

Aus der Abteilung für Parasitologie am Zoologischen Institut der Universität Graz  
(Leiter: Univ.-Prof. Dr. Otto KEPKA)

# Zur Epidemiologie von *Frenkelia* (Apicomplexa, Protozoa) der mitteleuropäischen Waldrötelmaus (*Clethrionomys glareolus*)<sup>1)</sup>

Von Otto KEPKA und Gerhard SKOFITSCH  
Mit 19 Abbildungen und 3 Tabellen (im Text)  
Eingelangt am 28. Februar 1979

## Zusammenfassung

In natürlichen Lebensräumen sind die europäischen Rötelmäuse (*Clethrionomys glareolus*) vor allem in Auwäldern entlang von Flüssen in stark ausgedehntem Maße mit *Frenkelia glareoli* befallen. In gleichen Lebensräumen ist der Befall dieser Wühlmäuse mit *Toxoplasma gondii* wesentlich geringer. Doppelinfektionen mit beiden Parasiten sind äußerst selten nachzuweisen, wobei sowohl letale als auch immunisierende Faktoren zu beobachten sind. Junge Rötelmäuse erwerben ziemlich bald nach der Geburt eine Erstinfektion mit *F. glareoli* und können mehrmals im Leben befallen werden. Je älter eine Rötelmaus ist, um so wahrscheinlicher und öfter ist sie infiziert oder hat eine Infektion bereits überstanden. Auch die Infektionsintensität steigt mit zunehmendem Alter. In einem Alter von über 500 Tagen wirkt eine Infektion mit *F. glareoli* lebensverkürzend, während jüngere Tiere mit ihren Auswirkungen besser fertig werden. Im Jahresablauf treten bei der europäischen Rötelmaus drei Befallsmaxima auf, welche auf Infektionsschübe hinweisen und die durch die Populationsdynamik und das Fortpflanzungsverhalten der Rötelmaus verstehbar sind.

## Summary

In natural biotops the population of the European bank-voles (*Clethrionomys glareolus*) are especially in forests along the rivers with *Frenkelia glareoli* heavily infected. In the same biotops is the degree of infection of the bank-voles with *Toxoplasma gondii* markedly lower. Double infections with both parasites are extremely rare and show in that case either a letale or immunisizing effect. Young bank-voles obtain short after birth a primary infection with *F. glareoli* and might get an infection several times in their life. The older the bank-vole, the more is the probability of an infection or it has got over an infection. The degree of infection depends on the age of the bank-voles. At an age of more than 500 days the infection with *F. glareoli* increases the mortality, while by younger voles the infection obviously can be more or less tolerated. During the year three maximas of extensity of infection occur, which indicates three waves of infection. This fact is understandable by the populationdynamics and by the behaviour of reproduction of the voles.

## Einleitung

Der von BIOCCA 1968 eingeführte Gattungsname *Frenkelia* wurde an Coccidien verliehen, die in den Gehirnen ihrer Wirte Zysten bilden und deren systematische Zuordnung zum Zeitpunkt dieser Namensgebung noch unsicher war. Erst die elektrooptischen Untersuchungen von KEPKA & SCHOLTYSECK 1970 erwiesen die engere

<sup>1)</sup> Mit teilweiser Unterstützung des Fonds zur Förderung von Wissenschaft und Forschung (Wien), des Steiermärkischen Wissenschafts- und Forschungslandesfonds (Graz) und des Jubiläumsfonds der Österreichischen Nationalbank (Wien).

Zugehörigkeit dieses Genus zur Endodyogeniegruppe (*Toxoplasma*, *Besnoitia*, *Sarcocystis*, *Hammondia*) innerhalb der Apicomplexa (LEVINE 1970). Vorher haben mehrere Autoren im Gehirn von Rötelmäusen und Arten der Gattung *Microtus* aus einzelligen Organismen zusammengesetzte kugelige oder gelpappte Zysten entdeckt und diese mit unterschiedlichen Namen versehen. So haben FINDLAY & MIDDLETON 1934 aus *Microtus agrestis* in England wegen der Ähnlichkeit mit *Toxoplasma gondii* (NICOLLE & MANCEAUX, 1908) ein *Toxoplasma microti* beschrieben.

Im Jahr 1955 beschrieb ERHARDOVA einen Parasiten erstmals aus dem Gehirn einer Rötelmaus aus der CSSR und nannte ihn *Toxoplasma glareoli*. FRENKEL 1956 hat im Gehirn von *Microtus modestus* in den USA einen ähnlichen Parasiten gefunden, welchem er wegen einer unmöglichen systematischen Zuordnung die Bezeichnung M-Organismus (M-Microtus) gab. Ihm zu Ehren hat dann BIOCCA 1968 diesem Coccid den Gattungsnamen *Frenkelia* verliehen.

Nachfolgend diesen Frühentdeckungen wurden in den verschiedensten Wirtstieren aus vielen Ländern Mitteleuropas einschließlich der UdSSR Frenkelien nachgewiesen (Literatur siehe bei SEBEK & TADROS 1970).

Bei ihren licht- und elektronenoptischen Untersuchungen waren LUDVIK 1961, SEBEK 1961, SENAUD 1964, KEPKA & SCHOLTYSECK 1970 u. a. zur Ansicht gekommen, daß die Frenkelien nahe verwandt mit der Gattung *Toxoplasma*, vor allem jedoch mit der Gattung *Sarcocystis* seien. Die endgültige Aufklärung der systematischen Zugehörigkeit und Eigenständigkeit der Gattung *Frenkelia* erfolgte durch die Entdeckung des Lebenszyklus von *Frenkelia clethrionomyobuteonis* durch ROMMEL & KRAMPITZ 1975. Diese Autoren konnten zeigen, daß der Mäusebussard (*Buteo buteo*) für *Frenkelia* aus der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) den spezifischen Endwirt darstellt. Damit war die Selbständigkeit der Gattung *Frenkelia* gegenüber der Gattung *Sarcocystis* erwiesen. Des weiteren hat die Münchner Arbeitsgruppe zeigen können, daß in der Rötelmaus eine andere *Frenkelia*-Art vorkommt als in verschiedenen Wühlmäusen und anderen Zwischenwirten. Endwirt ist jeweils der Mäusebussard. Für *F. clethrionomyobuteonis* ist der ausschließliche und spezifische Zwischenwirt die Rötelmaus, für *F. microti* existiert ein breiterer Zwischenwirtskreis unter den Wühlmäusen (Microtinae) und anderen kleinen, bodenbewohnenden Nagern (KRAMPITZ & ROMMEL 1977, ROMMEL & KRAMPITZ 1978). Als nomenklatorische Konsequenz aus diesen Entdeckungen wäre zu empfehlen, daß die *Frenkelia* aus der Rötelmaus, *Frenkelia glareoli*, und jene aus den wühlmausartigen und anderen Nagern der Paläarktis bekannte Art, *Frenkelia microti*, genannt wird (ROMMEL 1978).

Nach vielen Fundmeldungen zu schließen, kommt *F. glareoli* in der gesamten Paläarktis bei der Rötelmaus vor. Trotz dieser zahlreichen Funde sind ausgedehnte Untersuchungen über das regionale und saisonale Auftreten von *F. glareoli* in der Rötelmaus bisher nur in geringem Umfang bekannt geworden (ENEMAR 1963, KEPKA & KRAMPITZ 1969, KALYAKIN et al. 1973). Anhand eines größeren Untersuchungsmaterials aus der Bundesrepublik Deutschland und Österreich war es möglich, die Durchsuchung der Rötelmäuse mit *F. glareoli* in einander ähnlichen Biotopen über längere Zeiträume hinweg zu beobachten. Die daraus gewonnenen Ergebnisse und Erkenntnisse sollen hier berichtet werden.

Das für unsere Untersuchungen verwendete Material wurde in Deutschland vom Seniorautor gesammelt, dasjenige aus Österreich vom Juniorautor. Herr Univ.-Prof. Dr. H. E. KRAMPITZ, Universität München, hat uns freundlicherweise sein in den Jahren 1957 bis 1959 in Deutschland (Frankfurt-Schwanheim) gesammeltes Material für unsere Untersuchungen zur Verfügung gestellt.

## Material und Methodik

Die Rötelmäuse wurden lebend oder tot gefangen. Insgesamt konnten 1833 Rötelmäuse erbeutet werden, welche sich auf die Fangstellen wie folgt verteilen:

- a) Frankfurt-Schwanheim 1957–1959 (KRAMPITZ) 584 Individuen;
- b) Frankfurt-Schwanheim 1968–1970 (KEPKA) 336 Individuen;
- c) Murauen bei Graz 1974–1978 (SKOFITSCH) 913 Individuen.

Die Methode zum Nachweis von *F. glareoli* war in allen Fällen gleichartig, indem jeweils mindestens zwei mit Giemsa gefärbte Gehirnausstriche auf Protozoenstadien durchgemustert wurden. Außerdem wurden von jeder getöteten Rötelmaus mit Giemsa gefärbte Tupfpräparate von Lunge, Leber, Milz, Niere, Herzmuskel, fallweise auch Darmquerschnitt und Peritonealabklatsch durchgesehen. Jedoch gelang es in keinem Fall, Stadien von *Frenkelia* einwandfrei in Präparaten außer dem Gehirnausstrich zu erkennen. Viele Hirne von in Frankfurt-Schwanheim gefangenen Rötelmäusen wurden in Bouin fixiert und zur Gänze geschnitten. Diese Schnitte dienten auch zur Erfassung der Infektionsdichte und der besseren Größenmessung der *Frenkelia*-Zysten. Zum Teil wurden diese Präparate mehrfach von verschiedenen Personen durchgemustert wie z. B. das Material von Frankfurt-Schwanheim aus den Jahren 1968–1970, das insgesamt viermal gesichtet wurde. Auf diese Weise konnte die Befallsausdehnung (Befallsintensität) optimal erhalten werden. In einzelnen Fällen haben wir das gesamte Gehirn ausgestrichen und die Befallsintensität erfaßt. Bei 225 in Österreich (Murauen bei Graz) gefangenen Tieren ist nicht nur die Befallsintensität erhoben, sondern auch die Anzahl und die Größe der Zysten in gleichen Gehirnmengen festgehalten worden.

Zur Einteilung der Rötelmäuse in Altersklassen wählten wir die Methode von MAZAK 1963. Zur Altersbestimmung der Zysten von *Frenkelia* diente eine Wachstumstabelle, die erstmals von KRAMPITZ et al. 1976 erstellt wurde.

Um die genaue Art der Frenkelien zu bestimmen, wurde bei nach 1975 gefangenen Tieren nach der biologischen Anzüchtungsmethode vorgegangen und entweder isolierte Zysten oder ganze befallene Hirne an Bussarde verfüttert, welche nachweislich monatelang vorher weder Sporozysten noch Oozysten ausgeschieden hatten. Mit den auf diese Weise aus dem Kot des Bussards gewonnenen Sporozysten haben wir weiße Mäuse und Rötelmäuse aus eigener, parasitenfreier Zucht infiziert. Nur im Gehirn der Rötelmaus entstanden die für *F. glareoli* charakteristischen Zysten. Die Verfütterung von Gehirnzysten an 4 Füchse (*Vulpes vulpes*), 7 Hauskatzen (*Felis domestica*), 3 Edelmarder (*Martes martes*), 3 Mauswiesel (*Mustella nivalis*), 10 Rötelmäuse (*Clethrionomys glareolus*), 10 weiße Mäuse (*Mus musculus*, Stamm NMRI), 2 Waldkäuze (*Strix aluco*), 6 Turmfalken (*Falco tinnunculus*) und 1 Hühnerhabicht (*Accipiter gentilis*) blieb in allen Fällen erfolglos. Alle Infektionsversuche mit Oozysten und Sporozysten, welche von wildgefangenen Tag- und Nachtgreifern wie von Carnivoren ausgeschieden wurden, waren in Hinblick auf *F. glareoli* negativ.

## Ergebnisse

### A. Frankfurt-Schwanheim, Frankfurter Stadtwald (KEPKA)<sup>2)</sup>

#### 1. Beschreibung des Lebensraumes

Das Untersuchungsgebiet war ursprünglich eine Hartau mit trocken gefallenem oder verlandeten Altwasserarmen, stellt derzeit aber zum überwiegenden Teil einen

<sup>2)</sup> Diese Untersuchungen wurden mit Hilfe eines Alexander-v.-Humboldt-Forschungsstipendiums am Institut für medizinische Parasitologie in Bonn durchgeführt.

Wirtschaftswald, bestehend aus einem Eichen-Föhren-Fichten-Mischwald ohne Unterwuchs, dar. Stellenweise sind Jungschonungen von Fichten eingestreut. Gesammelt wurde nahe bei Schwanheim auf einer 0,5 km<sup>2</sup> großen Fläche mit Auwald und Mischwald. Die Untersuchungsstelle in dem mehrere Quadratkilometer großen Frankfurter Stadtwald ist nach NW von Feldern und Straßen, westlich davon vom Main abgegrenzt, von allen anderen Seiten jedoch vom Stadtwald umgeben, so daß ein Populationsaustausch der Rötelmäuse ungehindert stattfinden konnte. Der meist spärliche Unterwuchs, bestehend aus Holunder (*Sambucus nigra*) und krautigen Pflanzen, welche höchstens kniehoch werden, bietet den Rötelmäusen gute Deckung. Der Stadtwald ist reich an Niederwild. An der Fangstelle befand sich sogar eine vom Schwarzwild angenommene Suhle. Mäusebussarde (*Buteo buteo*) konnten ständig beobachtet werden.

## 2. Massenwechsel der Rötelmäuse

Von September 1968 bis Februar 1970 wurden bei 13 Fangexkursionen in mittleren Zeitabständen von ungefähr 5 Wochen insgesamt 336 Rötelmäuse erbeutet. Das Geschlechtsverhältnis der gefangenen Männchen zu den Weibchen betrug 1:1,01 (49,7:50,3%).

Den geringsten Anteil an den gefangenen Rötelmäusen stellten die Tiere der Altersgruppe I (bis zu 200 Tage alt) mit 10,8%. Im Juni und November 1969 konnten besonders viele Jungtiere gefangen werden. Die absoluten Minima lagen im April, September und Oktober 1969 (Abb. 1).

Tiere der Altersklasse II (Alter von 200–400 Tagen) sind besonders häufig in den Monaten Februar, August und November 1969 gefangen worden, während sie in den Monaten Mai und Oktober 1969 fast fehlten. Die Ursache lag wohl in einem Rückgang der Jungtiere einige Monate vorher und hängt mit der Setzzeit der Rötelmäuse zusammen. Insgesamt betrug der Anteil der Altersklasse II 26,9% der Population (Abb. 1).

Der überwiegende Teil der im Frankfurter Stadtwald gefangenen Tiere war älter als 400 Tage (Altersklasse III) und machte 62,9% der gefangenen Rötelmäuse aus. Besonders hoch war der Anteil dieser Altersklasse in den Monaten April, Mai und Oktober 1969 (Abb. 1).

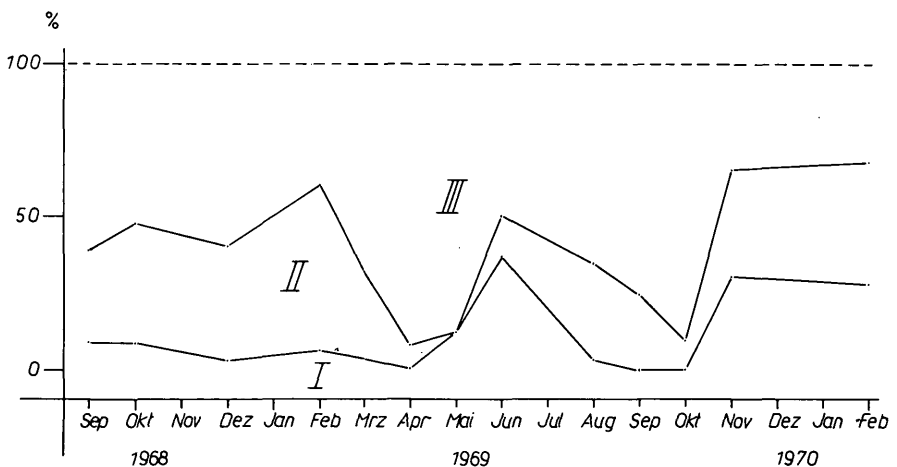


Abb. 1: Massenwechsel der Rötelmäuse im Biotop Frankfurter Stadtwald: prozentuelle Anteile der drei Altersklassen an der Gesamtpopulation (n = 336).

### 3. Befallsintensität

Unter Befallsintensität wird hier die Anzahl der Zysten in der untersuchten Einheit (letztere kann das gesamte Hirn, eine Hirnhälfte oder eine definierte Hirnmenge darstellen) verstanden. Im Frankfurter Stadtwald sind bei zwei Rötelmäusen je eine Gehirnhälfte und das gesamte Rückenmark auf *Frenkelia*-Zysten in histologischen Schnitten untersucht worden. In einer Hirnhälfte wurden 891 Zysten und im Rückenmark desselben Tieres 41 Zysten angetroffen. In der Hirnhälfte eines anderen Tieres wurden 204 Zysten gezählt, im dazugehörigen Rückenmark waren 46 Zysten vorhanden (KEPKA & KRAMPITZ 1969).

Demnach scheinen stets mehr Zysten im Gehirn als im Rückenmark vorzukommen. Wie bereits KEPKA & KRAMPITZ 1969 aus demselben Untersuchungsgebiet zeigen konnten, verbergen sich hinter dieser Befallsdichte Zystengenerationen. Von ihren untersuchten Tieren aus dem Frankfurter Stadtwald hatten 33,0% in den Hirnen *Frenkelia*-Zysten mit auffallend großen Unterschieden ihrer mittleren Durchmesser. Sie deuteten diese Erscheinungen als Zystengenerationen verschiedenen Alters, was bedeuten würde, daß in einem Hirn Zysten angetroffen werden können, die auf zeitlich unterschiedliche Infektionszeitpunkte zurückzuführen sind. Diese Zystengenerationen fanden sie in allen Altersklassen der Rötelmäuse und das ganze Jahr hindurch vor.

### 4. Befallsextenstität

Die Befallsextenstität war in Frankfurt-Schwanheim verhältnismäßig sehr hoch. 75% aller Rötelmäuse waren mit *F. glareoli* befallen. Verhältnismäßig sind die älteren Rötelmäuse häufiger befallen als die jungen, daran ändert sich auch nichts im Ablauf der Zeit, d. h., es sind immer mehr ganz alte Tiere parasitiert als solche mittleren Alters und diese wiederum zahlreicher als ganz junge Rötelmäuse, unabhängig vom Zeitpunkt des Fanges im Jahresablauf (siehe Abb. 2). Schwankungen, wie sie aus diesen Kurven hervorgehen, sind auf den Massenwechsel in den Altersklassen zurückzuführen (Abb. 1), ob sie in einem direkten Zusammenhang mit der Parasitose stehen, ist fraglich.

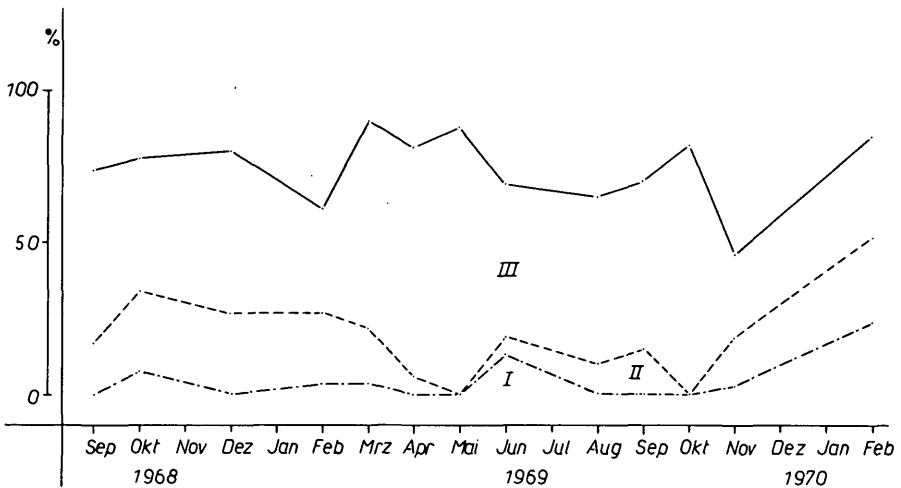


Abb. 2: Gesamtbefallsextenstität der Rötelmäuse mit *Frenkelia glareoli* aus dem Biotop Frankfurt-Schwanheim: prozentuelle Anteile der befallenen Tiere aller drei Altersklassen an der Gesamtpopulation (n = 336).

Ein anderes Bild erhält man allerdings, wenn man die Befallsexten­ sität jeder einzel­ nen Altersklasse für sich im Ablauf der Zeit betrachtet (Abb. 3). Während bei Rötel­ mäuse­ n der Altersklasse III der Befall nur gering im Ablauf der Zeit schwankt, sind bei Tieren mittleren Alters schon große Schwankungen zu beobachten, welche bei den Tieren der Altersklasse I noch extremer werden. Hier wird deutlich erkennbar, daß die Infektionen schubweise erfolgen. Diese Infektionsschübe treten deutlich in den steilen Gipfeln bei den Jungtieren hervor und sind auch noch gut in der Altersklasse II zu erkennen. Die Gipfel der Befallsexten­ sität in den Altersklassen sind zeitlich aufeinander­ folgend verschoben, und zwar treten die Gipfel einer der älteren Altersklassen zeitlich später auf als in einer jüngeren. Diese Infektionsschübe wurden bereits durch die oben erwähnten Größenklassen der Zysten angedeutet.

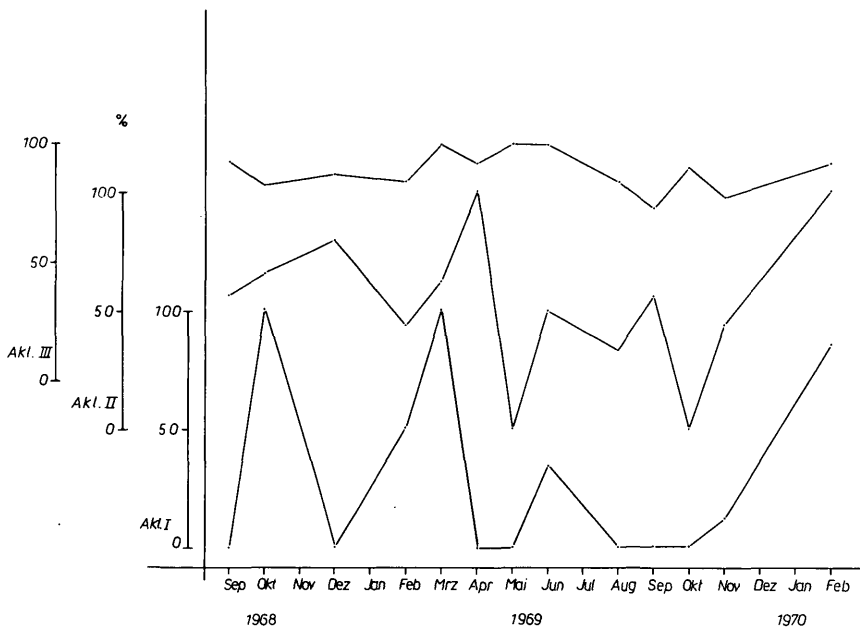


Abb. 3: Befallsexten­ sität der Rötelmäuse mit *Frenkelia glareoli* aus dem Biotop Frankfurt-Schwanheim: Aufgliederung nach Altersklassen, jede Altersklasse für sich stellt 100% dar. (Akl. I: n = 39; Akl. II: n = 99; Akl. III: n = 198).

Betrachtet man die Befallsexten­ sität der Rötelmäuse verschiedenen Alters (Abb. 4), so erkennt man, daß diese zunächst bis zu einem Alter von 450 Tagen kontinuierlich zunimmt und mit etwa 98% ein Maximum erreicht. Danach sinkt sie bei Tieren über 500 Tagen leicht ab. Dies bedeutet: Je älter eine Rötelmaus ist, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit einer Infektion mit *F. glareoli* gegeben. Der leichte Abfall der Kurve nach dem Maximum zu den mehr als 500 Tage alten Tieren ist signifikant und hochinteressant. Dieser Abfall läßt nämlich die Deutung zu, daß Rötelmäuse, in welchen die Infektion erloschen ist oder welche vielleicht nie infiziert wurden, eine höhere Lebenserwartung besitzen als Tiere, die älter als 500 Tage und mit *F. glareoli* infiziert sind. In dieser Alterskategorie ist die relative und absolute Anzahl der unbefallenen Tiere größer als bei jüngeren, etwa 455 Tage alten Individuen. Aus der Abnahme der befallenen Tiere in der höchsten Altersstufe läßt sich schließen, daß ihre Sterblichkeits­ rate gegenüber den nicht befallenen Tieren zunimmt.

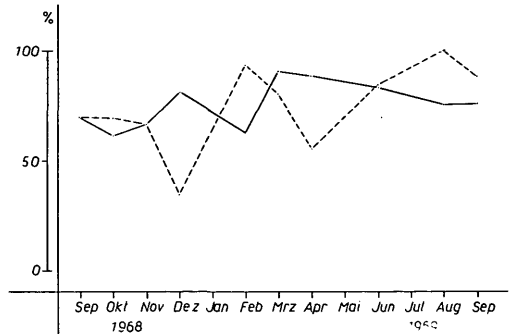
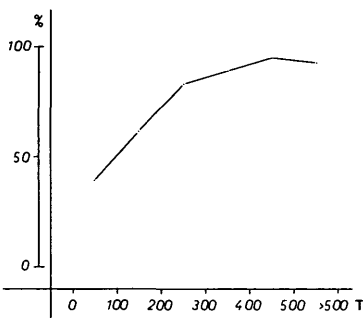


Abb. 4 (links): Befallsextenstität der Rötelmäuse mit *Frenkelia glareoli* aus dem Biotop Frankfurt-Schwanheim in Abhängigkeit vom Alter der Rötelmäuse in Tagen (n = 336).

Abb. 5 (rechts): Gesamtbefallsextenstität der Rötelmäuse aus dem Biotop Frankfurt-Schwanheim (n = 166). Ausgezogene Linie: morphologischer Befall mit *F. glareoli*; strichlierte Linie: serologisch festgestellter, latenter Befall mit *T. gondii*.

Die Befallsextenstität der beiden Geschlechter war nahezu gleich. Von 167 gefangenen Männchen zeigten sich 127 Individuen, von 169 gefangenen Weibchen 126 mit *F. glareoli* infiziert. Das sind jeweils 76,0 bzw. 74,5% befallene Männchen bzw. Weibchen. Der Unterschied ist sicher geringfügig und zeigt, daß die größere Raumaktivität der Männchen nicht zu einer höheren Befallsrate dieses Geschlechtes geführt hat. Grundsätzlich konnten keine merklichen Abweichungen der Befallsextenstität männlicher und weiblicher Rötelmäuse von der Gesamtbefallsextenstität der Rötelmäuse (Abb. 2) festgestellt werden.

## 5. Serologische Untersuchungen

Die serologische Auswertung von 166 in der Zeit von September 1968 bis September 1969 lebend gefangenen Rötelmäusen zeigte im Sabin-Feldmann-Test Titerwerte von 1:4 bis 1:64.000. Trotzdem konnte niemals morphologisch ein Befall mit Zysten von *Toxoplasma gondii*, wohl aber von *Frenkelia glareoli* nachgewiesen werden. Bei diesen Betrachtungen lassen wir es dahingestellt, ob der SFT in diesem Fall als spezifisch für *T. gondii* betrachtet werden kann oder ob diese Titerwerte nicht als Ausdruck einer Kreuzreaktion mit *F. glareoli* oder *Sarcocystis spec.* angesehen werden müßten.

Der Großteil der Titerwerte des SFT lag daher auch entsprechend niedrig. Nur eine Rötelmaus zeigte einen Titer von 1:256, 49 Tiere wiesen einen Wert von 1:64 und 63 Tiere einen solchen von 1:16 auf. Lediglich 31 Rötelmäuse, das sind 18,7%, waren im SFT negativ, bei 8 Rötelmäusen (4,8%) lag ein unspezifischer Titerwert von 1:4 vor. Bei den meisten Individuen (53,6%) war der Befall mit *F. glareoli* mit einem positiven SFT-Titer korreliert, 21,1% hatten Hirnzysten von *Frenkelia glareoli* und keinen positiven SFT-Titer, 19,9% waren zwar im SFT positiv, wiesen aber keine Hirnzysten von *F. glareoli* auf. Lediglich 5,4% aller untersuchten Rötelmäuse waren sowohl morphologisch als auch serologisch negativ.

Als latent mit *Toxoplasma gondii* infiziert wurden nur Tiere gewertet, die im SFT Titerwerte von mindestens 1:16 erbrachten. Beim Vergleich der mittels SFT für *T. gondii* und morphologisch für *F. glareoli* erhobenen Befallsextenstitäten fällt auf, daß die Maxima und Minima für *F. glareoli* und *T. gondii* alternierend auftreten (Abb. 5). Anscheinend ist die Disposition für die Erwerbung eines zweiten Parasiten nicht gegeben, oder aber die Doppelinfektion mit beiden Parasiten stellt eine derart lebensgefährliche Bedrohung für die Rötelmaus dar, daß nur wenige Tiere überleben. Bei einer einzigen

Rötelmaus konnte im SFT ein Titerwert von 1:64.000 gefunden werden. Im Lebertupfpräparat wurden Tachyzoiten von *T. gondii* beobachtet. Im Gehirnausstrich zeigten sich weder Tachyzoiten noch Bradyzoitenzysten. Durch Verimpfung einer Lebersuspension an eine Labormaus, wurde ein SFT-Titer von 1:16.000 erzielt, im Gehirnausstrich konnten die typischen Bradyzoitenzysten von *T. gondii* beobachtet werden. Durch Weiterverimpfung von Gehirnmaterial wurde in weiterer Folge ein *Toxoplasma*-Stamm isoliert (KEPKA 1969). Bei den anderen Rötelmäusen aus dem Frankfurter Stadtwald war – wie schon erwähnt – weder im biologischen Versuch noch durch morphologische Methoden eine Infektion mit *T. gondii* feststellbar.

Die Pathogenität der Infektion mit *F. glareoli* ist nach wie vor umstritten (JIROVEC 1967, KEPKA & KRAMPITZ 1969, ROMMEL & KRAMPITZ 1975, ROMMEL et al. 1976), hingegen ist die Pathogenität von *T. gondii* seit jeher bekannt und wurde neuerdings auch bei latenten Infektionen auf Grund von Lernversuchen mit der weißen Maus bewiesen (PIEKARSKI et al. 1978).

Eine Pathogenität beider Parasiten für die Rötelmaus glauben die Autoren auch aus der Altersstatistik der befallenen Rötelmäuse ableiten zu können. Während die Befallsintensität der Rötelmaus bei einer Infektion mit *Frenkelia* (Abb. 4), oder einer sehr schwachen Infektion mit *T. gondii* (SFT-Titer 1:16) bis zu einem Alter von 400 bis 500 Tagen stetig ansteigt (Abb.6) und bei noch älteren Tieren geringfügig absinkt, erreicht die Befallsintensität der Rötelmäuse mit *Toxoplasma* (SFT-Titer 1: 64) hingegen ihr Maximum bereits bei Tieren im Alter von 100 bis 300 Tagen und sinkt bei noch älteren Tieren rasch ab (Abb. 6). Dies deutet darauf hin, daß bei stärker mit *T. gondii* infizierten Rötelmäusen die Sterblichkeitsrate sprunghaft ansteigt.

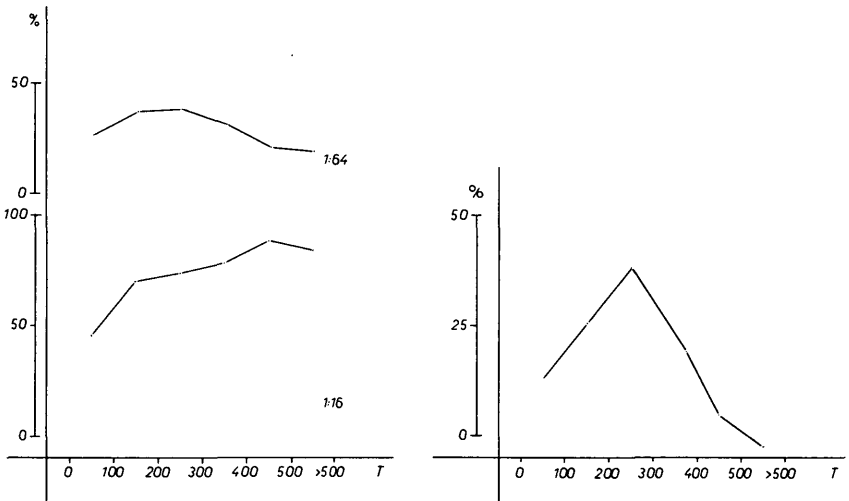


Abb. 6 (links): Befallsintensität der Rötelmäuse mit *T. gondii* aus dem Biotop Frankfurt-Schwanheim an Hand von SFT-Titern (n = 166).

Abb. 7 (rechts): Murauen bei Graz: Häufigkeit der Erstinfektion mit *F. glareoli* in Abhängigkeit vom Alter der Rötelmäuse in Tagen (n = 83).



## B. Murauen südlich von Graz im Raume Kalsdorf-Fernitz (SKOFITSCH)

### 1. Beschreibung des Lebensraumes

Bei dem untersuchten Biotop handelt es sich ebenfalls um eine Hartau mit dem Charakter eines Erlenbruches. Wenige Fichten und Föhren sind in diesen Auwald eingestreut. Der Unterwuchs wird hauptsächlich von der Brennessel (*Urtica dioica*) gebildet, die hier übermannshoch werden kann. Durch Windbrüche und die nur geringfügige Bewirtschaftung dieses relativ wertlosen Waldes entstanden hier bestmögliche Einstände für das Niederwild mit besonders hoher Wilddichte. Dieses feuchte und sumpfige Gebiet, das von einem Netzwerk von Kanälen und in den angrenzenden bewirtschafteten Nutzflächen von Drainagen durchzogen wird, befindet sich beiderseits der Mur, südlich der Verbindungsstraße Kalsdorf-Fernitz. Die flächenmäßige Ausdehnung beträgt etwa drei Quadratkilometer.

Besonders nach ergiebigen Regenfällen im Herbst stehen die tiefer liegenden Regionen dieses Gebietes bis zu 50 cm unter Wasser, und die Wirtschaftsfahrwege sind nahezu unpassierbar. Die durch dieses Naturereignis dezimierten Kleinsäugerpopulationen wandern entweder ab oder retten sich auf Erhebungen in diesem stark strukturierten Gebiet.

Auf den angrenzenden Nutzflächen wird vorzugsweise Mais gepflanzt. Es befinden sich aber auch Wildäcker und Obstgärten sowie eine Schutthalde in diesem Gebiet. Die Rötelmäuse wurden an insgesamt 5 enger begrenzten Stellen innerhalb dieses Gebietes gesammelt. Ein Populationsaustausch mit umliegenden Rötelmauspulationen konnte, sofern er nicht durch die Kanäle behindert wurde, stattfinden.

### 2. Massenwechsel der Rötelmäuse

Von Oktober 1974 bis Oktober 1978 wurden bei 34 Fangexkursionen insgesamt 913 Rötelmäuse gefangen (Tab. 1). Das durchschnittliche Fangintervall betrug etwa 6 Wochen. Das Geschlechtsverhältnis der gefangenen Männchen zu den gefangenen Weibchen betrug 1,6:1 (61,1:38,9%).

Die Verteilung der erbeuteten Tiere auf die drei Altersklassen erwies sich mit 32,3:39,4:28,3% als etwa gleich groß (Abb. 8, Tab. 2).

Tiere der Altersklasse I (bis zu 200 Tage alt) waren mit 32,3% vertreten. Von 1975 bis 1978 (1974 existierte noch keine Altersstatistik) konnten besonders in den Monaten Juli/August bzw. Jänner/Februar viele Jungtiere erbeutet werden. Die absoluten Minima lagen in allen Jahren in den Monaten April/Mai. Lediglich im November 1977 war ein zusätzliches Minimum feststellbar.

Die Rötelmäuse der Altersklasse II waren mit 39,4% die stärkste Gruppe. Sie konnten besonders häufig in den Monaten März/April bzw. Oktober und Dezember in den Jahren 1975 bis 1978 gefangen werden. Die Minima lagen stets im Bereich der Monate Juni/Juli/August.

Die Altersklasse III (Tiere über 400 Tage alt) war mit 28,3% in der Minderheit. Sie zeigten im Jahresdurchschnitt drei Maxima, und zwar im Mai, im Bereich Juni bis August und Oktober bis Dezember.

Wie aus der Abb. 8 ersichtlich ist, folgen die Maxima und Minima der Altersklasse II und III zeitlich verschoben den Extremwerten der Altersklasse I nach.

### 3. Befallsintensität

Die Befallsintensität konnte bei den Rötelmäusen aus den Murauen bei Graz intensiver untersucht werden. Unsere Kollegen H. D. ÖSTERREICHER und M. REZAEIAN

Tab. 1: Murauen bei Graz: Aufteilung der Rötelmäuse auf die verschiedenen Altersgruppen (Absolutwerte/Prozente).

Alter in Tagen	Anzahl d. Individuen	Männchen	Weibchen	m. F. glareoli befallene Individuen	m. F. glareoli befallene Männchen	m. F. glareoli befallene Weibchen
<500	119/13,0	72/60,5	47/39,5	53/44,5	43/59,7	10/21,3
400–499	139/15,2	79/56,8	60/43,2	70/50,4	40/50,6	30/50,0
300–399	186/20,4	106/57,0	80/43,0	82/44,1	48/45,3	34/42,5
200–299	174/19,1	120/69,0	54/31,0	48/27,6	31/25,8	17/31,5
100–199	256/28,0	154/60,2	102/39,8	34/13,3	23/14,9	11/10,8
<100	39/04,3	27/69,2	12/30,8	2/05,1	–	2/16,7
Gesamt	913/100,0	558/61,1	355/38,9	289/31,7	185/33,2	104/29,3

Tab. 2: Murauen bei Graz: Aufteilung der Rötelmäuse auf die drei Altersklassen (Absolutwerte/Prozente).

Altersklasse	Anzahl d. Individuen	Männchen	Weibchen	Mit F. glareoli befallene Individuen
Akl. I	295/32,3	181/32,4	114/32,1	36/12,2
Akl. II	360/39,4	226/40,5	134/37,7	130/36,1
Akl. III	258/28,3	151/27,1	107/30,1	123/47,7
Gesamt	913/100,0	558/61,1	355/38,9	289/31,7

Tab. 3: Murauen bei Graz: Aufteilung der Tiere mit nur einer und mit mehreren Zystengenerationen auf die drei Altersklassen der Rötelmäuse.

Alters-	Anzahl der Tiere mit einer Zystengeneration	Anzahl der Tiere mit mehreren Zystengenerationen
Akl. I	7 = 87,5%	1 = 12,5%
Akl. II	19 = 73,1%	7 = 26,9%
Akl. III	18 = 60,0%	12 = 40,0%

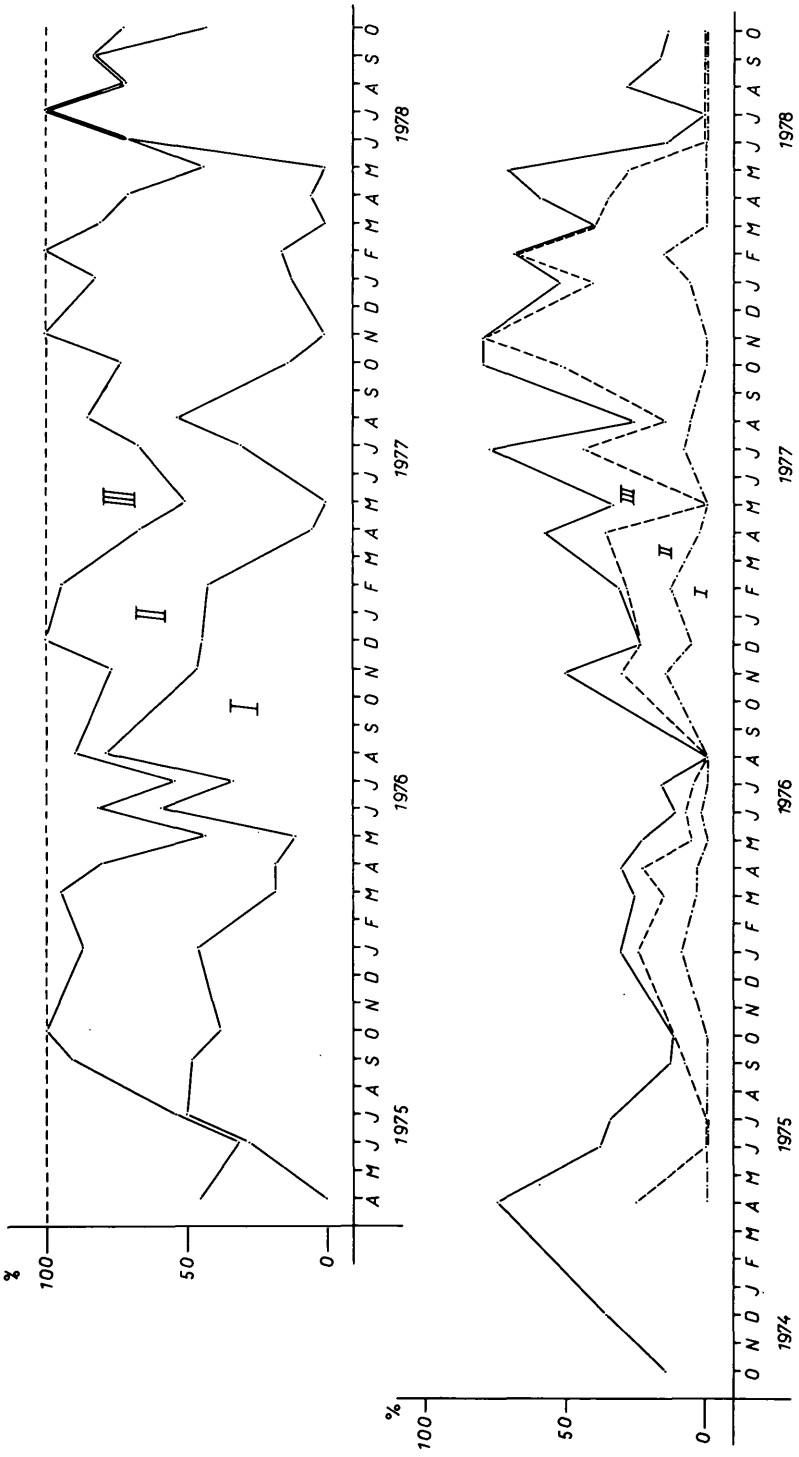


Abb. 8 (oben): Massenwechsel der Rötelmäuse im Biotop Murauen bei Graz: prozentuelle Anteile der drei Altersklassen an der Gesamtpopulation (n = 913).  
 Abb. 9 (unten): Gesamtbefallsintensität der Rötelmäuse mit *F. glareoli* aus dem Biotop Murauen bei Graz: prozentuelle Anteile der befallenen Tiere aller drei Altersklassen an der Gesamtpopulation (n = 949).

haben im selben Gebiet Rötelmäuse gefangen und die Gehirnzysten ab 150  $\mu\text{m}$  Größe unter dem Binokular isoliert und gezählt. Wir danken ihnen für die Überlassung ihrer Ergebnisse, welche zusammen mit unseren eigenen im folgenden Absatz behandelt werden.

Von insgesamt 155 Rötelmäusen wurde das gesamte Hirn auf Zysten untersucht und letztere gezählt. Sowohl die Befallsintensität als auch die Zystengröße variierten sehr stark. Die geringsten Zystenanzahlen waren 3, 5, 5, 7 und 8 Zysten pro Hirn. Die Maxima betragen 1850 bzw. 1885 Zysten. Aus der Abb. 10 ist erkennbar, daß nur in den jungen Rötelmäusen (bis zu 100 Tage alt) geringe Zahlen von *Frenkelia*-Zysten aufscheinen. In allen anderen Altersstufen können sowohl geringe als auch hohe Zahlen von Zysten gefunden werden, wobei die Zystengröße vorderhand aus den Betrachtungen ausgeklammert bleibt. Die maximalen Zystenanzahlen traten bei den ältesten Rötelmäusen auf, was sich mit der Vorstellung deckt, daß sich Tiere mit zunehmendem Alter häufiger dem Risiko einer Infektion aussetzen. Sicher nicht ohne Belang für die betroffene Rötelmaus ist die Tatsache, daß neben der Anzahl der Zysten auch deren Größe von Bedeutung ist. In einem Falle wurden 1885 Zysten mit einem mittleren Durchmesser von 600  $\mu\text{m}$  in einem einzigen Hirn entdeckt. Hier liegt die Vorstellung nahe, daß eine derart große Menge großer Zysten je nach ihrer Lage im Gehirn verschiedenste Einflüsse auf den betroffenen Organismus ausüben müßten. Bei Betrachtung der Zystengröße in Abhängigkeit vom Alter der Wirte wird erkennbar, daß größere Zysten um so eher angetroffen werden, je älter der Wirt ist. Sehr große Zysten wurden nur bei mindestens 300 Tage alten Tieren registriert (Abb. 11).

Auffallend ist zudem, daß in den Hirnen vieler Rötelmäuse Zysten mit auffälligen Größenunterschieden anzutreffen sind. Auf dieses Phänomen haben schon KEPKA & KRAMPITZ 1969 hingewiesen und aus der Häufigkeit verschiedener Zystengenerationen in den Altersgruppen der Rötelmäuse auf eine pathogene Wirkung der Zysten von *F. glareoli* für die Rötelmaus geschlossen, da im Gegensatz zu den einfach befallenen Tieren anscheinend nur ein geringerer Teil der mehrfach befallenen Tiere ein hohes Alter erreichte. Nach unseren Befunden läßt sich diese These nicht aufrechterhalten. Es nehmen im Gegensatz zu KEPKA & KRAMPITZ 1969 mit zunehmendem Alter die Anzahlen der mit mehreren Zystengenerationen behafteten Tiere zu (Tab. 3).

Nach KRAMPITZ et al. 1976 benötigen *Frenkelia*-Zysten vom Zeitpunkt der Infektion an 120 Tage, um eine Größe von durchschnittlich 326  $\mu\text{m}$  zu erreichen. Nimmt man ein annähernd lineares Zystenwachstum an, wie es strenggenommen nur für Zysten zwischen 50 und 300  $\mu\text{m}$  gilt, kann von der jeweiligen Zystengröße, vom Tag der Präparation ausgehend, der Zeitpunkt berechnet werden, an dem die Infektion erfolgte. Es wurden für eine Reihe befallener Tiere Diagramme erstellt, die die Befallsintensität in Abhängigkeit von der Zystengröße wiedergeben. Auf der Abszisse wurde die Größe der Zysten in  $\mu\text{m}$ , auf der Ordinate die Anzahl gleich großer Zysten aufgetragen. Bei der Auswertung dieser Diagramme konnten drei verschiedene, immer wiederkehrende Diagrammtypen festgestellt werden, für welche typische Einzeldiagramme stellvertretend für alle anderen in der Abb. 12 dargestellt sind.

Der erste Typus in dieser Abbildung stellt den Befund bei einer Rötelmaus dar, die sich erst kurz vor dem Fang mit *F. glareoli* infiziert hatte. Die Zystengröße übersteigt 200  $\mu\text{m}$  kaum. Bei allen Tieren dieses Typus gleichen die Diagramme einer schlanken Säule, was bedeutet, daß eine einzige Infektion erfolgte und sich die Zysten alle annähernd gleich schnell entwickelt haben (Abb. 12A). Die jüngsten Tiere (bis zu einem Alter von maximal 200 Tagen) sind alle ausschließlich in der Typengruppe I anzutreffen. Die beiden anderen Altersklassen waren über die drei Typengruppen mehr oder minder unterschiedlich verteilt.

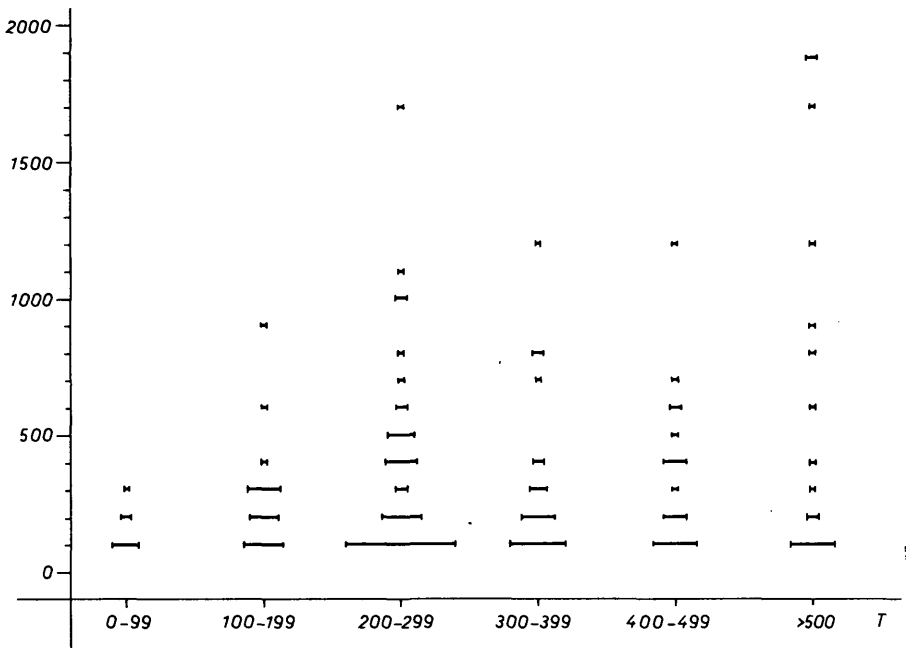


Abb. 10: Murauen bei Graz: Häufigkeit der *F. glareoli*-Zysten mit einem mittleren Durchmesser von über 150 µm bei Rötelmäusen verschiedenen Alters (gemessen in Tagen; n = 155).

Erst mit zunehmender Größe, d. h. mit zunehmendem Alter der Zysten, beginnen diese um einen statistischen Mittelwert in der Größe zu streuen (Abb. 12B). Die Ursache liegt aller Wahrscheinlichkeit nach in einem ungleichen Zystenwachstum, bedingt durch die Behinderung desselben durch das umgebende Gewebe. Die Zysten sind fast durchwegs über 300 µm groß (Typus II).

In der Typengruppe III sind alle jene Tiere zusammengefaßt, in deren Hirnen mindestens zwei, voneinander gut trennbare Zystengenerationen festgestellt wurden (Abb. 12C).

Nach unseren Berechnungen anhand der oben erwähnten Diagramme und des Alters der Tiere wird die Hauptmasse der Rötelmäuse in einem Alter von etwa 200 bis 300 Tagen erstmals mit dem Parasiten infiziert. Der späteste Zeitpunkt, zu dem sich einige Tiere mit *F. glareoli* erstmals infiziert hatten, lag bei einem Alter von 455 Tagen. Noch ältere Tiere hatten sich bereits zu einem früheren Zeitpunkt erstmals mit dem Parasiten infiziert oder waren parasitenfrei. Eine Erstinfektion bei über 455 Tagen alten Tieren konnte nie beobachtet werden (Abb. 7). Dies könnte zu dem Schluß führen, daß Rötelmäuse, die bis zu diesem Alter noch nie infiziert waren, eine Erstinfektion in diesem fortgeschrittenen Alter nicht überleben.

#### 4. Befallsextenstität

Anders als in Frankfurt-Schwanheim war die Befallsextenstität der Rötelmäuse mit *F. glareoli* verhältnismäßig gering (31,7%). Auch hier sind die älteren Rötelmäuse häufiger befallen als die jüngeren. In der Befallsextenstität der Rötelmauspulation (Abb. 9) liegt ein Maximum im April 1975 (ein weiteres Maximum im Juli 1975 ist nur angedeutet), weitere Maxima traten im Januar, April, Juli und November 1976, im

April, Juli, Oktober/November 1977 und im Februar, Mai und August 1978 auf, desgleichen deutliche Minima in der Gesamtbefallsexten­si­tät im September/Oktober 1975, im August 1976 und 1977 sowie im Juli 1978.

Während das Geschlechtsverhältnis der gefangenen Tiere 1,6 : 1 zugunsten der Männchen lag und damit der erhöhten Raumaktivität der Männchen Rechnung trug, war das Verhältnis der mit *F. glareoli* befallenen Männchen und Weibchen mit 1,1 : 1 (33,2 : 29,3%) nahezu vollkommen ausgeglichen. Eine geschlechtsspezifische Bevorzugung bei der Infektion mit dem Parasiten konnte auch hier nicht festgestellt werden. Die Maxima und Minima der Befallsexten­si­tät der Männchen und Weibchen folgen analog der Kurve der Gesamtbefallsexten­si­tät, die wir schon oben behandelt haben. Auf eine Abbildung wurde aus diesem Grund verzichtet.

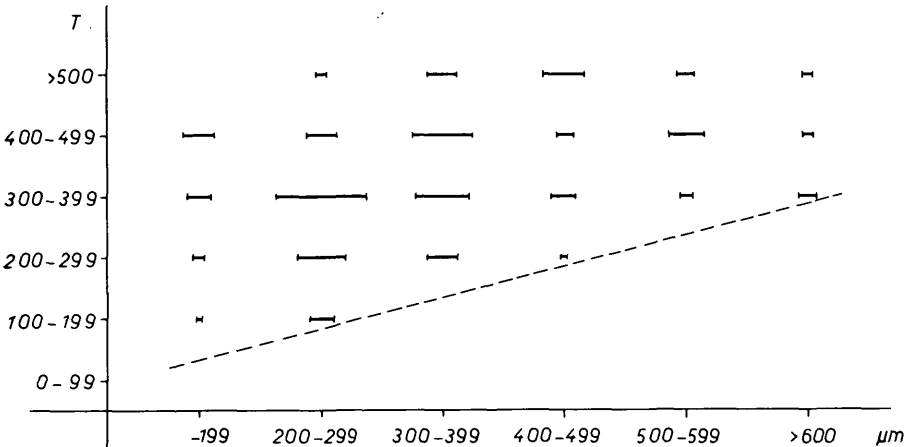


Abb. 11: Abhängigkeit der mittleren Zystengröße von *F. glareoli* in  $\mu\text{m}$  vom Alter der Rötelmäuse in Tagen im Biotop Murauen bei Graz ( $n = 155$ ).

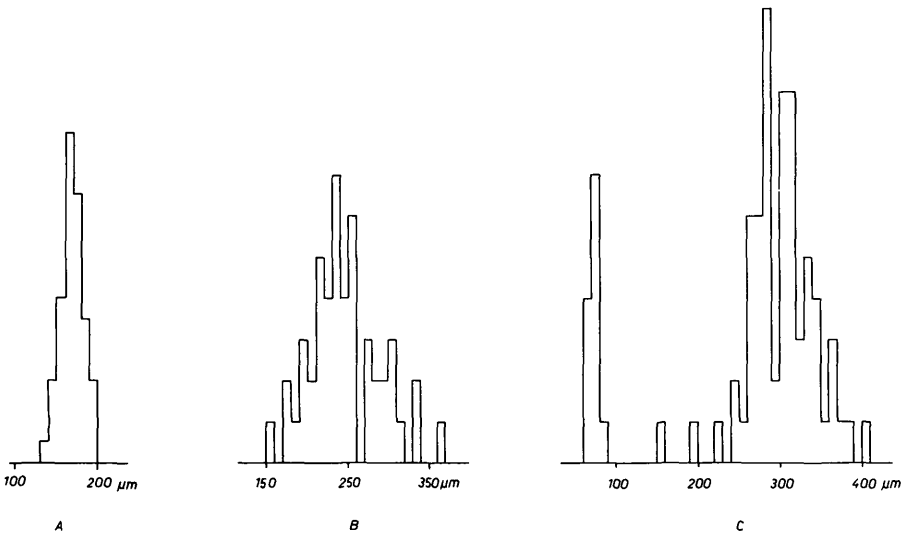


Abb. 12: Charakteristische Diagrammtypen für die Befallsintensität von *F. glareoli* bei einzelnen Rötelmäusen aus dem Biotop Murauen bei Graz: A = Diagrammtyp I; B = Diagrammtyp II; C = Diagrammtyp III.

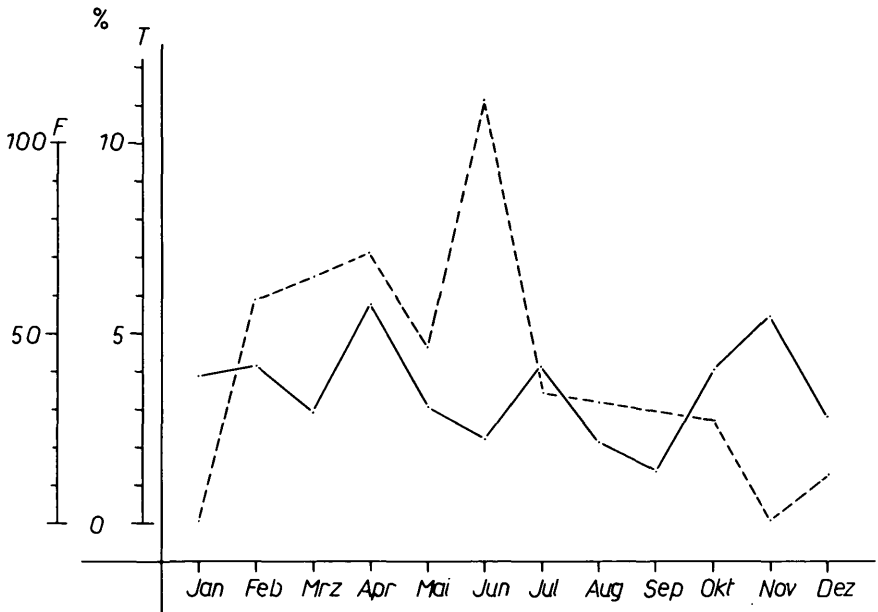


Abb. 13: Gesamtbefallsexten­si­tät der Rötelmäuse aus dem Biotop Murauen bei Graz (n = 913). Ausgezogene Linie: morphologisch feststellbarer Befall mit *F. glareoli*; strichlierte Linie: morphologisch feststellbarer Befall mit *T. gondii*.

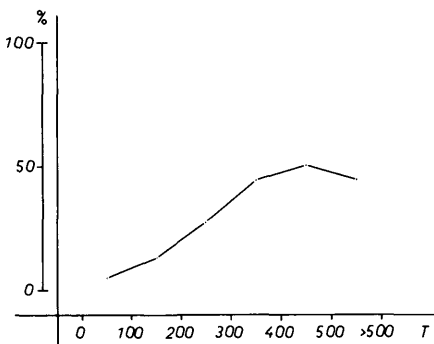


Abb. 14 (links): Befallsexten­si­tät der Rötelmäuse mit *F. glareoli* aus dem Biotop Murauen bei Graz in Abhängigkeit vom Alter der Rötelmäuse in Tagen (n = 913).

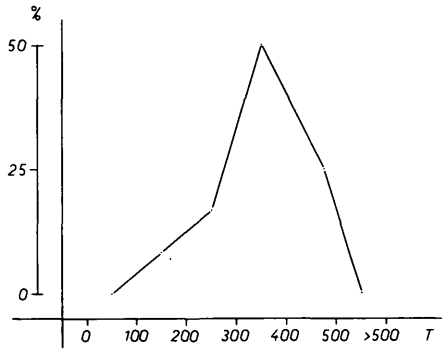


Abb. 15 (rechts): Befallsexten­si­tät der Rötelmäuse aus dem Biotop Murauen bei Graz bei Doppelinfektionen mit *F. glareoli* und *T. gondii* in Abhängigkeit vom Alter der Rötelmäuse in Tagen (n = 12).

Bei der Betrachtung der Befallsexten­si­tät jeder Altersklasse für sich im Ablauf der Zeit (Abb. 16) ist festzustellen, daß lediglich 12,2% aller Rötelmäuse der Altersklasse I die typischen Zysten von *F. glareoli* im Gehirn aufweisen. Auch im Biotop des Grazer Beckens sind die Jungtiere entweder nicht oder zu einem verhältnismäßig hohen Prozentsatz infiziert, eine Tatsache, die – wie im Fall des Frankfurter Stadtwaldes – für eine schubweise Infektion mit den Sporozysten aus dem Bussardkot spricht.

Die Rötelmäuse der Altersklasse II waren zu 36,1% mit *Frenkelia* befallen, die Tiere der Altersklasse III zu 47,7%. Sie stellten damit die am höchsten durchseuchte Altersklasse dar.

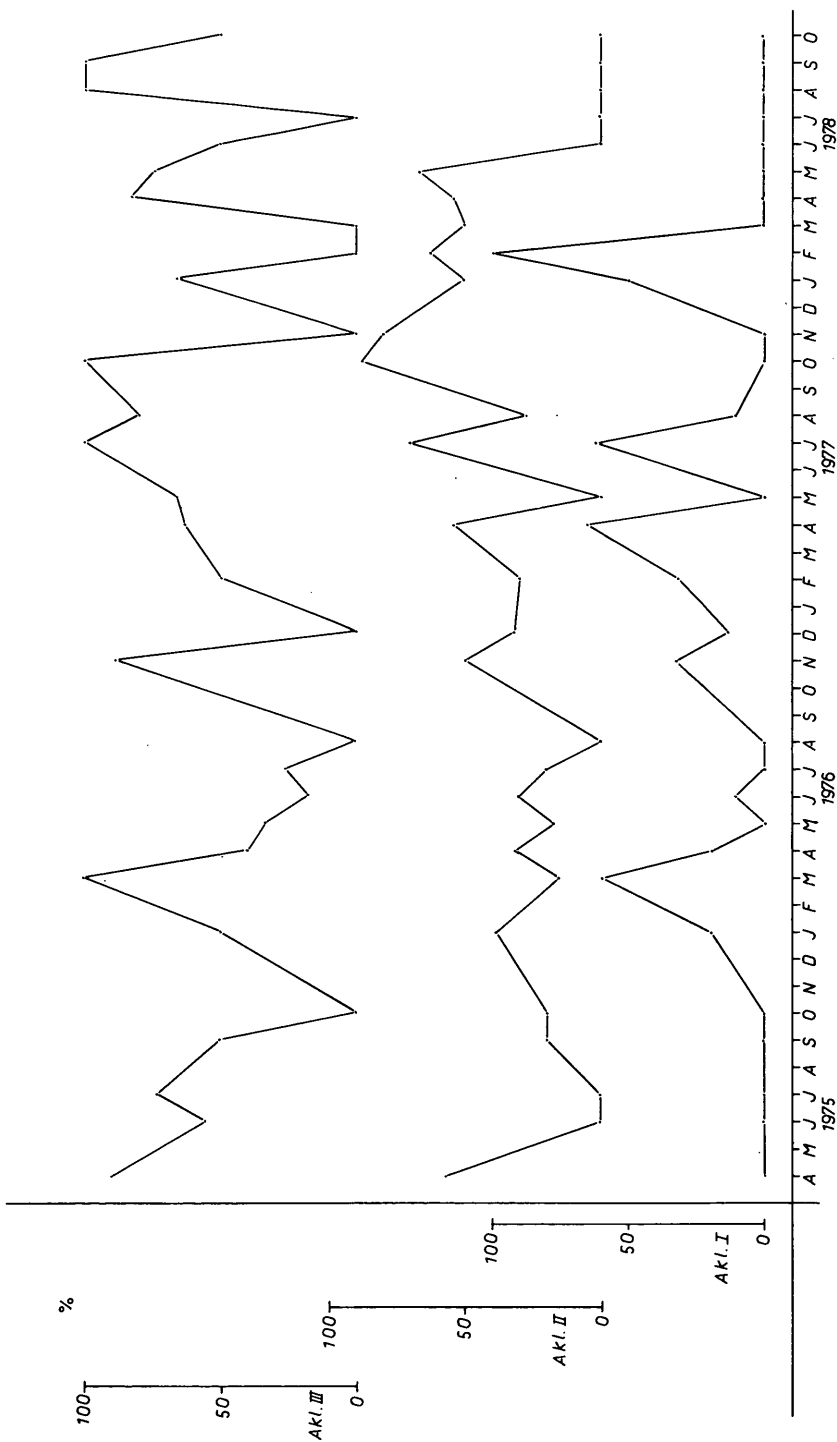


Abb. 16: Befallsextenst der Rötelmäuse mit *F. glareoli* aus dem Biotop Murauen bei Graz: Aufgliederung nach Altersklassen, jede Altersklasse für sich stellt 100% dar (Akl. I: n = 295; Akl. II: n = 360; Akl. III: n = 258).



Ähnlich wie in Frankfurt-Schwanheim sind die Maxima in der Befallsexten­si­tät der verschiedenen Altersgruppen zeitlich zueinander versetzt. Zuerst tritt ein Maximum der Befallsexten­si­tät bei den Jungtieren auf, dann zeitlich nachfolgend in den älteren Alters­klassen. Auch dieser Befund spricht für eine schubweise Infektion mit *F. glareoli*.

Bei den Rötelmäusen aus dem Auwald des Grazer Beckens ist – wie im Frankfurter Stadtwald – ein kontinuierlicher Anstieg der Befallsexten­si­tät mit zunehmendem Alter (bis etwa 455 Tage) festzustellen. Anschließend sinkt die Befallsexten­si­tät bei älteren Tieren wieder ab, so daß auch in diesem Fall eine Zunahme der Sterblichkeitsrate im Alter angenommen werden kann (Abb. 14).

#### 5. Befallsexten­si­tät von *Toxoplasma gondii* und *Frenkelia glareoli* bei der Rötelmaus

Serologische Untersuchungen mittels SFT waren bei den Tieren aus den Muraue­n des Grazer Beckens nicht möglich, wohl aber konnten morphologisch bei 3,8% der Rötelmäuse Infektionen des Gehirns mit *T. gondii* festgestellt werden. Ähnlich wie bei den Rötelmäusen aus Frankfurt-Schwanheim konnte eine Alternanz in den Maxima der beiden Parasiten im Jahresablauf beobachtet werden (Abb. 13).

Doppelinfektionen mit *F. glareoli* und *T. gondii* waren verhältnismäßig selten. Lediglich 1,3% (= 12 Tiere) der untersuchten Individuen zeigten im Gehirnausstrich gleichzeitig beide Parasiten. Durch Verimpfung zystenhaltigen Gehirnmateri­als an weiße Labormäuse konnten mehrere *Toxoplasma*-Stämme isoliert werden.

Geht man von der Abhängigkeit der Befallsexten­si­tät einer Doppelinfektion vom Alter der Rötelmäuse aus, so kann man feststellen, daß das Befallsexten­si­tätsmaximum bei 300 Tage alten Individuen erreicht wird (Abb. 15), anschließend sinkt die Befallsex­ten­si­tät wieder stark ab. Dies läßt den Schluß zu, daß eine akute Doppelinfektion mit *F. glareoli* und *T. gondii* für die Rötelmaus eine starke Lebensbedrohung darstellt und die Lebenserwartungen, vor allem in fortgeschrittenem Alter, geringer werden. Dies wurde von uns in zwei Experimenten bestätigt.

Mit Sporozysten von *F. glareoli* aus dem Mäusebussard und Oozysten von *T. gondii* aus der Katze gleichzeitig infizierte Rötelmäuse zeigten 3 Wochen p. i. schwerwiegende Verhaltensstörungen, wie sie bei Einzelinfektionen niemals beobachtet wurden. Besonders das Gleichgewichtssystem schien arg in Mitleidenschaft gezogen zu sein. Die Tiere, welche isoliert in 50 × 80 cm großen Käfigen gehalten wurden, begannen den Kopf nach einer Seite zu neigen (Abb. 17) und liefen in engen Kreisbahnen mit einem mittleren Durchmesser von 15 cm im Käfig herum. Nach weiteren 5–7 Tagen schien eine Beeinträchtigung der Bewegungskoordination stattzuhaben, die Tiere tor­kelten im Kreis und erweckten den Eindruck, die hinteren Extremitäten nicht mehr ge­brauchen zu können. Bei der morphologischen Untersuchung wurde ein massiver Befall des Zentralnervensystems mit Zysten von *F. glareoli* und *T. gondii* festgestellt. Die se­rologische Untersuchung mittels SFT brachte Titerwerte von 1 : 16.000 bzw. 1 : 64.000. Ähnliche Erscheinungen beobachteten ROMMEL & KRAMPITZ 1978 bei zwei experi­mentell mit *F. microti* infizierten *Mastomys natalensis*.

#### 6. Infektionsexten­si­tät und Infektionsintensität

Wegen des mehrwöchigen Fangintervalles der Rötelmäuse und der Tatsache, daß die Zysten zum Zeitpunkt des Fanges z. T. schon eine beachtliche Größe erreicht hatten, läßt die Betrachtung der Befallsexten­si­tät keine exakten Rückschlüsse auf den tatsächlichen Infektionszeitpunkt der Rötelmäuse mit dem Parasiten zu. Außerdem sind Rötelmäuse mit oft recht unterschiedlich großen Zysten im Gehirn befallen angetroffen worden.



Abb. 17: Rötelmaus aus parasitenfreiem Zuchtstamm 3 Wochen nach experimenteller Infektion mit *F. glareoli* und *T. gondii* (beachte die abnormale Kopfhaltung).

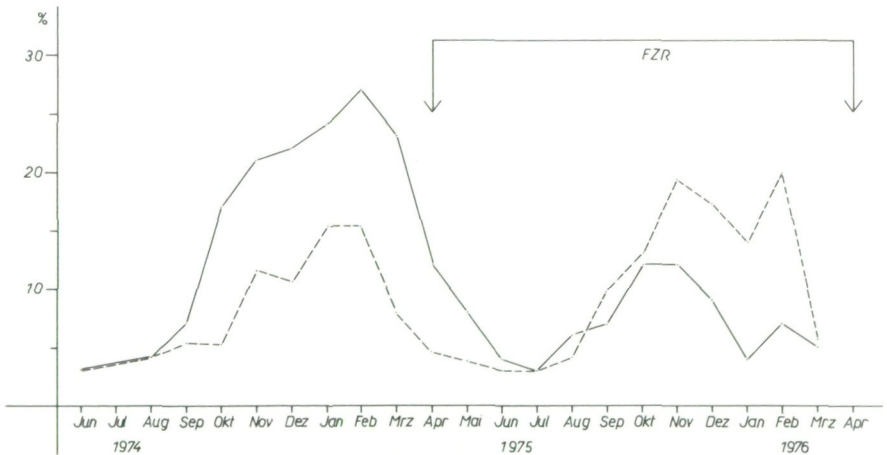


Abb. 18: Infektionsextensität (ausgezogene Linie) und Infektionsintensität (strichlierte Linie) der Rötelmäuse mit *F. glareoli* errechnet aus dem Fangdatum und der Zystengröße von 83 Rötelmäusen, die in der Zeit von April 1975 bis April 1976 in den Muraen bei Graz gefangen wurden (FZR = Fangzeitraum).

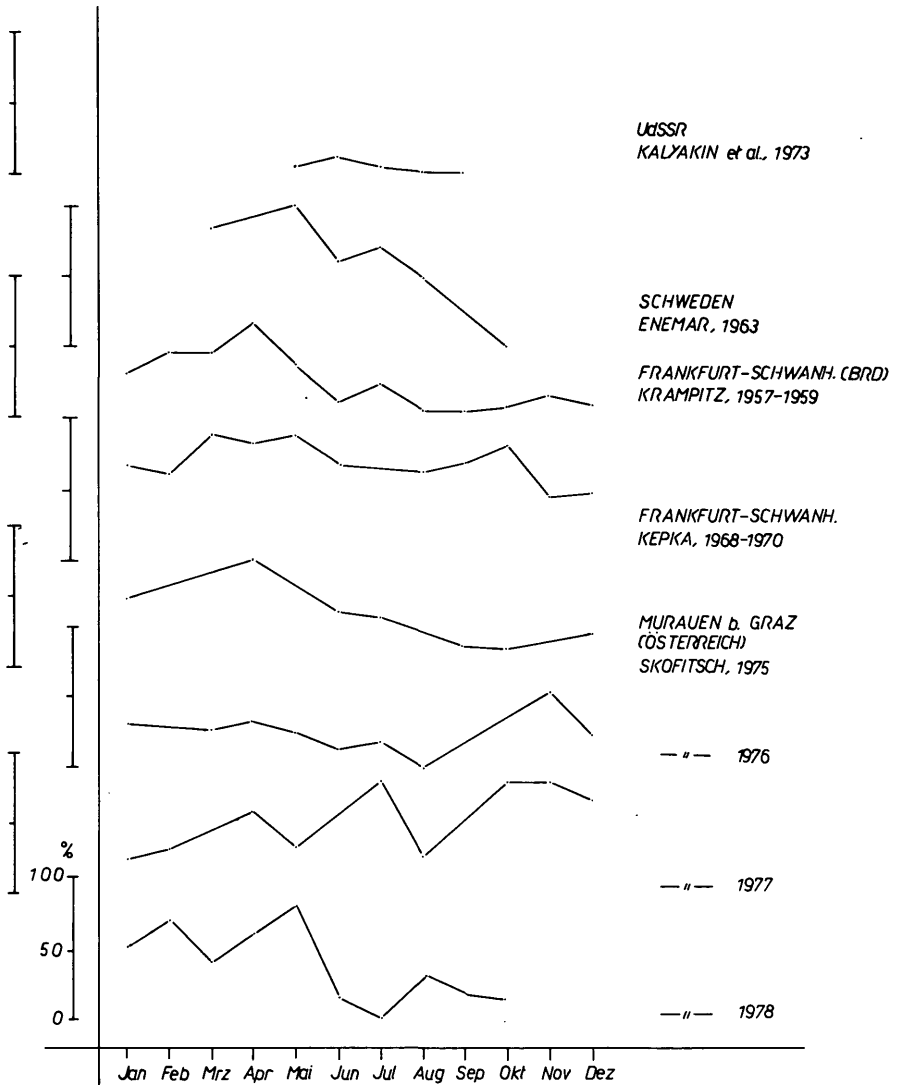


Abb. 19: Gesamtbefallsextenstäten der Rötelmäuse mit *F. glareoli* aus verschiedenen Untersuchungsgebieten und von verschiedenen Autoren.

KRAMPITZ et al. 1976 erstellten eine Tabelle, mit deren Hilfe der Zeitpunkt der Infektion mit den Sporozysten aus dem Bussardkot mittels der durchschnittlichen Zystengröße bestimmt werden kann. Dadurch war es möglich, den Infektionszeitpunkt für jede Zyste ziemlich genau anzugeben.

Im Zeitraum von April 1975 bis April 1976 wurden von 83 mit *F. glareoli* infizierten Rötelmäusen 1867 Gehirnzysten vermessen und aus dem Fangzeitpunkt und der durchschnittlichen Zystengröße der jeweilige Infektionszeitpunkt berechnet. In der Abb. 18 sind die sich daraus ergebende Infektionsextenstät (Anzahl der infizierten In-

dividuen pro Zeitraum) und die Infektionsintensität (durchschnittliche Anzahl der pro Individuum und Zeitpunkt gefundenen Zysten in gleichen Gehirnmengen) dargestellt. Auch hier zeigt es sich, übereinstimmend mit den Ergebnissen aus der Befallsexten­ sität, daß die Infektionen der Rötelmäuse mit *F. glareoli* nicht kontinuierlich das ganze Jahr hindurch erfolgen, sondern schubweise während der Herbst- und Wintermonate. Exakt konnten hier nur zwei deutliche Infektionsschübe in den Monaten November und Februar 1974 und 1975 festgestellt werden. Ein Minimum, fast am Nullpunkt liegend, wurde im Juni 1974 und Juli 1975 festgestellt. Unserer Meinung nach müßte eigentlich noch ein drittes Infektionsmaximum im April erkennbar sein, da im Jahresablauf meist drei Befallsexten­ sitätsmaxima unabhängig von den verschiedenen Biotopen auftreten (Abb. 19). Jedoch war gerade im Juli 1975 ein Maximum der Befallsexten­ sität nur sehr schwach ausgebildet, so daß sich vielleicht deshalb ein drittes Infektionsexten­ sitätsma­ ximum nur sehr schwach und nicht deutlich abgegrenzt darstellen ließ.

## Diskussion

Die Strukturen des Auwaldes bei Frankfurt-Schwanheim als auch jene der Mur­ auen südlich von Graz sind einander recht ähnlich, wengleich ein dichter Unterwuchs in Frankfurt-Schwanheim fehlt. Demzufolge konnte auch in den Ergebnissen, abge­ sehen von geringfügigen Unterschieden, im wesentlichen eine Übereinstimmung in der Parasitierung beider Rötelmauspopulationen mit *F. glareoli* festgestellt werden.

Zusammen mit den Ergebnissen anderer Autoren (siehe oben) ergibt sich für die Westpaläarktis folgendes Bild des Zwischenwirtebefalls von *F. glareoli*: In der durch den Menschen stark beeinflussten Kulturlandschaft Westeuropas blieben stellenweise Auwaldgebiete erhalten, in welchen der Endwirt und der Zwischenwirt relativ unge­ stört ihren Lebensgewohnheiten nachgehen können. Wie SKOFITSCH 1977 zeigen konn­ te, kommt *F. glareoli* bei der Rötelmaus bis in die obere montane Stufe der alpinen Berglandschaft vor, allerdings sind die Befallsexten­ sitäten in den Bereichen der Kultur­ landschaft außerhalb des Auwaldes geringer als in den Auwäldern selbst. Ähnliches konnte KEPKA (unveröff.) in der Bundesrepublik Deutschland wie folgt feststellen: In den Auwäldern des Rheins bei Eichkamp (zwischen Köln und Bonn) und am Main be­ trugen die Befallsexten­ sitäten der Rötelmauspopulationen 50,0 bzw. 75,0%, während am etwa 80 Meter über dem Rheintal gelegenen Venusberg bei Bonn in einem Moor die Rötelmäuse mit *F. glareoli* vollkommen un­ befallen angetroffen wurden. Andererseits erwiesen sich diese Tiere aber gerade dort zu über 50% als mit *T. gondii* infiziert.

In der Steiermark (Österreich) konnten in den Auwaldgebieten bei Graz durch­ schnittliche Populationsbefallsexten­ sitäten von etwa 32% ermittelt werden. Bei Rötel­ mäusen aus Fichtenwäldern des Schöckl-Osthanges, etwa 900 Meter höher als die Mur­ auen gelegen, war eine Befallsexten­ sität von nur mehr 12,5% feststellbar. Aus diesen Sachverhalten kann der Schluß gezogen werden, daß neben dem Sporozysten ausscheidenden Endwirt auch der Landschaftstypus und seine speziellen Biozönosen für die Infektion der Rötelmäuse eine Rolle spielen.

In der CSSR fanden JIROVEC et al. 1961 Befallsexten­ sitäten bei den Rötelmäusen von nur 2%, DOBY et al. 1965 aus Frankreich solche von immerhin 30%. Bei unseren Untersuchungen stellten wir fest, daß im Frankfurter Stadtwald von den 584 durch KRAMPITZ untersuchten Rötelmäusen 25%, von 336 von KEPKA untersuchten Rötel­ mäusen hingegen 75% mit *F. glareoli* durchseucht waren. In den Murauen bei Graz fand SKOFITSCH bei seinen 913 untersuchten Individuen eine Befallsexten­ sität von

31,7%. Bei epidemiologischen Untersuchungen fand ENEMAR 1963, der 78 Rötelmäuse aus Südschweden (bei Lund) untersucht hatte, 50% infiziert, während KALYKIN et al. 1973 eine Befallsextenstität von nur 1,6% bei 3940 untersuchten Tieren aus der UdSSR (bei Izhevsk) feststellten. Diese großen Differenzen in der Befallsextenstität sind auf z. T. unterschiedliche Untersuchungsmethoden zurückzuführen. So untersuchten KALYKIN et al. 1973 einen Großteil ihrer Tiere (3484) nur nach der makroskopischen Methode nach BELL et al. 1964, nur 456 Individuen wurden mittels histologischer Methoden untersucht. Durch wiederholte Selbstkontrollen bei unseren eigenen Untersuchungen (siehe Material und Methodik) stellten wir fest, daß geringe Befallsintensitäten, besonders bei kleinen und kleinsten Zysten, im Gehirnaustrich leicht übersehen werden können. Zu einem anderen Teil schwankt die Befallsextenstität jedoch nach Biotop und Gegend. Auf Grund der von den einzelnen Autoren angewandten unterschiedlichen Methoden und der daraus folgenden divergierenden Ergebnisse sind nur die eigenen Resultate aus Frankfurt-Schwanheim und den Murauen bei Graz exakt vergleichbar. Wir erkannten, daß nur zeitlich eng beieinanderliegende Fänge mit einer möglichst repräsentativen Anzahl von Tieren jeder Altersgruppe (mindestens 10) auswertbar sind.

In der Abb. 19 wurden aber trotzdem alle uns bisher bekannt gewordenen Untersuchungen der Befallsextenstität der Rötelmäuse mit *F. glareoli* im Jahresablauf zusammen mit unseren eigenen Ergebnissen dargestellt. Abgesehen von den Ergebnissen von KALYKIN et al. 1973, deren Beobachtungen nur jeweils 5 Monate im Jahr umfassen, waren bei allen anderen Autoren zwei Befallsextenstitätsmaxima der Rötelmäusepopulation im Frühling bzw. Frühsommer feststellbar. Ein drittes Maximum konnte sowohl in Frankfurt-Schwanheim als auch in den Murauen bei Graz im Herbst bzw. Winter beobachtet werden. Diese Ergebnisse stimmen auffallend mit dem Fortpflanzungsverhalten der Rötelmäuse überein, welche nach meist zwei Frühjahr-Sommer-Würfen nach einer Pause einen dritten oder sogar vierten Winterwurf nachsetzen. Dies zeigt deutlich, daß der Jahresablauf der Parasitose u. a. auch von der Populationsdynamik der Rötelmäuse bestimmt wird, eine Tatsache, die SCHWERTFEGGER 1975 als Opponenz bezeichnet.

Nach unseren Untersuchungen können die Rötelmäuse unterschiedlich stark mit *F. glareoli* befallen sein. So wurden sowohl Befallsextenstitäten von 3–8 als auch von 1885 Zysten pro Gehirn gefunden, wobei sie an vielerlei Stellen auftreten können. Eine Bevorzugung einer Gehirnregion ist nur insofern vorhanden, als stets im Bereich der Großhirnrinde und des Hirnstammes (hier speziell im Bereich des Hypothalamus) Zysten anzutreffen sind (KEPKA & KRAMPITZ 1969). Bemerkenswert ist jedoch, daß mit zunehmender Größe der Zysten diese häufig am Rande von Hirnfurchen oder in denselben vorkommen und dort eine flache, diskusförmige Gestalt annehmen.

Neben dem Hirn erwies sich auch die Medulla spinalis, aber stets in einem geringeren Ausmaß als das Hirn, befallen (vgl. KEPKA & KRAMPITZ 1969). Außerdem konnte sowohl ein Ansteigen der Zystengröße als auch der Zystenanzahl im Gehirn älterer Rötelmäuse beobachtet werden (Abb. 10 u. 11). Dies deckt sich mit unseren Vorstellungen über die Erstinfektion der Rötelmäuse mit *F. glareoli* (Abb. 7). Zwei Drittel aller befallenen Rötelmäuse infizieren sich erstmalig in einem Alter bis zu 300 Tagen, nur ein Drittel der Tiere erwirbt die Infektion mit diesem Parasiten zum ersten Mal in einem Alter von 300 bis 455 Tagen. Ältere Tiere hatten sich schon zu einem früheren Zeitpunkt infiziert oder waren parasitenfrei. Wegen des fortschreitenden Zystenwachstums und der Möglichkeit, sich öfter mit dem Parasiten zu infizieren, sind ältere Tiere zu meist stärker befallen und weisen auch z. T. sehr große Zysten auf. Außerdem ist eine Rötelmaus, je älter sie ist, oftmals mit mehreren, unterschiedlich großen Zystengenerationen befallen. Dies ist sicherlich auf die zeitlich aufeinanderfolgenden Infektions-

schübe zurückzuführen, von deren Existenz wir auf Grund der Resultate von Frankfurt-Schwanheim und den Murauen bei Graz bezüglich der zeitlichen Verschiebungen der Maxima und Minima in der Befallsextenzität der einzelnen Altersklassen überzeugt sind. Diese Infektionsschübe wurden weiters durch die Analyse der Infektionsextenzität und -intensität von *F. glareoli* bei Rötelmäusen aus den Murauen bei Graz bestätigt (Abb. 18). Durch die Berechnung des theoretischen Infektionszeitpunktes für die 1867 von April 1975 bis April 1976 gefundenen Zysten ließen sich zwei, einmal im November und einmal im Februar gelegene Infektionsschübe nachweisen. Bedingt durch die Entwicklung von *F. glareoli* nach erfolgter Infektion in der Leber der Rötelmaus, erscheinen die ersten ca. 25 µm großen Zysten etwa einen Monat p. i. im Gehirn der Rötelmaus. Erst danach könnten Maxima der Befallsextenzität und -intensität bei der Rötelmaus beobachtet werden. Tatsächlich sind aber die Maxima der Befallsextenzität der Rötelmauspopulation im Jahr 1975 erst etwa 5 Monate nach der theoretisch berechneten Infektion festgestellt worden (Abb. 9). Die dafür maßgebenden Gründe sind vielfältiger Natur. Einerseits wurde gerade über den Winter 1974/75 ein längeres Fangintervall eingehalten, um die Rötelmäuse nicht zu stark zu dezimieren (im Herbst war das Gebiet zur Gänze überschwemmt worden). Andererseits wachsen die Zysten nicht gleichmäßig schnell, da sie je nach ihrer Lokalisation vom umgebenden Gewebe entweder im Wachstum begünstigt oder behindert werden können. Außerdem sind Tiere mit sehr kleinen Zysten im Gehirn seltener gefangen worden als solche, die im Gehirn mittlere Zysten-größen von 200 bis 300 µm aufwiesen. Eine Zyste mit einem mittleren Durchmesser von etwa 300 µm ist ungefähr 100 Tage p. i. alt. Durch die statistische Streuung der mittleren Durchmesser dieser Zysten (vgl. Abb. 12 B) kann der Infektionszeitpunkt mit einer Genauigkeit von lediglich  $\pm 15$  bis 20 Tagen angegeben werden. Diese Spanne erhöht sich noch für Zysten, die eine mittlere Größe von 300 µm übersteigen, da bei diesen die statistische Streuung um den Mittelwert zunimmt. Hingegen wurden in der Befallsextenzität der Rötelmauspopulation im Jahr 1976 die Maxima wohl wegen der kleineren Fangintervalle und der hier vornehmlich jüngeren Tiere mit kleineren Zysten schon zwei Monate nach den Infektionsmaxima aus dem Winter 1975/76 beobachtet. Für das Infektionsmaximum im November 1975 konnte das Befallsextenzitätsmaximum bereits im Jänner 1976 und für das Infektionsmaximum im Februar 1976 das entsprechende Befallsextenzitätsmaximum bereits im April 1976 gefunden werden. Nach unserer Theorie müßte jedoch noch ein drittes Infektionsmaximum vorhanden sein, da in den Befallsextenzitäten der verschiedenen Jahre meist drei Maxima auftraten. Dieses dritte Maximum im Juli 1976 ist aber nur sehr schwach ausgebildet, so daß auch die Maxima in der Infektionsextenzität und -intensität ebenfalls ungenügend darstellbar waren.

Trotz der Kenntnis des Entwicklungszyklus von *F. glareoli* durch ROMMEL & KRAMPITZ 1975 und nachfolgender Arbeiten dieses Autorenteams sind wir nicht in der Lage, für die Entstehung dieser Infektionsschübe völlig ausreichende Erklärungen zu bieten. Neben den Hinweisen auf den Zusammenhang zwischen der Populationsdynamik des Wirtes und des Parasiten sowie den Einfluß des Fortpflanzungsverhaltens der Rötelmäuse bieten sich noch Hypothesen über das unterschiedliche Zugverhalten und die Jagdgewohnheiten des Mäusebussards an (unveröff.).

Bei der Betrachtung der Befallsextenzität der beiden Geschlechter der Rötelmauspopulation stellt man fest, daß ein etwa gleich hoher Parasitierungsgrad für Männchen und Weibchen vorliegt. Es konnte trotz der größeren Raumaktivität der Rötelmaus-Männchen, wie sie deutlich in den Murauen bei Graz zutage trat (zwei Drittel aller gefangenen Rötelmäuse waren Männchen), keine geschlechtsspezifische Bevorzugung der Rötelmäuse in der Parasitierung mit *F. glareoli* bewiesen werden.

An beiden Untersuchungsstellen haben wir Rötelmäuse mit Doppelinfektionen

von *F. glareoli* und *T. gondii* beobachtet. In Frankfurt-Schwanheim waren 53,6% der Rötelmäuse mit beiden Parasiten infiziert, wenn man den SFT als spezifisch für *T. gondii* wertet. In den Murauen bei Graz erwiesen sich nur 1,3% der Rötelmäuse als doppelinfiziert. Dieser geringe Prozentsatz könnte in diesem Falle daher rühren, daß hier nur morphologische Nachweise erfolgten und keine serologischen Untersuchungen vorgenommen werden konnten. Latente Infektionen, wie sie mittels SFT in Frankfurt-Schwanheim für *T. gondii* erhoben wurden, entzogen sich aus diesem Grunde in den Murauen bei Graz einer Erfassung. Nach unseren Ergebnissen sind wir der Meinung, daß eine derartige Doppelinfektion die Lebenserwartung einer Rötelmaus, besonders in fortgeschrittenem Alter, erheblich herabsetzt. Dieser Befund wurde durch unsere experimentelle Prüfung erhärtet. Außerdem haben MEINGASSNER & BURTSCHER 1977 bei zwei in Gefangenschaft gestorbenen Chinchillas (*Ch. laniger*) eine Doppelinfektion von *F. glareoli* und *T. gondii* im Gehirn beschrieben. Sie gaben als Todesursache eine durch die Zysten von *T. gondii* hervorgerufene, herdförmige, nekrotisierende Meningoencephalitis an. In der Umgebung der *Frenkelia*-Zysten ließen sich aber keine Wirtsgewebereaktionen nachweisen. PELSTER & PIEKARSKI 1978 konnten zeigen, daß eine latente *Toxoplasma*-Infektion einen Einfluß auf nachfolgende Infektionen mit *Plasmodium berghei* bei der weißen Maus (*Mus musculus*, Stamm NMRI) ausüben. Kurzfristige, latente *Toxoplasma*-Infektionen verhindern ein Ansteigen der Parasitaemie von *P. berghei* im Peripherblut. Die Primärinfektion stellt hier anscheinend einen gewissen Immunschutz für die Sekundärinfektion dar. Trotz der geringeren systematischen Verwandtschaft zwischen einem Hämosporid und einem gehirnzystenbildenden Coccid trat in diesem Falle ein Immunschutz auf, während die näher miteinander verwandten Organismen *Frenkelia* und *Toxoplasma* einander in der ungünstigen Wirkung für den Zwischenwirt zu steigern scheinen. Damit könnte die Seltenheit einer akuten Doppelinfektion mit diesen beiden Parasiten in der Natur zu erklären sein (Murauen bei Graz: 1,3%).

In diesem Zusammenhang trat noch ein weiteres Phänomen auf. Die Befallsextenstität von *Toxoplasma* und *Frenkelia* bei der Rötelmaus zu gleichen Untersuchungszeitpunkten verhalten sich gegenläufig. Dies ist vor allem in der Abb. 5 bei der Rötelmauspopulation aus Frankfurt-Schwanheim deutlich erkennbar. Steigt die Befallsextenstität des einen Parasiten, so sinkt diejenige des anderen und umgekehrt. Ähnlich, aber weniger deutlich, ist dieser Vorgang in den Murauen südlich von Graz ausgeprägt. Uns erscheint hier ein Wechselspiel letaler und immunisierender Faktoren vorzuliegen. Obwohl von vielen Autoren die letzten Endes erstaunliche Meinung vertreten wird, daß ein massiver Befall des Gehirns mit *F. glareoli* von der betroffenen Rötelmaus anscheinend toleriert werden kann, sind immerhin schon ernstzunehmende Hinweise auf eine pathogene Wirkung der Zysten von *F. glareoli* vorhanden (KEPKA & KRAMPITZ 1969, FOUQUET & SCHOLTYSECK 1972). Bei unseren Untersuchungen des Befalls verschiedener Rötelmauspopulationen glauben wir jedoch, Folgeerscheinungen dieser Parasitose nachgewiesen zu haben. So stellten wir fest, daß befallene und über 500 Tage alte Rötelmäuse eine geringere Lebenserwartung haben als gleich alte Tiere, die nicht infiziert sind. Auch konnten wir zeigen, daß die Befallsextenstität bis zu einem Alter von 400 bis 500 Tagen stetig ansteigt, im Alter von über 500 Tagen jedoch absinkt. Auch ergaben sich Hinweise darauf, daß Rötelmäuse, welche bis zu einem Alter von 455 Tagen noch nie infiziert worden waren, eine Infektion von diesem Zeitpunkt an anscheinend nicht mehr zu überwinden in der Lage sind. Diese Befunde konnten sowohl an den Untersuchungsorten Frankfurt-Schwanheim als auch in den Murauen bei Graz übereinstimmend erhoben werden. Wir sind der Meinung, daß eine Infektion mit *F. glareoli* sehr wohl eine pathogene Wirkung auf den Zwischenwirt ausübt, wenngleich nicht im selben Ausmaß wie eine akute Infektion mit *T. gondii*.

## Literatur

- BELL J. F., ELLISON W. L. & GLESNE L. 1964. Detection of *Toxoplasma microti* in living voles. – *Experimental Parasitol.*, 15:335–339.
- BIOCCA E. 1968. Class Toxoplasmata: critical review and proposal of the new name *Frenkelia* gen. nov. for M-Organism. – *Parasitologia*, 10:89–98.
- DOBY J. M., JEANNE A. & RAULT B. 1965. Systematical research of Toxoplasmosis in the brain of small mammals by a histological method. – *Ceskoslov. Parasitologie*, 12:133–144.
- ENEMAR A. 1963. Studies on a parasite resembling *Toxoplasma* in the brain of the Bank-vole, *Clethrionomys glareolus*. – *Arkiv Zool.*, 15:381–392.
- ERHARDOVA B. 1955. Nachweis toxoplasmaähnlicher Parasiten bei der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus*. – *Folia Biologica*, 1, 6:381–383.
- FINDLAY G. M. & MIDDLETON A. D. 1934. Epidemic disease among vole (*Microtus*) with special reference to *Toxoplasma*. – *J. Animal Ecol.*, 3:150–160.
- FOUQUET H. & SCHOLTYSECK E. 1972. Sekundärserscheinungen als Folge der Infektion durch *Frenkelia* spec. bei Rötelmäusen (*Clethrionomys glareolus*). – *Z. Parasitenkunde.*, 39:59.
- FRENKEL J. K. 1956. Pathogenesis of Toxoplasmosis and of infections with organisms resembling *Toxoplasma*. – *Ann. New York Akad. Sci.*, 64, 2:215–251.
- JIROVEC O., CERNA Z., LUDVIK J. & SEBEK Z. 1961. Neue Befunde an s.g. M-Organismus im Gehirn verschiedener Nagetiere. – *Progress in Protozool.*, Proceedings of the First Int. Conference on Protozool., Prague, 22.–31. August 1961:384–385.
- 1967. Neuroinfektionen durch parasitische Protozoen. – *Schweizer Archiv f. Tierheilkde.*, 109:497–508.
- KALYAKIN V. N., KAVALEVSKY J. V. & NIKITINA N. A. 1973. Some epizootological characteristics of *Toxoplasma glareoli* (ERHARDOVA 1955) infection in redbacked voles (*Clethrionomys*). – *Folia Parasitologica*, 20:119–129.
- KEPKA O. 1969. *Toxoplasma gondii* in der europäischen Rötelmaus. – *Naturwiss.*, 7:378.
- & KRAMPITZ H. E. 1969. Zur Kenntnis des sog. M-Organismus (Sporozoa). – *Zool. Anz.*, Suppl. 33:622–627.
- & SCHOLTYSECK E. 1970. Weitere Untersuchungen der Feinstruktur von *Frenkelia* spec. (= M-Organismus, Sporozoa). *Protistologica*, VI, 3:249–266.
- KRAMPITZ H. E., ROMMEL M., GEISEL O., & KAISER E. 1976. Beiträge zum Lebenszyklus der Frenkelien II. Die ungeschlechtliche Entwicklung von *Frenkelia clethrionomyobuteonis* in der Rötelmaus. – *Z. Parasitenkunde.*, 51:7–14.
- & ROMMEL M. 1977. Experimentelle Untersuchungen über das Wirtsspektrum der Frenkelien der Erdmaus. – *Berl. Münch. Tierärztl. Wschr.*, 90:17–19.
- LEVINE N. D. 1973. Introduction, history and taxonomy. In: HAMMOND D. M. & LONG P. L. *The Coccidia Eimeria, Isospora, Toxoplasma, and related genera*. 1–22. – University Park Press, Baltimore and Butterworth & Co. (Publishers) Ltd., London.
- LUDVIK J. 1963. Electron microscopic study of some parasitic Protozoa. – *Progress in Protozool.*, Proceedings of the First Int. Conference on Protozool., Prague, 22.–31. August 1961:387–392.
- MAZAK V., 1963. Notes to the dentition in *Clethrionomys glareolus* SCHREBER, 1780 in the course of postnatal life. – *Säugetierkundliche Mitt.*, BLV-München, 13, 11, 1:1–11.
- MEINGASSER J. G. & BURTSCHER H. 1977. Doppelinfektion des Gehirns mit *Frenkelia* species und *Toxoplasma gondii* bei *Chinchilla laniger*. – *Vet. Pathol.*, 14:146–153.



- PELSTER B. & PIEKARSKI G. 1978. Einfluß einer latenten *Toxoplasma*-Infektion auf den Verlauf der *Plasmodium-berghei*-Infektion der Maus. – Zbl. Bakteriol., I. Abt. Referate, 257:10–11.
- PIEKARSKI G., ZIPPELIUS H. – M. & WITTING P.-A. 1978. Auswirkungen einer latenten *Toxoplasma*-Infektion auf das Lernvermögen von weißen Laboratoriumsratten und -mäusen. – Z. Parasitenkde., 57:1–15.
- ROMMEL M. 1978. Vergleichende Darstellung der Entwicklungsbiologie der Gattungen *Sarcocystis*, *Frenkelia*, *Cystoisospora*, *Hammondia*, *Toxoplasma* und *Besnoitia*. – Z. Parasitenkde., 57:269–283.
- & KRAMPITZ H. E. 1975. Beiträge zum Lebenszyklus der Frenkelien I. Die Identität von *Isospora buteonis* aus dem Mäusebussard mit einer Frenkelienart (*Frenkelia clethrionomyobuteonis* spec. nov.) aus der Rötelmaus. – Berl. Münch. Tierärztl. Wschr., 88:338–340.
  - 1978. Weitere Untersuchungen über das Zwischenwirtsspektrum und den Entwicklungszyklus von *Frenkelia microti* aus der Erdmaus. – Zbl. Vet. Med., 25:273–281.
  - & GEISEL O. 1977. Beiträge zum Lebenszyklus der Frenkelien III. Die sexuelle Entwicklung von *F. clethrionomyobuteonis* im Mäusebussard. – Z. Parasitenkde., 51:139–146.
  - GÖBEL E., GEISEL O. & KAISER E. 1976. Untersuchungen über den Lebenszyklus von *Frenkelia clethrionomyobuteonis*. – Tagungsber. Deutsch. Ges. Parasitol., 7. Tagung, 31. 3.–3. 4. 1976:39.
- SCHWERDTFEGER F. 1975. Lehrbuch: Ökologie der Tiere, Synökologie. – Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin, 1975:247 ff.
- SEBEK Z. & TADROS W. A. 1970. Lebenszyklus der *Frenkelia* (M-Organismus). – Trans. II. Intern. Congr. Parasitol., Sect IIp. 1:310.
- SKOFITSCH G. 1977. Ökologische Untersuchungen und Versuche zur Aufklärung des Entwicklungszyklus der Gattung *Frenkelia* (Sporozoa: Coccidia) aus dem Gehirn der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*). – Diss. Univ. Graz.

Anschrift der Verfasser: Univ.-Prof. Dr. Otto KEPKA, Dr. Gerhard SKOFITSCH, beide: Abteilung für Parasitologie am Zoologischen Institut der Universität Graz, Universitätsplatz 2, A-8010 GRAZ.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark](#)

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: [109](#)

Autor(en)/Author(s): Kepka Otto, Skofitsch Gerhard

Artikel/Article: [Zur Epidemiologie von Frenkelia \(Apicomplexa, Protozoa\) der mitteleuropäischen Waldrötelmaus \(Clethrionomys glareolus\). 283-307](#)