

DOI: 10.20103/j.stxb.202310092177

张钰, 张科, 刘佳伟, 王安琪, 张泽新, 敖特根, 张东, 闫利平, 李凯. 卡山保护区核心区璃眼蜱空间格局及成因. 生态学报, 2024, 44(16): 7371-7383.
Zhang Y, Zhang K, Liu J W, Wang A Q, Zhang Z X, Ao T G, Zhang D, Yan L P, Li K. Spatial distribution and causation of *Hyalomma* ticks in the core area of Kalamaili Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(16): 7371-7383.

卡山保护区核心区璃眼蜱空间格局及成因

张钰¹, 张科², 刘佳伟¹, 王安琪¹, 张泽新³, 敖特根⁴, 张东¹, 闫利平¹, 李凯^{1,*}

1 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

2 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001

3 内蒙古通辽市林业有害生物防治站, 通辽 028001

4 内蒙古通辽市森林病虫害防治检疫站, 通辽 028000

摘要:璃眼蜱是一类能够传播多种病原体的吸血媒介节肢动物。近年来璃眼蜱在新疆卡拉麦里山有蹄类保护区(简称“卡山保护区”)的泛化,对当地野生动物甚至保护区管护人员构成的威胁日渐突出。于 2021、2022 年在该保护区核心区设置 25km²样地,探究了璃眼蜱的空间分布及其影响因素,重点围绕璃眼蜱与普氏野马及啮齿类动物之间的空间关系展开。通过半方差变异函数分析璃眼蜱空间分布相关性;以双变量空间自相关方法评估璃眼蜱与宿主动物的空间聚集程度;采用结构方程模型拟合璃眼蜱数量与环境因素的关系。结果表明:1)璃眼蜱的块金基台比值大于 0.75,显示璃眼蜱具有较低的空间相关性,表明其分布更易受到宿主及所处环境的影响;2)璃眼蜱与宿主的双变量梯度 LISA 聚集图表明,璃眼蜱与普氏野马之间的空间聚集关系强于璃眼蜱与啮齿类之间的空间聚集关系。3)多元混合结构方程模型的拟合效果较好($R^2 = 0.70$),模型发现气候、植被、宿主三种因子均能影响璃眼蜱数量。综上,本研究发现影响卡山保护区核心区的璃眼蜱分布的最主要因素是宿主,其中普氏野马与璃眼蜱的空间聚集关系强于啮齿类动物。璃眼蜱随大型宿主的扩张性分布,对同域,特别是核心区其他野生动物构成了直接威胁。野生动物的重引入可能会对生态链中其他物种产生间接影响。随着普氏野马的重引入,该地区的寄生虫分布发生了变化,可能是因为寄生虫适应了新的环境条件,且这种适应性又依赖于普氏野马的分布。这种现象表明,生态系统中的各个组成部分都会相互关联,生态链的变化可能会导致其他生物适应性发生改变。该问题显示开展濒危野生动物重引入监测工作的重要性,研究结果拓展了野生动物蜱传疾病控制和管理思路。

关键词:干旱荒漠草原;璃眼蜱;宿主;环境因子;分布特征;空间自相关

Spatial distribution and causation of *Hyalomma* ticks in the core area of Kalamaili Nature Reserve

ZHANG Yu¹, ZHANG Ke², LIU Jiawei¹, WANG Anqi¹, ZHANG Zexin³, AO Tegen⁴, ZHANG Dong¹, YAN Liping¹, LI Kai^{1,*}

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China

3 Tongliao Forestry Pest Control Station, Tongliao 028001, China

4 Tongliao Control and Quarantine Station of Forest Pest, Tongliao 028000, China

Abstract: The *Hyalomma* ticks are hematophagous arthropods that can transmit a wide range of pathogens. Recently, the proliferation of *Hyalomma* ticks in Kalamaili Nature Reserve (KNR), Xinjiang, has increasingly endangered the local wildlife and the reserve's staff. During the 2021 and 2022, this research delineated a 25km² study area within the core zone

基金项目:新疆自然保护地调查与国家公园潜力区科学考察(2021xjkk1201);新疆维吾尔自治区林业和草原局寄生虫防控项目(2024-HXFWBH-LK-01)

收稿日期:2023-10-09; 网络出版日期:2024-06-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiujiu@bjfu.edu.cn

of the reserve to examine the spatial distribution and influencing factors of *Hyalomma* ticks. It particularly concentrated on elucidating the spatial interactions among the *Hyalomma* ticks, Przewalski's horses, and rodent species. The study employed semi-variance analysis to assess the spatial correlation of *Hyalomma* ticks' distribution. Bivariate spatial autocorrelation methods were used to evaluate the spatial clustering degree of *Hyalomma* ticks with respect to their host animals. Additionally, a structural equation model was applied to delineate the relationship between the abundance of *Hyalomma* ticks and various environmental factors. The results are as follows: 1) The block kurtosis ratio in the semi-variance for *Hyalomma* ticks is above 0.75, indicating a low spatial autocorrelation and suggesting that the distribution of *Hyalomma* ticks is more influenced by host and environmental factors. 2) The bivariate local indicators spatial autocorrelation (LISA) clustering diagram demonstrates a more pronounced spatial clustering relationship between *Hyalomma* ticks and Przewalski's horses compared to that between *Hyalomma* ticks and rodents. 3) The multivariate mixed structural equation model shows a relatively good fit ($R^2 = 0.70$), indicating that climate, vegetation, and host variables significantly influence the abundance of the *Hyalomma* ticks. In conclusion, the study found that the primary factor influencing the distribution of *Hyalomma* ticks in the core area of the KNR was the host, with a stronger spatial clustering relationship observed between Przewalski's horses and *Hyalomma* ticks compared to rodents. The expansion of *Hyalomma* ticks alongside larger host species poses a direct threat to coexisting wildlife, particularly within the core zone. The reintroduction of wildlife can potentially have indirect effects on other species within the ecological chain. With the reintroduction of Przewalski's horses, there have been changes in the distribution of parasites in the area, likely due to the parasites adapting to new environmental conditions, and this adaptability is dependent on the distribution of Przewalski's horses. This phenomenon highlights the interconnectedness of various components within an ecosystem, where changes in the ecological chain can potentially lead to adaptations in other organisms. This issue underscores the importance of conducting monitoring efforts for the reintroduction of the endangered wildlife, and the research findings expand our perspectives on the control and management of tick-borne diseases in wildlife.

Key Words: arid desert steppe; *Hyalomma* ticks; host; environmental factors; distribution characteristics; spatial autocorrelation

璃眼蜱(*Hyalomma* spp.)是广泛分布于干旱荒漠地区的吸血性节肢动物,主要寄生于脊椎动物,严重感染会造成宿主动物失血,并引起继发性疾病^[1-4]。璃眼蜱也被认为是多种病原体的主要媒介,能够传播克里米亚出血热(Crimean Congo Hemorrhagic Fever)、莱姆病(Lyme Disease)、Q热(Query Fever)等多种人畜共患疾病^[5-6]。近年来,璃眼蜱在新疆卡拉麦里山有蹄类自然保护区(以下简称“卡山保护区”)的发生愈发严重,尤其是在重引入普氏野马区域,管护人员频繁遭受璃眼蜱的侵扰。因此,梳理和探索璃眼蜱的空间发生规律,以及与宿主和环境间的协同关系,对于野生动物寄生虫防控具有重要意义。

璃眼蜱生活史包括卵、幼虫、若虫、成虫四个时期,其中,幼、若虫寄生于啮齿类或爬行类动物^[2, 7],而成虫寄生于人类或大型有蹄类动物^[8]。璃眼蜱在生活史的不同阶段依赖于多种宿主寄生,因此宿主的移动和空间利用模式对璃眼蜱的分布相当重要。研究表明,璃眼蜱一般隐蔽在动物的巢穴附近^[5, 9],其自身的移动能力有限,在空间上的长距离移动主要依赖于宿主的运动^[10-14]。此外,多种外界环境因素也会影响璃眼蜱的分布和活动,如维持其生存的温度、相对湿度被认为是限制该物种地理范围的主要因素。密集的植被也可能造成璃眼蜱的空间聚集^[15-16]。因此,研究宿主及环境因素如何影响璃眼蜱的分布非常重要。

物种分布模型(Species Distribution Model, SDM)是基于物种存在或丰度数据,叠加多种环境因子组成的多维生态空间,以概率的形式反映和预测物种对生境的偏好程度^[17-20]。尽管已有一些关于新疆璃眼蜱分布模型的研究,但是大部分预测模型是基于MaxEnt等机器学习算法,主要用于大尺度空间上的蜱类分布预测^[3, 18, 20]。然而,大尺度下的机器学习难以解释物种分布之间的空间自相关关系,且较少有研究从空间相关

性、实测环境因子的角度解释寄生虫的分布格局^[21-24]。针对当前研究中存在的缺陷与不足,本研究基于“宿主—寄生虫—环境因子”交互关系,展开卡山保护区普氏野马野放区璃眼蜚分布特征及成因研究。重点讨论了不同尺度下物种之间的双变量空间自相关关系,并通过多元线性模型、多元混合效应模型、结构方程模型综合评估璃眼蜚数量与环境因子之间的关系。研究首次从空间分布上的角度量化了寄生虫与宿主之间的分布关系、从统计学的角度分析了寄生虫与环境因子之间的交互关系,并讨论了卡山保护区重引入普氏野马地区璃眼蜚的分布与当地野生动物的关系,揭示了重引入监测工作的重要性,为当地的生态系统及生物多样性管理提供了思路。

1 材料与方法

1.1 研究地区

卡拉麦里山有蹄类自然保护区(88°30′—90°03′E,40°36′—46°00′N)位于新疆准噶尔盆地,总面积达到14856.48km²(图1),属于典型的温带大陆性气候,地形东高西低,和缓起伏,海拔在600—1500m之间^[25-26]。保护区内降水稀少,年降雨量约为160mm,年蒸发量为2000mm左右^[25]。年均温为2.4℃,其中最冷月1月均温为-20℃以下,极端温度低至-38℃,最热月7月均温为25—30℃,极端温度达到50℃^[27-28]。保护区内栖息着蒙古野驴(*Equus hemionus*)、普氏野马(*E. przewalskii*)、鹅喉羚(*Gazella subgutturosa*)、盘羊(*Ovis ammon*)、猞猁(*Lynx lynx*)等野生动物^[29]。其中,普氏野马为2001年重引入该地区物种,放归至保护区乔木希拜区域已20余年,其种群数量明显增加,但同时伴随着严重的寄生虫侵扰问题^[26, 28-30]。本研究选择乔木希拜监测站以西三个野生动物重要水源地附近约25km²样地展开调查。样地以南的两个天然水源地,即“红柳水源地”,“小水源地”^[24, 31],为普氏野马等动物提供了主要的栖息地,其地貌主要以山脉和黑色砾石构成。相比之下,样地以北主要依赖人工水源地,即“六号水源地”。虽然也为普氏野马等动物提供水源,但这些动物仅偶尔出现^[31],其地貌主要以沙质土壤构成,多分布啮齿类动物(图1)。

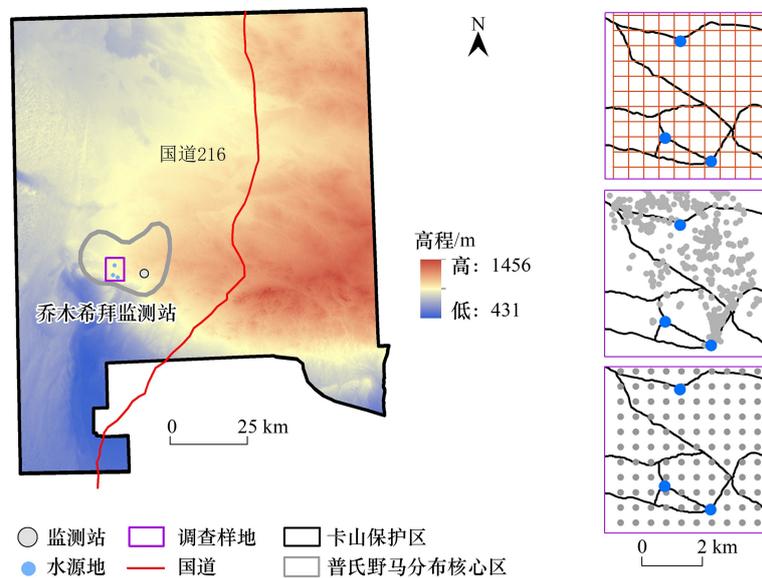


图1 研究地点和对象

Fig.1 The site and object of study

左图为研究地点分布图;右图表示针对不同调查对象的调查方法,黑色为道路;其中,右上表示蜚虫调查方法,根据500m×500m划分单元格,每个单元格内布设4个蜚虫调查样点;右中表示普氏野马调查方法,野外跟踪普氏野马记录其新鲜粪便GPS位点所得;右下表示啮齿类洞穴调查方法,每隔500m调查一个样点,计数样点内10m×10m啮齿类洞穴数量;三个水源地的名称:北部为六号水源地;西南为小水源地;东南为红柳水源地

1.2 调查方法

1.2.1 蜚虫调查方法

2021年4—6月,将调查区域按500m×500m划分110个方格,每个方格平均布设4个调查样点(图1),每周3天开展蜚虫分布及环境因子调查。为标准化采样过程,调查人员于每个硬蜚采样点时间控制在5min以内,采集方法参照新疆蜚类志中“守株待蜚”法,即在怪柳(*Tamarix* spp.)、梭梭(*Haloxylon* spp.)等区域,使用木棍震动的方式,吸引并采集自由活动且尚未吸血的硬蜚^[32-33]。同时,实时测量璃眼蜚分布点的环境因子,采用GPS测量仪记录样点的经纬度、海拔高度、温湿度计测量温度、湿度;风速仪测量5min内平均风速;照度计测量光照强度,卷尺测量粪堆尺寸长度、高度、宽度;土壤温湿度计测量粪堆湿度。在每个样点附近设置2m×2m植被样方,记录植被覆盖度、植被高度。

1.2.2 普氏野马调查方法

2021年4—6月,采用目标事件取样法保持一定距离跟踪普氏野马放归群体收集数据,待普氏野马离开后记录新鲜粪便GPS位点(≤5min),调查包括8个野马种群,共计60匹放归野马^[31]。以每周3天开展普氏野马粪便分布范围调查(图1)。

1.2.3 啮齿类调查方法

2022年7—8月,调查人员开展啮齿类洞穴数量调查。通过ArcGIS 10.3中Data Management Tool→Feature Class→Create Fishnet工具将调查区域划分为网格(500m×500m)。调查人员统计每个网格内的啮齿类洞穴数量(图1)。

1.3 数据处理

1.3.1 单变量空间半变异函数分析

半变异函数可以反应变量的空间相关性,在GS+ 9.0软件中,对璃眼蜚、啮齿类、普氏野马三个物种的分布数据分别采用高斯函数、球面函数、线性函数、指数函数进行拟合,选择最优半变异函数模型。模型选择的判断标准为决定系数 R^2 越大,残差RSS越小,拟合效果越好。综合考虑块金值 C_0 、基台值 C_0+C 、变程 A_0 等参数。其中 C_0 与 C_0+C 的比值为空间相关度,根据Cambardella^[34]划分原则, $C_0/C_0+C < 25%$,表示物种的空间相关度强, $C_0/C_0+C > 75%$,表示物种的空间相关度弱,处于两者之间,表示相关度中等。而模型首次呈现水平状态的距离称为 A_0 ,距离小于 A_0 的物种间为空间自相关,距离大于 A_0 的物种位置没有空间自相关。基于璃眼蜚 A_0 接近于500m,本研究为量化三个物种之间的多变量空间相关性,统一使用核密度(Kernel Density Estimation, KDE)将物种空间分布属性栅格化处理,设置搜索半径为500m^[31]。

KDE计算公式如下:

$$\text{Density} = \frac{1}{(R)^2} \sum_{i=1}^n \times \left[\frac{3}{\pi} \times \text{pop}_i \left(1 - \left(\frac{\text{dist}_i}{R} \right)^2 \right)^2 \right] \quad (1)$$

式中, R 代表搜索半径, dist_i 表示点 i 和经纬度之间的距离, pop_i 代表点 i 的物种数量。

1.3.2 双变量空间自相关分析

为揭示多个变量之间的空间相关性,Anselin^[35]在此基础上提出双变量空间自相关,解释空间单元属性值与邻近空间上其他属性值的相关性。本研究为统一计算变量,使用ArcGIS 10.3软件KDE核密度分析模块将璃眼蜚、普氏野马、啮齿类动物的GPS位点及数量参数进行栅格化处理,固定像元值为20,搜索半径500m。并通过ArcToolbox→数据管理工具→要素类→创建渔网工具,构建100m、250m、500m、750m、1000m五种尺度的网格。对五种尺度下的栅格属性值进行提取,讨论璃眼蜚与普氏野马、璃眼蜚与啮齿类之间的双变量空间自相关关系。

局部空间自相关指标(Local Indicators Spatial Autocorrelation, LISA)能够直观的显示局部区域双变量之间的空间聚集性。通常采用局部Moran's I 进行检验,在Z检验的基础上绘制LISA分布图,计算公式为:

$$I_i = \frac{(x_i - \bar{x}) \sum_{j=1}^n w_{ij} (x_j - \bar{x})}{S^2} \quad (2)$$

式中, I 为双变量之间的空间关系, n 为空间单元数量, w 为空间权重矩阵, ij 表示双变量的观测值^[35]。LISA分布图通过 GeoDa 1.6.7 软件进行分析,进一步在 ArcGIS 10.3 软件上进行绘图处理。

1.3.3 多元线性回归模型

多元线性回归分析是自变量与因变量相关关系的数学分析方法,本研究以璃眼蜱数量为自变量,以气候、宿主、植被、地理四个尺度下分析实际测量变量与璃眼蜱数量的相关关系。回归模型由判定系数 R^2 、统计量 F 、RSE 残差标准误差, P 值进行检验,公式为:

$$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \dots + \beta_p X_p + \varepsilon \quad (3)$$

式中, Y 表示气候、宿主、植被、地理四个因素之一, X 表示各因素下的实际测量变量。 β_0 是回归常数, $\beta_1, \beta_2, \beta_p$ 是回归总体参数, ε 为随机误差。

1.3.4 基于多元混合效应的结构方程模型

结构方程模型 (Structural Equation Model, SEM) 是一种定量研究各变量之间的交互关系的多元统计方法,包括潜变量和观测变量两种,前者不可直接测量,后者则是前者的测量变量^[36-38]。本研究通过气候、宿主、植被、地形四个潜变量构建璃眼蜱相关性因子理论模型,设置观测变量温度、湿度、风速、光照强度、海拔、经纬度、植被高度、植被覆盖度等观测变量作为潜变量的具体指标。

2 结果

2.1 璃眼蜱与宿主的空间关系

2.1.1 单变量空间变异函数分析

本研究共计调查 441 个硬蜱布设样点,8 个野马种群,60 匹放归野马记录普氏野马新鲜粪便 GPS 位点,140 个啮齿类调查样点记录啮齿类洞穴数量。其中 219 个硬蜱样点中发现了未吸血状态的寻觅宿主的璃眼蜱成虫,记录了 669 堆普氏野马新鲜粪便 GPS 位点、1966 个啮齿类洞穴。因此对璃眼蜱、啮齿类、普氏野马三个物种的分布数据分别采用高斯函数、球面函数、线性函数、指数函数进行拟合。根据模型拟合参数结果最终确定了最优的半变异函数模型(表 1),璃眼蜱选择了球面函数模型、普氏野马选择了指数函数模型、啮齿类选择了高斯函数模型。各物种在一定范围内存在空间相关性,其中璃眼蜱变程最小,而普氏野马的变程最大。璃眼蜱、啮齿类动物的块金系数均大于 75%,表明它们的空间相关性不强。而普氏野马的块金系数介于 25%—75%之间,表现出中等程度的空间相关性。具体来说,璃眼蜱变程 A_0 为 543m,这意味着在 500m 的网格内进行璃眼蜱空间插值算法是最优选择。此外,璃眼蜱 $C_0/C_0+C > 75%$,表示璃眼蜱自身空间的相关性不强,分布更容易受到随机因素的影响(表 1)。

通过 KDE 空间插值分析各物种分布的空间格局,图中颜色越深代表物种分布越密集区域(图 2)。发现璃眼蜱集中分布在近三个水源地区域,普氏野马分布则较为广泛,其集中分布在南边山脉、北部沙质区域,啮齿类则集中分布在北部沙质土地。

2.1.2 双变量空间自相关分析

对 100m、250m、500m、750m、1000m 五种尺度下的璃眼蜱—普氏野马的双变量空间局部自相关分析发现, Moran's I 值均大于 0,表示存在显著的空间相关关系。且 100m、250m、500m 表现出璃眼蜱与普氏野马较显著的空间聚集分布关系($P < 0.001$)。具体来说,100m 尺度下 Moran's I 值为 0.516, $P < 0.001$,表示在这个尺度下璃眼蜱与普氏野马之间的空间聚集性最强。另外,璃眼蜱与啮齿类的双变量之间仅仅在 100m 的尺度下出现正向空间相关性($P < 0.001$),而且在这个尺度下璃眼蜱与啮齿类动物的空间聚集性也显著。总之,不同尺度下璃眼蜱与普氏野马的聚集关系均比璃眼蜱与啮齿类动物之间的关系显著(表 2)。

表 1 各物种空间变异函数拟合结果表

Table 1 The results of fitting spatial variation functions for each species

物种 Species	模型 Model	变程 A_0 Range A_0	块金值 C_0 Nugget C_0	基台值 C_0+C Sill C_0+C	块金系数 C_0/C_0+C Nugget coefficient C_0/C_0+C	决定系数 R^2 Coefficient of determination R^2	残差平方和 Residual sum of squares
璃眼蜚 <i>Hyalomma ticks</i>	线性函数	3875.410	0.637	0.720	11.500	0.307	<0.001
	球面函数*	543.000	0.018	0.686	97.400	0.933	0.012
	指数函数	138.000	0.073	0.686	89.400	0.933	0.012
	高斯函数	255.000	0.107	0.686	84.400	0.933	0.012
普氏野马 Przewalski's horses	线性函数	3876.840	0.163	0.249	34.400	0.928	<0.001
	球面函数	673.000	0.009	0.216	95.700	0.292	<0.001
	指数函数*	10110.000	0.160	0.431	62.800	0.998	<0.001
	高斯函数	336.000	0.318	0.217	85.300	0.292	<0.001
啮齿类 Rodents	线性函数	4242.640	20.560	267.540	92.300	0.915	2756
	球面函数	7844.000	18.000	346.900	94.800	0.901	3248
	指数函数	3535.000	12.000	334.900	96.400	0.850	5540
	高斯函数*	4625.000	63.000	436.900	85.600	0.948	1689

变程 A_0 : 模型首次呈现水平状态的距离称为 A_0 , 距离小于 A_0 的物种间为空间自相关, 距离大于 A_0 的物种位置没有空间自相关; 块金值 C_0 , 基台值, C_0+C ; 块金系数 C_0/C_0+C ; 空间相关度, $C_0/C_0+C < 25\%$, 表示物种的空间相关度强, $C_0/C_0+C > 75\%$, 表示物种的空间相关度弱, 处于两者之间, 表示相关度中等; 决定系数 R^2 : 表示模型拟合程度; 残差平方和, Residual Sum of Squares, RSS, 表示模型预测的值与实际观测值之间的差异; 各模型选择标准一般为 R^2 最大, RSS 最小, 即为最优模型*

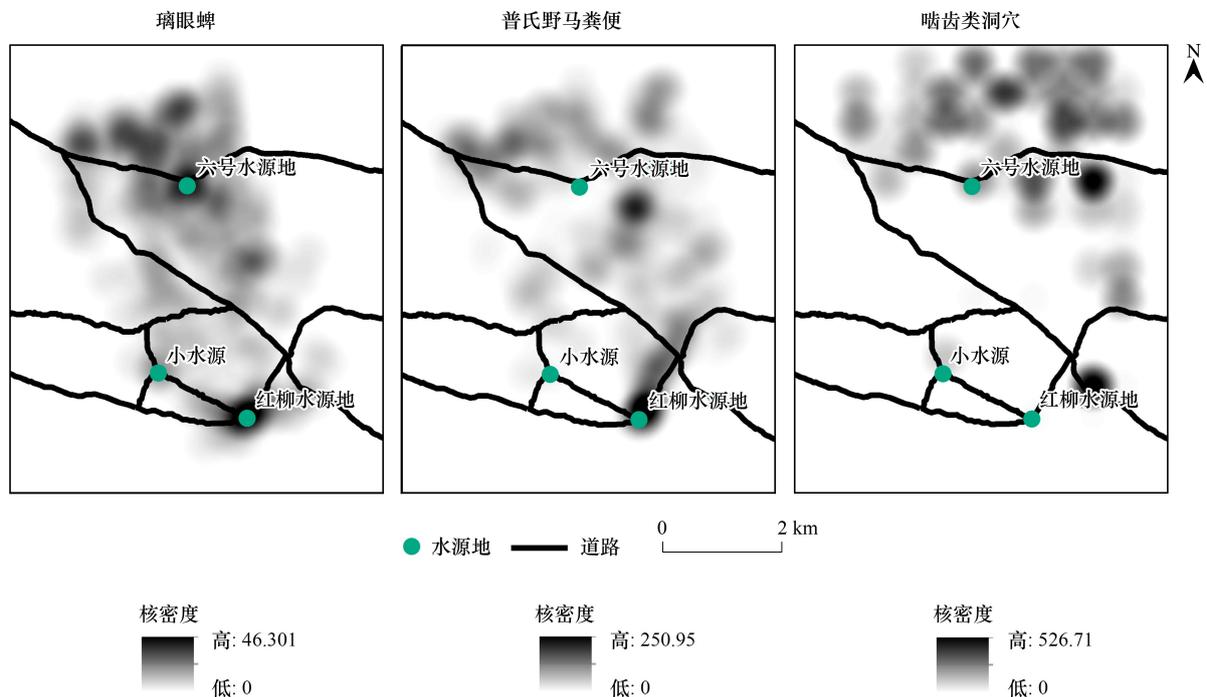


图 2 各物种核密度(KDE)空间分析

Fig.2 Spatial analysis of Kernel Density Estimation (KDE) for each species

KDE: 核密度 Kernel density estimation

LISA 分布聚集图可确定局部空间聚集的具体位置, 研究发现, 璃眼蜚与普氏野马、啮齿类动物高密度分布区域聚集于六号水源地以北。其中, 500m 尺度内三个水源地附近均出现璃眼蜚高密度分布-普氏野马高密度分布区块(表 3)。五种尺度下的 LISA 分布聚集图发现, 红柳水源地附近出现璃眼蜚高密度-普氏野马高密

度区域,璃眼蜱高密度-啮齿类动物低密度区域,进一步验证了璃眼蜱与普氏野马的空间关联性强于啮齿类动物(图3)。

表 2 五种尺度下璃眼蜱与宿主的双变量空间自相关显著性检验表

Table 2 The table of spatial autocorrelation significance tests between the *Hyalomma* tick and host at five scales

变量 Variable	指标类型 Indicator type	100m	250m	500m	750m	1000m
璃眼蜱-普氏野马 <i>Hyalomma</i> ticks and Przewalski's horses	Moran's <i>I</i>	0.516	0.432	0.329	0.144	0.200
	<i>P</i>	0.001***	0.001***	0.001***	0.008**	0.003**
	<i>Z</i>	73.319	23.732	9.602	2.954	3.579
璃眼蜱-啮齿类 <i>Hyalomma</i> ticks and rodents	Moran's <i>I</i>	0.056	0.021	0.022	-0.046	-0.025
	<i>P</i>	0.001***	0.100	0.221	0.168	0.343
	<i>Z</i>	9.136	1.277	0.720	-0.957	-0.425

100m,250m,500m,750m,1000m 为划分的五种尺度; * 表示在 0.1 水平下显著, ** 表示在 0.05 水平下显著, *** 表示在 0.001 水平下显著

表 3 五种尺度下璃眼蜱与宿主 LISA 分布聚集表

Table 3 The table of the distribution of LISA aggregation between the *Hyalomma* ticks and the host at five scales

变量 Variable	聚集关系 Aggregation relationship	100m(3366)	250m(540)	500m(154)	750m(70)	1000m(48)
璃眼蜱-普氏野马 LISA 分布 The LISA of <i>Hyalomma</i> ticks and Przewalski's horses	高-高	451	80	24	2	4
	低-低	1226	178	40	10	5
	低-高	193	28	6	1	2
	高-低	228	20	0	1	0
	不显著	1268	234	84	56	37
璃眼蜱-啮齿类 LISA 分布 The LISA of <i>Hyalomma</i> ticks and rodents	高-高	274	43	12	3	2
	低-低	1222	173	38	14	7
	低-高	395	78	23	12	7
	高-低	609	89	17	5	2
	不显著	866	157	64	36	30

LISA:局部空间自相关指标,Local Indicators Spatial Autocorrelation;聚集关系中,高-高表示璃眼蜱与宿主动物空间相关性都高的地块;低-低表示璃眼蜱与宿主动物空间相关性都低的地块;低-高表示璃眼蜱高而宿主动物低的地块;高-低表示璃眼蜱高而宿主动物低的地块,不显著表示璃眼蜱与宿主动物没有显著性空间相关性的地块

2.2 璃眼蜱与环境因子的关系

2.2.1 环境因子实测指标

根据上述空间分析结果,本研究考虑了普氏野马粪堆湿度、粪堆高度这两个宿主因子,并将它们作为实测环境因子的一部分。共计对 441 个样点进行了环境因子的调查,其中 219 个样点存在璃眼蜱,而 222 个样点没有璃眼蜱(表 4)。各环境因子的实测指标如下,气候因子:保护区实测温度保持在(27.29±5.50)℃之间,湿度保持在(15.09±6.90)%RH 之间,光照强度保持在(149581.56±34075.57)Lux 之间,风速保持在(1.11±1.07)m/s 之间。植被因子:植被盖度在(21.87±13.56)%之间,植被高度在(18.78±15.80)cm 之间。宿主因子:粪便高度在(5.44±5.12)cm 之间、粪便湿度在(6.53±5.64)%RH 之间。空间因子:海拔在(936.88±14.51)m 之间,坡度在(4.38±2.49)°之间,坡向在(177.96±105.90)°之间。

2.2.2 多元线性回归方程模型

根据实测调查所得的璃眼蜱数量与四个变量之间进行多元线性回归拟合(表 5)。通过残差的标准误差(Residual Standard Error, RSE)用来衡量拟合程度的大小,结果显示,气候、植被、宿主、地理四种类型的 RSE 均小于 1,说明拟合程度较好。值得注意的是,璃眼蜱数量与宿主变量的线性回归相关程度 R^2 最高,与地理变量的相关程度 R^2 最低。表 5 中 F 显著性统计量、 P 值均小于显著性水平 0.001,说明该回归方程效果显著,气候、植被、宿主因子均影响璃眼蜱的数量。

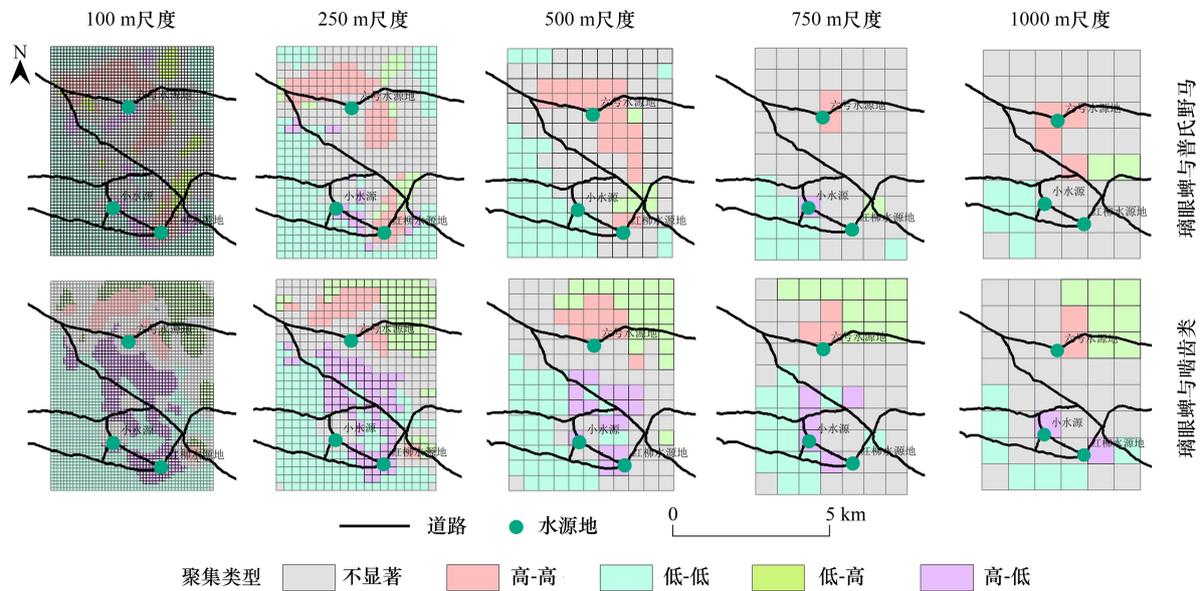


图3 五种尺度下璃眼蜱与宿主空间自相关的LISA分布图

Fig.3 LISA distribution of spatial autocorrelation between *Hyalomma* ticks and hosts at five scales

LISA:局部空间自相关指标 Local indicators spatial autocorrelation;100m,250m,500m,750m,1000m 为划分的五种尺度

表4 璃眼蜱实测环境因子指标统计表

Table 4 The table of actual measured environmental factor indicators of *Hyalomma* ticks

环境因子 Environmental factor	变量 Variable	均值±标准差 Mean±sd	范围 Range	环境因子 Environmental factor	变量 Variable	均值±标准差 Mean±sd	范围 Range
气候因子 Climate factor	T	27.29±5.50	9.00—41.00	宿主因子 Host factor	DHI	6.53±5.64	0.00—30.10
	H	15.09±6.90	1.00—41.30		DHE	5.44±5.12	0.00—21.00
	II	149581.56±34075.57	19010.00—199900.00	地形因子 Geographical factor	E	936.88±14.51	897.00—972.00
	WS	1.11±1.07	0.00—3.70		S	4.38±2.49	0.36—14.70
植被因子 Vegetable factor	VC	21.87±13.56	0.00—68.00	A	177.96±105.90	0.00—358.03	
	VH	18.78±15.80	0.00—50.00				

T:温度 Temperature(°C);H:湿度 Humidity (RH%);II:光照强度 Illumination Intensity Lux;WS:风速 Wind Speed (m/s);VC:植被覆盖度 Vegetation Coverage (%);VH:植被高度 Vegetation Height (cm);DHI:宿主粪堆湿度 Dunghill Humidity(RH%);DHE:宿主粪堆高度 Dunghill Height (cm);E:海拔 Elevation(m);S:坡度 Slope(°);A:坡向 Aspect(°)

表5 璃眼蜱数量与环境因子之间的多元线性回归方程结果

Table 5 The result of a multiple linear regression equation between the number of *Hyalomma* ticks and environmental factors

公式 Formula	模型 Model	残差的标准误差 RSE	拟合值 R ² Fitted value R ²	F	P
1	气候因子=蜱虫数量-lm(T+H+II+WS)	0.799	0.088	10.550	<0.001***
2	植被因子=蜱虫数量-lm(VC+VH)	0.823	0.030	6.834	<0.001***
3	宿主因子=蜱虫数量-lm(DHI+DHE)	0.761	0.171	45.070	<0.001***
4	地理因子=蜱虫数量-lm(E+A+S)	0.836	0.001	0.156	0.926

RSE:残差的标准误差 Residual Standard Error, 描述目标和真实回归线之间的平均偏移量,用来估计残差的标准差;根据线性回归模型,构建璃眼蜱数量与环境因子相关公式,式1为璃眼蜱数量与气候因子公式,包括T温度、H湿度、II光照强度、WS风速;式2为璃眼蜱数量与植被因子公式,包括VC植被覆盖度、VH植被高度;式3为璃眼蜱数量与宿主因子公式,包括DHI宿主粪便湿度、DHE宿主粪便高度;式4为璃眼蜱数量与地形因子相关公式,包括E海拔、A坡向、S坡度

针对上述四个线性公式分析各个实测变量与璃眼蜱数量之间的关系,发现气候因子中风速显著性水平小

于 0.05,说明在温度、湿度、光照强度、风速四个类型的环境条件下,风速是对璃眼蜉种群数量和空间分布影响最大的因素,并且与璃眼蜉的数量呈现负相关状态;植被变量中植被覆盖度显著影响璃眼蜉的数量,且为正相关关系;宿主变量中普氏野马的粪堆高度、粪堆湿度均影响璃眼蜉的数量,且均为正相关关系,说明粪堆越新鲜且堆积越高越有几率存在璃眼蜉;地形变量不影响璃眼蜉的数量(表 6)。

表 6 多元线性回归模型参数方差分析表

Table 6 Analysis of variance table for the parameters of the multiple linear regression model

模型 Model	指标 Index	估计值 Estimate	标准误 Standard error	<i>T</i>	<i>P</i>
气候因子 Climate factor	截距	0.368	0.323	1.139	0.255
	T	0.004	0.009	0.479	0.632
	H	-0.004	0.007	-0.681	0.496
	II	<0.001	<0.001	1.770	0.077
	WS	-0.089	0.025	-3.532	<0.001 ***
植被因子 Vegetable factor	截距	0.399	0.075	5.353	<0.001 ***
	VC	0.014	0.004	3.520	<0.001 ***
	VH	-0.004	0.003	-1.451	0.148
宿主因子 Host factor	截距	0.239	0.055	4.382	<0.001 ***
	DHI	0.016	0.007	2.111	0.035 *
	DHE	0.052	0.010	5.469	<0.001 ***
地形因子 Geographical factor	截距	-0.710	2.043	-0.347	0.728
	E	0.002	0.002	0.662	0.508
	A	<0.001	<0.001	-0.182	0.855
	S	-0.002	0.016	-0.126	0.900

2.2.3 多元混合效应方程模型

基于多元混合效应的结构方程模型结果表明,璃眼蜉数量与四个因子之间的初始 $R^2 = 0.01$,经模型修正 $R^2 = 0.70$,表示结构方程模型修正结果较好。其中,璃眼蜉数量与宿主之间直接存在显著正相关关系 ($P < 0.01$),与气候、植被间接存在相关关系。宿主动物与植被 ($P < 0.001$)、气候 ($P < 0.001$)、地理 ($P < 0.001$) 间均存在显著相关关系。整体表现为,气候、地理两个因子影响植被的分布,植被、气候、地理三个因子影响宿主动物的分布,宿主动物、植被、气候影响璃眼蜉的数量及分布(表 7,图 4)。

表 7 基于多元混合效应的结构方程模型路径拟合结果

Table 7 Table of results of path fitting for structural equation models based on multivariate mixed effects

步骤 Step	路径 Response	估计值 Estimate	标准误 Standard error	临界值 Critical value	<i>P</i>	估计标准误差 Standard estimate
1	蜉虫数量-宿主因子	0.227	0.088	2.598	0.010 **	0.094
	蜉虫数量-气候因子	-0.004	0.119	-0.030	0.976	-0.001
	蜉虫数量-植被因子	0.185	0.192	0.965	0.335	0.0322
2	宿主因子-植被因子	-0.382	0.104	-3.690	<0.001 ***	-0.161
	宿主因子-气候因子	0.180	0.064	2.816	0.005 **	0.130
	宿主因子-地理因子	1.259	0.521	2.418	0.016 *	0.100
3	植被因子-地理因子	0.476	0.240	1.988	0.047 *	0.090
	植被因子-气候因子	-0.154	0.029	-5.377	<0.001 ***	-0.262
4	地理因子-气候因子	0.025	0.400	0.063	0.950	0.003

3 讨论

寄生虫是高度依赖宿主的一类动物,其整个生命周期的关键阶段都需要依赖于宿主,包括寄生、交配,以

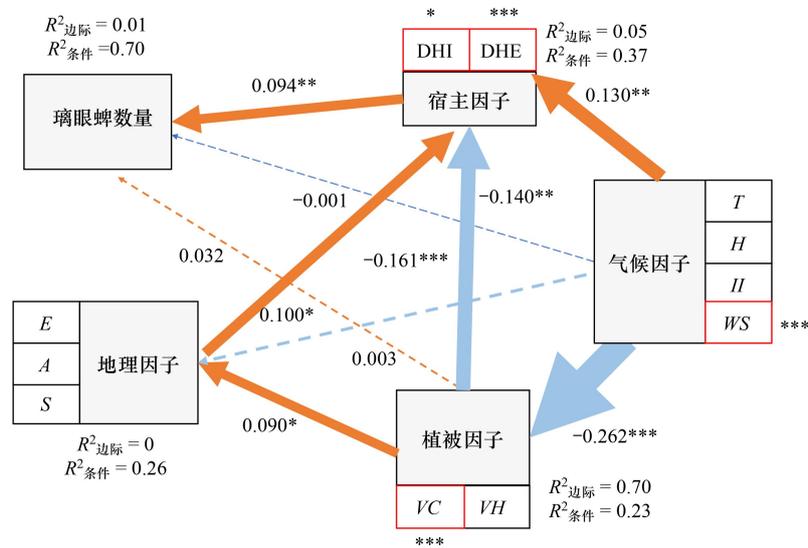


图4 基于多元混合效应的结构方程模型路径图

Fig.4 Path map of a structural equation model based on multivariate mixed effects

黄色代表正相关、蓝色代表负相关；实线代表有显著性相关关系，虚线代表无显著性相关关系，红框表示显著性相关的实测因子；T: 温度 Temperature/°C；H: 湿度 RH Humidity RH/%；II: 光照强度 Illumination Intensity/Lux；WS: 风速 Wind speed/m/s；VC: 植被覆盖度 Vegetation coverage/%；VH: 植被高度 Vegetation height/cm；DHI: 宿主粪堆湿度 RH Dunghill humidity RH/%；DHE: 宿主粪堆高度 Dunghill Height/cm；E: 海拔 Elevation/m；S: 坡度 Slope/(°)；A: 坡向 Aspect/(°)

满足基本的生存需求^[12, 39]。Zhang等^[31]对卡山保护区普氏野马体内寄生虫黑腹胃蝇(*Gasterophilus pecorum*)的空间分布做出研究,发现体内寄生虫与宿主空间分布高度相关。而璃眼蜱是一种多宿主寄生的体外寄生虫,其空间分布同样与宿主动物密切相关^[13],这导致它对该地区的野生动物构成持续性威胁^[7, 9, 40]。为深入了解璃眼蜱与宿主动物的分布关系,本研究系统调查了卡山保护区璃眼蜱的宿主分布情况。研究结果显示,璃眼蜱与普氏野马的空间聚集关系强于与啮齿类动物的关系。因此,本研究推测宿主的移动可能导致已经建立的蜱虫种群继续扩张,而大型宿主有更大的机会将蜱虫传播到更远的地区。相关研究也证实了这一推测,例如,在欧洲地区,相较于啮齿类动物,红鹿更能将蓖子硬蜱(*Ixodes ricinus*)传播到更远的地区^[11-12];在非洲稀树草原,相较于啮齿类分布区域的硬蜱数量,长颈鹿、大象等大型野生动物分布区域的硬蜱数量更多^[10]。

体外寄生虫在空间上呈现的规律性和活动节律,通常受到外部环境条件的影响。例如,蓖子硬蜱和璃眼蜱更喜潮湿且阴凉的环境,长角血蜱(*Haemaphysalis longicornis*)的分布与降雨量、蒸发量、光照强度等环境因子有关^[4, 12, 32-33, 41]。温湿度一直被认为是维持蜱虫及其宿主生活条件的主要因素,此外,其他环境因素比如风速、降水、光照等对其分布模式也非常重要^[16, 42-44]。研究发现,环境因子的变化能够导致蜱虫的攻击性增强,植被覆盖度高的地区蜱虫攻击性高于植被覆盖度低的地区^[45]。综合分析了卡山保护区实测环境因子与璃眼蜱数量之间的关系,相较于植被高度,植被覆盖度对璃眼蜱的分布影响更为显著($P < 0.001$)。风速对璃眼蜱的分布影响大于温度和湿度。具体而言,植被覆盖度高和风速低的地区,璃眼蜱的数量相对较多。这一分布模式可能与卡山保护区特有的干旱荒漠环境相关,如夏季极端温差,低降水量和高蒸发率^[24-27]。在这样的环境下,璃眼蜱可能更偏向于一些能够遮蔽和保护它们免受日照和风干的区域。风速较低地区有助于减少璃眼蜱自身水分的蒸发,而植被覆盖率较高的地区则可能为璃眼蜱提供了微气候环境^[4, 12]。因此,璃眼蜱倾向于选择这样的环境以适应卡山独特的干旱荒漠气候条件。

在相同空间尺度下,物种分布可能因为空间分辨率的差异而表现出不同的结果^[46]。采取多尺度分析方法来探究璃眼蜱与其宿主之间的空间关联性。结果表明,在100m的空间尺度上,璃眼蜱与其宿主的分布关联性最强。此外,LISA图分析显示,璃眼蜱与普氏野马高密度分布区域集中在水源地、草场,而璃眼蜱与

啮齿类动物高密度分布区域则集中在草场。这表明普氏野马的饮水性聚集^[47]可能导致了璃眼蜱在水源地的高密度分布,而普氏野马对草场的采食行为以及啮齿类动物在草场的栖息也可能导致了璃眼蜱密度的增加。啮齿类动物的活动范围在较大尺度上对璃眼蜱分布的影响相对较小。相比之下,普氏野马因为长时间停留在水源地和草场等生境,增加了璃眼蜱传播的机会。这也说明了璃眼蜱宿主选择机制适应了其种群扩散与传播的需求,例如,璃眼蜱若、幼虫更适合寄生在小型啮齿类动物身上,而成虫更适合在大型有蹄类动物上寄生^[7-8]。璃眼蜱通过不同的宿主动物将会传播到更远的地区,并且对该地区的野生动物健康造成持续的威胁。

研究为探究璃眼蜱数量与环境因子之间的相互关系,构建了多元线性回归方程,结果表明,璃眼蜱分布与宿主、植被、气候均密切相关($P < 0.001$),强调了璃眼蜱对热量和干燥环境的偏好性。然而,寄生虫在环境中的适应性不仅仅受到寄生虫与环境因子之间的交互影响,还应考虑到环境因子之间的相互作用。类似的研究发现,环境因素可能通过影响宿主而间接影响璃眼蜱的数量^[13,15]。因此,采用多元混合效应模型来评估璃眼蜱、宿主、植被、气候和地形之间的复杂交互响应。该模型表明,璃眼蜱的数量与宿主相关,而宿主与植被、气候、地形相关。这种错综复杂的交互关系揭示了该地区蜱传疾病的传播风险比想象中更为严峻。

水源地是荒漠草原野生动物赖以生存的重要场所,野生动物因生理需求而高频出现在水源地附近。因此形成了以水源地为核心、周围草场为野生动物活动区域重叠的重要分布格局^[47-48]。自普氏野马 2001 年重引入至卡山保护区已 20 余年,其种群数量野化放归后逐年增长。因普氏野马活动范围较为集中、更依赖于水源的独特特性^[29, 31, 49],导致普氏野马在卡山保护区感染璃眼蜱数量较高,从而使得璃眼蜱更加聚集在水源及其毗邻地区。长此以往,将会加重水源地及其毗邻草场的璃眼蜱威胁程度,直接影响该地区宿主与寄生虫分布格局,间接导致该地区宿主与寄生虫生态位平衡发生变化。研究发现璃眼蜱分布与普氏野马等大型宿主相关,且璃眼蜱高度适应干旱荒漠地区,这一结论无疑为蜱传疾病增加了隐藏风险。长此以往,璃眼蜱将会持续性威胁到该地区野生动物的生存,增加该地区蜱传疾病的传播风险。整体研究结果梳理了璃眼蜱的空间分布特征,揭示了宿主及环境因子对璃眼蜱的影响特点。对普氏野马的健康管理和野化进程具有重要意义,同时也给相关管理部门提供了寄生虫防控参考依据。

4 结论

璃眼蜱的分布受到宿主与环境因子的制约,其中普氏野马与璃眼蜱的空间聚集关系强于啮齿类动物。本研究发现璃眼蜱对当地的环境条件具有高度适应性,表现为实测环境因子气候、植被、宿主均影响璃眼蜱的数量,其中宿主粪堆因子、风速、植被高度、植被覆盖度对璃眼蜱数量存在显著性影响。璃眼蜱分布的泛化,对该地区其他野生动物形成直接威胁的同时,也揭示了濒危物种重引入监测工作的重要性,为预防与控制干旱荒漠地区蜱传疾病提供新思路。

参考文献 (References):

- [1] Bonnet S I, Vourc'h G, Raffetin A, Falchi A, Figoni J, Fite J, Hoch T, Moutailler S, Quillery E. The control of *Hyalomma* ticks, vectors of the Crimean-Congo hemorrhagic fever virus: Where are we now and where are we going? *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 2022, 16(11): e0010846.
- [2] Estrada-Peña A, de la Fuente J. The ecology of ticks and epidemiology of tick-borne viral diseases. *Antiviral Research*, 2014, 108: 104-128.
- [3] Hu E C, Hu Z X, Mi X Y, Li C S, He W W, Gan L, Li Y C, Zhang W, Meng Y, Gailike B. Distribution prediction of *Hyalomma asiaticum* (Acari: Ixodidae) in a localized region in northwestern China. *The Journal of Parasitology*, 2022, 108(4): 330-336.
- [4] Valcárcel F, González J, González M G, Sánchez M, Tercero J M, Elhachimi L, Carbonell J D, Sonia O A. Comparative ecology of *Hyalomma lusitanicum* and *Hyalomma marginatum* Koch, 1844 (Acarina: Ixodidae). *Insects*, 2020, 11(5): 303.
- [5] Chen Z, Yu Z J, Yang X J, Zheng H Y, Liu J Z. The life cycle of *Hyalomma asiaticum* kozlovi Olenov, 1931 (Acari: Ixodidae) under laboratory conditions. *Veterinary Parasitology*, 2009, 160(1/2): 134-137.
- [6] Yu P F, Liu Z J, Niu Q L, Yang J F, Abdallah M O, Chen Z, Liu G Y, Luo J X, Yin H. Molecular evidence of tick-borne pathogens in *Hyalomma anatolicum* ticks infesting cattle in Xinjiang Uygur Autonomous Region, Northwestern China. *Experimental and Applied Acarology*,

- 2017, 73(2): 269-281.
- [7] Yang X H, Zhao Y Q, Chuai X, Cao Q, Meng H, Liu J Z, Chen Z. The life cycle of *Hyalomma scupense* (Acari: Ixodidae) under laboratory conditions. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 2022, 13(6): 102019.
- [8] Nabian S, Rahbari S, Changizi A, Shayan P. The distribution of *Hyalomma* spp. ticks from domestic ruminants in Iran. *Medical and Veterinary Entomology*, 2009, 23(3): 281-283.
- [9] Miguel E, Boulmier T, de Garine-Wichatitsky M, Caron A, Fritz H, Grosbois V. Characterising African tick communities at a wild-domestic interface using repeated sampling protocols and models. *Acta Tropica*, 2014, 138: 5-14.
- [10] Keesing F, Allan B F, Young T P, Ostfeld R S. Effects of wildlife and cattle on tick abundance in central Kenya. *Ecological Applications*, 2013, 23(6): 1410-1418.
- [11] Perkins S E, Cattadori I M, Tagliapietra V, Rizzoli A P, Hudson P J. Localized deer absence leads to tick amplification. *Ecology*, 2006, 87(8): 1981-1986.
- [12] Qviller L, Viljugrein H, Loe L E, Meisingset E L, Mysterud A. The influence of red deer space use on the distribution of *Ixodes ricinus* ticks in the landscape. *Parasites & Vectors*, 2016, 9(1): 545.
- [13] Gilbert L, Maffey G L, Ramsay S L, Hester A J. The effect of deer management on the abundance of *Ixodes ricinus* in Scotland. *Ecological Applications*, 2012, 22(2): 658-667.
- [14] Perveen N, Bin Muzaffar S, Al-Deeb M A. Population dynamics of *Hyalomma dromedarii* on camels in the United Arab emirates. *Insects*, 2020, 11(5): 320.
- [15] Gilbert L, Aungier J, Tomkins J L. Climate of origin affects tick (*Ixodes ricinus*) host-seeking behavior in response to temperature: Implications for resilience to climate change? *Ecology and Evolution*, 2014, 4(7): 1186-1198.
- [16] Choubdar N, Oshaghi M A, Rafinejad J, Pourmand M R, Maleki-Ravasan N, Salehi-Vaziri M, Telmadarraiy Z, Karimian F, Koosha M, Rahimi-Foroushani A, Masoomi S, Arzamani K, Nejati J, Karami M, Mozaffari E, Salim-Abadi Y, Moradi-Asl E, Taghilou B, Shirani M. Effect of meteorological factors on *Hyalomma* species composition and their host preference, seasonal prevalence and infection status to Crimean-congo Haemorrhagic Fever in Iran. *Journal of Arthropod-Borne Diseases*, 2019, 13(3): 268-283.
- [17] Elith J, Leathwick J R, Hastie T. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 2008, 77(4): 802-813.
- [18] Zhao G P, Wang Y X, Fan Z W, Ji Y, Liu M J, Zhang W H, Li X L, Zhou S X, Li H, Liang S, Liu W, Yang Y, Fang L Q. Mapping ticks and tick-borne pathogens in China. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 1075.
- [19] Rochat E, Vuilleumier S, Aeby S, Greub G, Joost S. Nested species distribution models of *Chlamydiales* in *Ixodes ricinus* (tick) hosts in Switzerland. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 87(1): e01237-20.
- [20] Kjær L J, Soleng A, Edgar K S, Lindstedt H E H, Paulsen K M, Andreassen A K, Korslund L, Kjelland V, Slettan A, Stuen S, Kjellander P, Christensson M, Teräväinen M, Baum A, Klitgaard K, Bødker R. Predicting and mapping human risk of exposure to *Ixodes ricinus* nymphs using climatic and environmental data, Denmark, Norway and Sweden, 2016. *Eurosurveillance*, 2019, 24(9): 1800101.
- [21] Spare M, Boorgula G D, Thomson D, Bai J F, Goodin D, Anderson G, Stich R W, Hroobi A, Wilson S, Staggs A, Bowers A, Hamm A, Tatman J, Raghavan R K. Surveillance of host-seeking ticks in the Flint Hills region (USA) and associations with environmental determinants. *Parasitologia*, 2021, 1(3): 137-147.
- [22] Diuk-Wasser M A, Vourc'h G, Cislo P, Hoen A G, Melton F, Hamer S A, Rowland M, Cortinas R, Hickling G J, Tsao J I, Barbour A G, Kitron U, Piesman J, Fish D. Field and climate-based model for predicting the density of host-seeking nymphal *Ixodes scapularis*, an important vector of tick-borne disease agents in the Eastern United States. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(4): 504-514.
- [23] Hauser G, Rais O, Morún Cadenas F, Gonseth Y, Bouzelboudjen M, Gern L. Influence of climatic factors on *Ixodes ricinus* nymph abundance and phenology over a long-term monthly observation in Switzerland (2000—2014). *Parasites & Vectors*, 2018, 11(1): 289.
- [24] Huang H Q, Zhang K, Shao C L, Wang C, Ente M, Wang Z B, Zhang D, Li K. Spatial distribution of *Gasterophilus pecorum* (Diptera) eggs in the desert steppe of the Kalamaili Nature Reserve (Xinjiang, China). *BMC Ecology and Evolution*, 2021, 21: 169.
- [25] Zhang Y J, Cao Q S, Rubenstein D I, Zang S, Songer M, Leimgruber P, Chu H J, Cao J, Li K, Hu D F. Water use patterns of sympatric Przewalski's horse and Khulan; interspecific comparison reveals niche differences. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0132094.
- [26] Huang H Q, Zhang K, Zhang B R, Liu S H, Chu H J, Qi Y J, Zhang D, Li K. Analysis on the relationship between winter precipitation and the annual variation of horse stomach fly community in arid desert steppe, Northwest China (2007—2019). *Integrative Zoology*, 2022, 17(1): 128-138.
- [27] Zhang K, Huang H Q, Zhou R, Zhang B R, Wang C, Ente M K, Li B L, Zhang D, Li K. The impact of temperature on the life cycle of *Gasterophilus pecorum* in Northwest China. *Parasites & Vectors*, 2021, 14(1): 129.
- [28] 张晓晨, 邵长亮, 葛炎, 陈晨, 徐文轩, 杨维康. 新疆卡拉麦里山有蹄类野生动物自然保护区夏季蒙古野驴适宜生境与种群数量评估. 应

- 用生态学报, 2020, 31(9): 2993-3004.
- [29] 王渊, 初红军, 韩丽丽, 陶永善, 布兰, 刘钊, 蒋志刚. 野放普氏野马(*Equus przewalskii*)家域面积及其影响因素. 生态学报, 2016, 36(2): 545-553.
- [30] Hu D N, Wang C, Ente M K, Zhang K, Zhang D, Li X F, Li K, Chu H J. Assessment of adaptation status of reintroduced *Equus przewalskii* based on comparative analysis of fecal bacteria with those of captive *E. przewalskii*, domestic horse and Mongolian wild ass. *Animals*, 2022, 12(20): 2874.
- [31] 张科, 张钰, 王臣, 葛炎, 初红军, 张彦豹, 张东, 李凯. 放归普氏野马核心区黑腹胃蝇疫源分布特点. 生态学报, 2023, 43(14): 5840-5849.
- [32] 于心, 叶瑞玉, 龚正达. 新疆蜚类志. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1997: 8-74.
- [33] 邓国藩. 中国经济昆虫志. 第39册, 蜚螨亚纲·硬蜚科. 北京: 科学出版社, 1991: 295-317.
- [34] Cambardella C A, Moorman T B, Novak J M, Parkin T B, Karlen D L, Turco R F, Konopka A E. Field-scale variability of soil properties in Central Iowa Soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1994, 58(5): 1501-1511.
- [35] Anselin L. Local indicators of spatial association—LISA. *Geographical Analysis*, 1995, 27(2): 93-115.
- [36] 佟玲玲, 魏晓燕, 宋秀华, 毛旭锋, 金鑫, 金彦香, 季海川, 唐文家. 基于享乐价格-结构方程双模型的西宁城市湿地生态系统服务价值及影响因素研究. 生态学报, 2022, 42(11): 4630-4639.
- [37] 黄兴召, 许崇华, 徐俊, 陶晓, 徐小牛. 利用结构方程解析杉木林生产力与环境因子及林分因子的关系. 生态学报, 2017, 37(7): 2274-2281.
- [38] Liu S G, García-Palacios P, Tedersoo L, Guirado E, van der Heijden M G A, Wagg C, Chen D M, Wang Q K, Wang J T, Singh B K, Delgado-Baquerizo M. Phylotype diversity within soil fungal functional groups drives ecosystem stability. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6: 900-909.
- [39] Mize E L, Tsao J I, Maurer B A. Habitat correlates with the spatial distribution of ectoparasites on *Peromyscus leucopus* in southern Michigan. *Journal of Vector Ecology*, 2011, 36(2): 308-320.
- [40] Bah M T, Grosbois V, Stachurski F, Muñoz F, Duhayon M, Rakotoarivony I, Appelgren A, Calloix C, Noguera L, Mouillaud T, Andary C, Lancelot R, Huber K, Garros C, Leblond A, Vial L. The Crimean-congo Haemorrhagic Fever tick vector *Hyalomma marginatum* in the south of France: Modelling its distribution and determination of factors influencing its establishment in a newly invaded area. *Transboundary and Emerging Diseases*, 2022, 69(5): e2351-e2365.
- [41] 柳絮飞, 周在豹, 王巍, 郑建旭, 魏婉红, 李凯. 气象因子对长角血蜚寻觅活动的影响. 林业科学, 2020, 56(6): 68-75.
- [42] Gilbert L, Bruncker K, Lande U, Klingen I, Grøva L. Environmental risk factors for *Ixodes ricinus* ticks and their infestation on lambs in a changing ecosystem: Implications for tick control and the impact of woodland encroachment on tick-borne disease in livestock. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2017, 237: 265-273.
- [43] Harlan H J, Foster W A. Micrometeorologic factors affecting field host-seeking activity of adult *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology*, 1990, 27(4): 471-479.
- [44] Uspensky I. Low air humidity increases aggressiveness of Ixodid ticks (Acari: Ixodidae) under high ambient temperatures (a preliminary hypothesis). *Ticks and Tick-borne Diseases*, 2019, 10(6): 101274.
- [45] Zając Z, Kulisz J, Bartosik K, Woźniak A, Dzierżak M, Khan A. Environmental determinants of the occurrence and activity of *Ixodes ricinus* ticks and the prevalence of tick-borne diseases in eastern Poland. *Scientific Reports*, 2021, 11: 15472.
- [46] 周珂, 杨永清, 张伊娜, 苗茹, 杨阳, 柳乐. 光学遥感影像土地利用分类方法综述. 科学技术与工程, 2021, 21(32): 13603-13613.
- [47] 陈金良, 胡德夫, 李凯, 曹杰, 孟玉萍, 崔媛媛. 圈养和放归成年雌性普氏野马(*Equus przewalskii*)夏季昼间的摄食行为. 生态学报, 2008, 28(3): 1104-1108.
- [48] 张永军, 张峰, 曹青, 胡德夫, 初红军. 卡拉麦里山有蹄类自然保护区水源现状及水质分析——以普氏野马放归区为例. 干旱区研究, 2014, 31(4): 665-671.
- [49] Kaczynsky P, Ganbaatar O, Von Wehrden H, Walzer C. Resource selection by sympatric wild equids in the Mongolian Gobi. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45(6): 1762-1769.