了可用于生态位建模的疾病特征和案例、在各种流行病学研究中常用的两种建模方法的优缺点及其适用情况,以及不可用于生态位建模的疾病特征,总结了生态位模型应用的理论基础,着重指出了目前在建模过程中存在的问题,并进一步讨论了模型应用方面应注意的事项以及其发展趋势。

作为生态学与生物地理学重要的分析方法和实用工具,生态位模型在流行病的潜在传播区域分析及风险预测中有着重要的地位,可以帮助研究者确定哪些区域具有潜在可测量的流行病感染风险及感染趋势。但在使用该工具之前,需要慎重考虑其适用范围。在生态学的基本概念框架下正确地使用生态位模型,是相关研究工作能否取得有科学意义的结果的前提条件。

参考文献

- Allen T, Murray KA, Zambrana-Torrel C, Morse SS, Rondinini C, Di Marco M, Breit N, Olival KJ, Daszak P (2017) Global hotspots and correlates of emerging zoonotic diseases. *Nature Communications*, 8, 1124.
- Altizer S, Dobson A, Hosseini P, Hudson P, Pascual M, Rohani P (2006) Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters*, 9, 467–484.
- Araújo MB, Naimi B (2020) Spread of SARS-CoV-2 Coronavirus likely to be constrained by climate. doi: 10.1101/2020.03.12.20034728.
- Ashley ST, Meentemeyer V (2004) Climatic analysis of Lyme disease in the United States. *Climate Research*, 27, 177–187.

- Barrett ADT, Higgs S (2007) Yellow Fever: A disease that has yet to be conquered. *Annual Review of Entomology*, 52, 209–229.
- Benedict MQ, Levine RS, Hawley WA, Lounibos LP (2007) Spread of the tiger: Global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7, 76–85.
- Carlson CJ, Chipperfield JD, Benito BM, Telford RJ, O'Hara RB (2020) Species distribution models are inappropriate for COVID-19. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 770–771.
- Caron A, Cappelle J, Cumming GS, de Garine-Wichatitsky M, Gaidet N (2015) Bridge hosts, a missing link for disease ecology in multi-host systems. *Veterinary Research*, 46, 1–11.
- Chase JM, Leibold MA (2003) *Ecological Niches: Linking Classic and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chipperfield JD, Blas M, Benito RB, Telford RJ, Carlson CJ (2020) On the inadequacy of species distribution models for modelling the spread of SARS-CoV-2: Response to Araújo and Naimi. doi: 10.32942/osf.io/mr6pn.
- Costa J, Beard CB, Peterson LA (2002) Ecological niche modeling and differentiation of populations of *Triatoma brasiliensis* Neiva, 1911, the most important Chagas' disease vector in northeastern Brazil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *American Journal of Tropical Medicine & Hygiene*, 67, 516–520.
- Defoirdt T (2016) Implications of ecological niche differentiation in marine bacteria for microbial management in aquaculture to prevent bacterial disease. *PLOS Pathogens*, 12, e1005843.
- Dicko AH, Lancelot R, Seck MT, Guerrini L, Sall B, Lo M, Vreysen MJB, Lefrançois T, Fonta WM, Peck SL, Bouyer J (2014) Using species distribution models to optimize vector control in the framework of the tsetse eradication campaign in Senegal. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 10149–10154.
- Escobar LE, Peterson AT, Papeş M, Favi M, Yung V, Restif O, Qiao HJ, Medina-Vogel G (2015) Ecological approaches in veterinary epidemiology: Mapping the risk of bat-borne rabies using vegetation indices and night-time light satellite imagery. *Veterinary Research*, 46, 92.
- Escobar LE, Qiao HJ, Peterson AT (2016) Forecasting Chikungunya spread in the Americas via data-driven empirical approaches. *Parasit & Vectors*, 9, 112.
- Estrada-Pena A, Ostfeld RS, Peterson AT, Poulin R, Fuente J (2014) Effects of environmental change on zoonotic disease risk: An ecological primer. *Trends in Parasitology*, 30, 205–214.
- Farnham A, Alleyne L, Cimini D, Balter S (2014) *Legionnaires' disease incidence and risk factors*, New York, USA, 2002–2011. *Emerging Infectious Diseases*, 20, 1795–1802.
- Geoghegan JL, Holmes EC (2017) Predicting virus emergence amid evolutionary noise. *Open Biology*, 7, 170–189.
- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk Cambridge Mass*, 34, 427–433.
- Holt J, Davis S, Leirs H (2006) A model of Leptospirosis infection in an African rodent to determine risk to humans: Seasonal fluctuations and the impact of rodent control. *Acta Tropica*, 99, 218–225.
- Johnson EE, Escobar LE, Zambrana-Torrel C (2019) An ecological framework for modeling the geography of disease transmission. *Trends in Ecology & Evolution*, 34, 655–668.
- Kraemer MUG, Golding N, Bisanzio D, Bhatt S, Pigott DM, Ray SE, Brady OJ, Brownstein JS, Faria NR, Cummings DAT, Pybus OG, Smith DL, Tatem AJ, Hay SI, Reiner RCJ (2019) Utilizing general human movement models to predict the spread of emerging infectious diseases in resource poor settings. *Scientific Reports*, 9, 5151.
- Levine RS, Benedict MQ, Peterson AT (2004a) Distribution of *Anopheles quadrimaculatus* Say s.l. and implications for its role in malaria transmission in the US. *Journal of Medical Entomology*, 41, 607–613.
- Levine RS, Peterson AT, Benedict MQ (2004b) Geographic and ecologic distributions of the *Anopheles gambiae* complex predicted using a genetic algorithm. *American Journal of Tropical Medicine & Hygiene*, 70, 105–109.
- Levin ML, Zemtsova GE, Montgomery M, Killmaster LF (2014) Effects of homologous and heterologous immunization on the reservoir competence of domestic dogs for *Rickettsia conorii* (israelensis). *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 5, 33–40.
- Li GQ, Liu CC, Liu YG, Yang J, Zhang XS, Guo K (2013) Advances in theoretical issues of species distribution models. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 4827–4835. (in Chinese with English abstract) [李国庆, 刘长成, 刘玉国, 杨军, 张新时, 郭柯 (2013) 物种分布模型理论研究进展. *生态学报*, 33, 4827–4835.]
- Lloyd-Smith JO, George D, Pepin KM, Pitzer VE, Pulliam JRC, Dobson AP, Hudson PJ, Grenfell BT (2009) Epidemic dynamics at the human-animal interface. *Science*, 326, 1362–1367.
- Messina JP, Brady OJ, Pigott DM, Brownstein JS, Hoen AG, Hay SI (2014) A global compendium of human dengue virus occurrence. *Scientific Data*, 1, 140004.
- Monroe MC, Morzunov SP, Johnson AM, Bowen MD, Artsob H, Yates T, Peters C, Rollin PE, Ksiazek TG, Nichol ST (1999) Genetic diversity and distribution of *Peromyscus*-borne hantaviruses in North America. *Emerging Infectious Diseases*, 5, 75–86.
- Owens HL, Campbell LP, Dornak LL, Saupe EE, Barve N, Soberón J, Ingenloff K, Lira-Noriega A, Hensz CM, Myers CE, Peterson AT (2013) Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263, 10–18.
- Pandey A, Atkins KE, Medlock J, Wenzel N, Townsend JP,

- Childs JE, Nyenswah TG, Ndeffo-Mbah ML, Galvani AP (2014) Strategies for containing Ebola in West Africa. *Science*, 346, 991–995.
- Peterson AT, Sánchez-Cordero V, Ben BC, Ramsey JM (2002) Ecologic niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging Infectious Diseases*, 8, 662–667.
- Peterson AT, Shaw J (2003) *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in Southern Brazil: Ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *International Journal for Parasitology*, 33, 919–931.
- Peterson AT, Vieglais DA, Andreasen J (2003) Migratory birds modeled as critical transport vectors for West Nile virus in North America. *Vector-Borne & Zoonotic Diseases*, 3, 39–50.
- Peterson AT, Martínez-Campos C, Nakazawa Y, Martínez-Meyer E (2005) Time-specific ecological niche modeling predicts spatial dynamics of vector insects and human dengue cases. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine & Hygiene*, 9, 1–14.
- Peterson AT (2006) Ecologic niche modeling and spatial patterns of disease transmission. *Emerging Infectious Diseases*, 12, 1822–1826.
- Peterson AT, Lash RR, Carroll DS, Johnson KM (2006) Geographic potential for outbreaks of Marburg hemorrhagic fever. *American Journal of Tropical Medicine & Hygiene*, 75, 9–15.
- Peterson AT (2014) Mapping Disease Transmission Risk: Enriching Models Using Biogeography and Ecology. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Pigott DM, Golding N, Mylne A, Huang Z, Henry AJ, Weiss DJ, Brady OJ, Kraemer MU, Smith DL, Moyes CL, Bhatt S, Gething PW, Horby PW, Bogoch II, Brownstein JS, Mearns SR, Tatem AJ, Khan K, Hay SI (2014) Mapping the zoonotic niche of Ebola virus disease in Africa. *Elife*, 3, e04395.
- Plowright RK, Parrish CR, McCallum H, Hudson PJ, Ko AI, Graham AL, Lloyd-Smith JO (2017) Pathways to zoonotic spillover. *Nature Reviews Microbiology*, 15, 502–510.
- Qiao HJ, Hu JH, Huang JH (2013) Theoretical basis, development direction and challenges of niche model. *Scientia Sinica Vitae*, 43, 915–927. (in Chinese with English abstract) [乔慧捷, 胡军华, 黄继红 (2013) 生态位模型的理论基础, 发展方向与挑战. *中国科学: 生命科学*, 43, 915–927.]
- Roman T, Sophie G, Claire B, Stéphane C, Marie-Estelle SG, Dominique G, Emilie B, Cyrille G, Claudia MZ (2017) Seeking the environmental source of Leptospirosis reveals durable bacterial viability in river soils. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 11, e0005414.
- Tosepu R, Gunawan J, Effendy DS, Ahmad LOAI, Lestari H, Bahar H, Asfian P (2020) Correlation between weather and COVID-19 pandemic in Jakarta, Indonesia. *Science of the Total Environment*, 725, 138436.
- Williamson HR, Benbow ME, Campbell LP, Johnson CR, Sopoh G, Barogui Y, Merritt RW, Small PLC (2012) Detection of *Mycobacterium ulcerans* in the environment predicts prevalence of Buruli ulcer in Benin. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 6, e1506.
- Winkler AS, Friedrich K, König R, Meindl M, Helbok R, Unterberger I, Gotwald T, Dharsee J, Velicheti S, Kidunda A, Jilek-Aall L, Matuja W, Schmutzhard E (2008) The head nodding syndrome: Clinical classification and possible causes. *Epilepsia*, 49, 2008–2015.
- Yanagihara R (1990) Hantavirus infection in the United States: Epizootiology and epidemiology. *Review of Infectious Diseases*, 12, 449–457.
- Zhu GP, Liu GQ, Bu WJ, Gao YB (2013) Ecological niche modeling and its applications in biodiversity conservation. *Biodiversity Science*, 21, 90–98. (in Chinese with English abstract) [朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆 (2013) 生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用. *生物多样性*, 21, 90–98.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 黄祥忠)