

Zecken und zeckenübertragene Pathogene in Baden-Württemberg – Ökologie und Epidemiologie

TREVOR N. PETNEY, MIRIAM PFÄFFLE, JASMIN SKUBALLA, HORST TARASCHEWSKI*

Kurzfassung

Zecken sind die wichtigsten Überträger human- und veterinärmedizinisch relevanter Krankheitserreger in Europa. Es gibt seit einiger Zeit Indizien dafür, dass die Verbreitung und die Populationsdichte einiger medizinisch und ökonomisch wichtiger Zeckenspezies in Mitteleuropa zunehmen. Die Gründe dieses Wandels werden kontrovers diskutiert. Sie beruhen offenbar auf Faktoren wie dem Klimawandel und der geänderten Landschaftsnutzung sowie auf menschlichen Verhaltensänderungen. Von Studien aus Nordamerika ist jedoch bekannt, dass die Populationen der Wirbeltier-**Wirt** eine große Rolle in der Dynamik der Zecken und der zeckenübertragenen Krankheiten spielen, d.h., dass das Pathogen-Zecke-Wirt-System als Einheit betrachtet werden muss. Auch in Europa scheint es dementsprechend nicht möglich zu sein, ohne Informationen, insbesondere über Nagetiere, Veränderungen in der Häufigkeit und der Ausbreitung von Zecken und zeckenübertragenen Krankheiten des Menschen darzustellen. Gleiches gilt für die Entwicklung und die Einführung effektiver Präventions- und Kontrollstrategien. Obwohl in den letzten Jahrzehnten sehr viel über Zecken in Europa publiziert wurde, gibt es bislang keine gut konzipierte Langzeitstudie, in der die Beziehung zwischen der Populationsdynamik der Wirbeltier-Wirt von Zecken, den Zecken selbst und den von ihnen übertragenen **Pathogenen** zufriedenstellend dokumentiert wird. In diesem Beitrag wird aufgezeigt, welche grundlegenden Informationen zum Verständnis der Ökologie der in Mitteleuropa vorkommenden Zecken, ihrer Wirt und der von ihnen übertragenen Pathogene fehlen.

Abstract

Ticks and ticks-transmitted pathogens in Baden-Württemberg – ecology and epidemiology

Ticks are the most important vectors of human and animal disease in Europe. There is considerable evidence to show that the distribution and density of tick populations is increasing for a number of medically and economically important species. The reasons for these changes remain controversial and include global climate change and changing land-use and human behaviour patterns. North American studies indicate that

the population dynamics of the vertebrate hosts play a major role in the dynamics of the tick populations and the pathogens which the ticks transmit. Thus the host-tick-pathogen system must be considered holistically. This is also the case in Europe, where information on, in particular, the rodent hosts is necessary to understand changes in the abundance or distribution of ticks and the diseases which they transmit. This is true for the development and introduction of prevention and control strategies. Although a great deal has been published on the ticks of Europe and the diseases which they transmit, there has been no well designed, long-term study to determine the relationship between the ecological dynamics of the vertebrate hosts of the ticks, the ticks themselves and the pathogens which they transmit. Here we provide basic information on the ecology of Central European ticks, their hosts and pathogens.

Autoren

Dr. TREVOR NEIL PETNEY, Dr. MIRIAM PFÄFFLE, Dr. JASMIN SKUBALLA, Prof. Dr. HORST TARASCHEWSKI, Abteilung Ökologie und Parasitologie, Karlsruhe Institut für Technologie, Kornblumenstr. 13, 76131 Karlsruhe, Tel.: 0721-608-43913, Fax: 0721-608-47655, E-Mail: trevor.petney@kit.edu.

Inhaltsverzeichnis

Kurzfassung	55
Abstract	55
1 Einführung	56
2 Grundlagen	58
2.1 Biologie der Zecken	58
2.2 Epidemiologie von zecken- übertragenen Pathogenen	60
3 Pathogen-Zecken-Wirt-Systeme	62
3.1 Ökologie der Pathogene	62
3.1.1 Übertragungsdynamiken	63
3.1.2 Klimatische und landschaftliche Veränderungen	64
3.2 Interaktion zwischen Pathogen und Zecke	64
3.3 Ökologie der medizinisch wichtigen Zecken in Deutschland	65
3.3.1 Überleben und Entwicklung abseits des Wirtes	65
3.3.2 Verbreitung	65

* gefördert über BWLUS <http://www.um.baden-wuerttemberg.de/servlet/is/102638>

** fett gedruckte Begriffe vgl. Glossar auf S. 98

3.3.3 Natürliche Bewegungen und Wirtsfindung	68
3.3.4 Populationsdynamik	69
3.3.5 Interspezifische Interaktionen	70
3.3.6 Modelle zur Zeckenverteilung in der Landschaft	70
3.4 Zecken-Wirt-Interaktionen	71
3.4.1 Wirtswahl	71
3.4.2 Wirtsfindung	71
3.4.3 Wirts-Immunität	72
3.4.4 Immunsuppression	72
3.4.5 Mortalität und Morbidität bei den Wirten	73
3.5 Ökologie der Wirte	73
3.6 Pathogen-Zecken-Wirt-Interaktionen	76
3.7 Bezug zum Menschen	78
3.7.1 Wichtige humanpathogene zeckenübertragene Krankheiten in Baden-Württemberg	78
3.7.2 Haustierbesitzer (Hunde, Tauben)	82
3.7.3 Weitere Gefährdungen	82
3.7.4 Vorsichtsmaßnahmen	83
3.7.5 Repellents	83
4 Bekämpfung von Zecken und zeckenübertragende Krankheiten	84
5 Fazit	86
Danksagung	87
Literatur	87
Glossar	98

1 Einführung

In den letzten Jahren hat sich die Zahl der bekannten zeckenübertragenen Pathogene bemerkenswert erhöht. Zecken sind damit die wichtigsten **Vektoren**, also Überträger, von Tierkrankheiten sowie die zweitwichtigsten Vektoren humanmedizinisch relevanter Erkrankungen weltweit. Allein in Deutschland wurden zwischen 1990 und 2004 mindestens acht humanpathogene oder potenziell humanrelevante Erreger aus den Bakteriengattungen *Borrelia*, *Rickettsia* und *Anaplasma* nachgewiesen (SÜSS & SCHRADER 2004, SÜSS et al. 2004). Die in Baden-Württemberg bekannten oder möglicherweise präsenten Krankheitserreger sind in Tabelle 1 aufgelistet. Einige erst kürzlich entdeckte, aber offenbar weitverbreitete Arten, wie beispielsweise die von der Auwaldzecke *Dermacentor reticulatus* übertragene ***Candidatus Rickettsia kotlanii*** (*Rickettsia* RpA4, SRETER-LANCZ et al. 2006) wurden bislang ökologisch und epidemiologisch kaum untersucht. Und was über Jahre als *Borrelia*

burgdorferi sensu lato (s.l.) bezeichnet wurde, entpuppt sich neuerdings als aus mindestens fünf separaten **Genospezies** zusammengesetzte Artengruppe. Allein in Deutschland schätzt man die Zahl der jährlichen Neuerkrankungen an Borreliosen beim Menschen auf 60.000-100.000 (FISCHER & SIEGMUND 2007). Daten aus einigen deutschen Bundesländern weisen auf ein stetiges Anwachsen der Durchseuchung hin (TALASKA 2002, KAMPEN et al. 2004).

Obwohl Borreliose im Anfangsstadium gut zu behandeln ist, kann sie in späteren Krankheitsstadien zu entzündlichen Herz- (**Karditis**) und Gelenkerkrankungen (Arthritis) sowie Nervenkrankungen (Neuroborreliose) führen (HENGGE et al. 2003). Die Kosten, die durch *Borrelia burgdorferi*-s.l.-Infektionen entstehen, variieren. Schnelle Diagnosen umfassen für gewöhnlich einen Besuch beim Hausarzt, einen Bluttest und, bei einem positiven Befund, eine Antibiotika-Therapie. Die Behandlung disseminierter Borreliose-Fälle (Fälle, in denen der Erreger im Körper bereits gestreut hat), wird dagegen erheblich teurer (TALASKA 2002; HENNINGSON et al. 2010; MÜLLER et al. 2012). MÜLLER et al. (2012) schätzten die jährlichen Gesamtkosten für die Diagnose von *Borrelia*-Infektionen in Deutschland auf über 51 Millionen Euro. Zeckenübertragene Krankheiten stellen demnach eine signifikante ökonomische Belastung für die Allgemeinheit dar.

POGGENSEE et al. (2008) veröffentlichten einen Bericht über Lyme-Borreliose: „Forschungsbedarf und Forschungsansätze.“ Ihre Untersuchungsempfehlungen beinhalten zahlreiche diagnostische, immunologische, epidemiologische, klinische und ökologische Aspekte. Die Autoren ließen jedoch einen wichtigen Punkt außer Acht, der mit der Wahrscheinlichkeit von menschlichen Infektionen mit *Borrelia burgdorferi* s.l. und anderen Pathogenen zusammenhängt: die Einwirkung der Dynamik der Wirtstierpopulationen. Anhand von Daten aus Europa und Nordamerika wird aber immer deutlicher, dass Zecken und die von ihnen übertragenen Pathogene nicht als voneinander unabhängige Probleme betrachtet werden können. Eher stellen sie ein komplexes System von Interaktionen dar, mit welchem der Wirt eng verknüpft ist. Um die Epidemiologie von zeckenübertragenen Krankheiten zu verstehen, müssen alle Ebenen dieses komplexen Systems untersucht und die Ergebnisse ganzheitlich betrachtet werden.

Unser Ziel ist eine kritische Analyse des gegenwärtigen Wissensstands zur Epidemiologie und

Tabelle 1. In Baden-Württemberg nachgewiesene Krankheitserreger, die von Zecken der Familie **Ixodidae** übertragen werden können (verändert nach FAULDE & HOFFMANN 2001).

Vektor: Überträger;

sensu lato: im weiteren Sinne; sensu stricto: im engeren Sinne;

Arthriden: Gelenkentzündungen; Lochien: „Wochenfluss“, Wundsekretion nach Geburt; Myalgien: Muskelschmerzen;

Myokard: Herzmuskulatur; Pneumonie: Lungenentzündung; ZNS: Zentralnervensystem

Pathogen	Vektor	Reservoirwirt	Pathogenität	Quelle
Eyach-Virus (Coltivirusidae)	<i>Ixodes ricinus</i>	Möglicherweise Nager, Hasen- artige	Fieber	FAULDE & HOFFMANN 2001, HASSLER et al. 2003, MAIER et al. 2003
FSME-Virus (Flaviviridae) Frühsommer- Meningoenzepha- litis (FSME)	<i>Dermacentor</i> spp., <i>Ixodes</i> spp.	Nager, Insekten- fresser	Fieberhafte Erkan- kungen, Meningitis, Enzephalitis, Myelitis	SCHRADER & SÜSS 1999, SÜSS et al. 1999, OEHME et al. 2002, MAIER et al. 2003, ALPERS et al. 2004, SÜSS et al. 2004
Tettang-Virus (Iridoviridae)	<i>Ixodes ricinus</i>	Nager, Insekten- fresser	Ähnlich einer FSME- Erkrankung	FAULDE & HOFFMANN 2001, MAIER et al. 2003
<i>Anaplasma phago- cytophilum</i>	<i>Ixodes ricinus</i>	Wild, Nager, Pferde, Hunde, Rinder, Schafe	Granulozytäre Ana- plasmose, fieberige Erkrankung beim Menschen und Tieren	BAUMGARTEN et al. 1999, OEHME et al. 2002, HARTELT et al. 2004, LEONHARD 2005, SKUBALLA et al. 2010
<i>Borrelia burgdorferi</i> sensu lato	<i>Ixodes</i> spp.	Haustiere (Hunde, Katzen), Nutztiere (Pferde), Wildtiere (Nager, Vögel)	Multisystem-Er- krankung, vielfältige unspezifische Sym- ptome Erythema migrans (lokale Hautinfektion) meist ZNS, Gelenke oder Myokard be- troffen	FAULDE & HOFFMANN 2001, BAUMGARTEN et al. 1999; OEHME et al. 2002, LEONHARD 2005, FINGERLE et al. 2008
<i>Borrelia burgdorferi</i> sensu stricto	<i>Ixodes</i> spp.	Haustiere (Hunde, Katzen), Nutztiere (Pferde), Wildtiere (Nager, Vögel)	s.o.	OEHME et al. 2002, ALPERS et al. 2004, LEONHARD 2005
<i>Borrelia afzelii</i>	<i>Ixodes</i> spp.	Haustiere (Hunde, Katzen), Nutztiere (Pferde), Wildtiere (Nager, Igel, Vögel)	s.o., <i>B. afzelii</i> oft mit Erythema migrans und Arthriden verbun- den	WILSKE et al. 1996, HUMAIR et al. 1999, OEHME et al. 2002, ALPERS et al. 2004, LEONHARD 2005, SKUBALLA et al. 2007
<i>Borrelia garinii</i>	<i>Ixodes</i> spp.	Nager, OspA Typ 4, Damwild, Vögel OspA Typ 3, 5 – 8	s.o., oft mit Neurobor- reliose verbunden	WILSKE et al. 1996, HUEGLI et al. 2002, OEHME et al. 2002, ALPERS et al. 2004, LEON- HARD 2005, SKUBALLA et al. 2007, FINGERLE et al. 2008
<i>Borrelia spielmanii</i>	<i>Ixodes</i> spp.	<i>Eliomys querci- nus</i> , <i>Erinaceus europaeus</i> , <i>Muscardinus avel- lanarius</i>	s.o., bisher nur aus Erythema migrans isoliert	LEONHARD 2005, RICHTER et al. 2006, SKUBALLA et al. 2007, FINGERLE et al. 2008
<i>Borrelia valaisiana</i>	<i>Ixodes</i> spp.	Vögel	s.o.	OEHME et al. 2002, LEONHARD 2005

Pathogen	Vektor	Reservoirwirt	Pathogenität	Quelle
<i>Coxiella burnetii</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>Dermacentor reticulatus</i> , <i>Haemaphysalis punctata</i> , <i>Ixodes ricinus</i> , <i>Rhipicephalus sanguineus</i>	Wiederkäuer, Säuger, Vögel	Q-Fieber, Fieber, Myalgien, oft atypische Pneumonie, Fertilitätsstörungen, Abort bei Wiederkäuern (Infektion über Zeckenkot oder Lochien)	KRAUSS & WEBER 1986, ALPERS et al. 2004, STING et al. 2004, MAIER et al. 2003, HARTELT et al. 2008a
<i>Francisella tularensis</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>Dermacentor reticulatus</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Nager, Hasen-artige	Tularämie (Hasenpest), Fieber, Myalgien Mortaliätsrate bei Menschen liegt bei 4 – 6 %	KRAUSS & WEBER 1986, FAULDE & HOFFMANN 2001, HIRSCH et al. 2001, MAIER et al. 2003
<i>Rickettsia helvetica</i>	<i>Ixodes ricinus</i>	Unbekannt	Unbekannt	HARTELT et al. 2004, 2008a, MAIER et al. 2003
<i>Rickettsia slovaca</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>Dermacentor reticulatus</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Nager, eventuell Hunde	Zeckenfleckfieber	MAIER et al. 2003, HARTELT et al. 2008a
<i>Babesia canis</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>Dermacentor reticulatus</i> , <i>Haemaphysalis punctata</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Hunde	Babesiose beim Hund, unbehandelt meist tödlicher Verlauf	MAIER et al. 2003, BARUTZKI et al. 2007, BEELITZ et al. 2008
<i>Babesia divergens</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>Haemaphysalis punctata</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Rinder	Babesiose bei immun-schwachen Menschen	HARTELT et al. 2004, MAIER et al. 2003, LEONHARD 2005
<i>Babesia microti</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>Haemaphysalis punctata</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Nager	Babesiose bei immun-schwachen Menschen	HARTELT et al. 2004, MAIER et al. 2003, LEONHARD 2005

Ökologie von Zecken und den von ihnen übertragenen Krankheiten in Deutschland, speziell in Baden-Württemberg: Was wissen wir sicher? Was wissen wir nicht? Gibt es offene Hypothesen und Fragen, die eine Überprüfung erfordern? Welche Maßnahmen sollten in der Zukunft umgesetzt werden, um die Bedrohung durch Zecken und zeckenübertragene Krankheiten für die menschliche Bevölkerung zu verringern?

Die verfügbaren Informationen stammen hauptsächlich aus Studien über die am besten bekannte und in Deutschland am weitesten verbreitete Spezies, den Gemeinen Holzbock (*Ixodes ricinus*). Zusätzlich wird die Literatur zu anderen in Deutschland medizinisch wichtigen Spezies, der Auwaldzecke *Dermacentor reticulatus*, der

Schafszecke *Dermacentor marginatus* und der Braunen Hundezecke *Rhipicephalus sanguineus*, soweit aussagekräftig, mit einbezogen. Eine komplette Liste der in Deutschland gemeldeten Zecken, inklusive ihrer Verbreitung, Habitatpräferenz, Wirtspräferenz sowie ihrer medizinischen und veterinärmedizinischen Bedeutung, wurde von PETNEY et al. (2012) veröffentlicht.

2 Grundlagen

2.1 Biologie der Zecken

Die in Deutschland vorkommenden Zecken lassen sich zwei Familien zuordnen, die sich recht deutlich voneinander unterscheiden: den Schild-

zecken (**Ixodidae**), die sich durch einen harten Rückenschild auszeichnen, das bei Männchen den gesamten Rücken, bei Larven, Nymphen und Weibchen nur einen Teil des Rückens bedeckt, und den Lederzecken (**Argasidae**), denen der harte Rückenschild fehlt. Dabei kommen in Deutschland 17 Arten von Schildzecken vor; acht davon wurden in Baden-Württemberg gefunden (PETNEY et al. 2012, Tab. 2). Von den Lederzecken existiert in Deutschland nur eine Spezies von humanmedizinischer Bedeutung, die Taubenzecke (*Argas reflexus*). Ihr Stich und der damit verbundene Speichelfluss können ernsthafte Irritationen und allergische Reaktionen bis hin zum anaphylaktischen Schock auslösen (BAUCH & LÜBBE 1990, DAUTEL et al. 1991). Sie ist auf dem Land eher selten, in Großstädten wie Stuttgart, Mannheim, Karlsruhe und anderen allerdings ein relativ häufiger Parasit von Stadtauben.

Alle in Deutschland bekannten Ixodidae-Arten haben einen dreiwirtigen Entwicklungszyklus (Abb. 1). Das Weibchen legt seine Eier auf dem Boden unter organischen Materialien ab. Die Anzahl der Eier hängt von der jeweiligen Spezies ab; ein Weibchen von *Ixodes ricinus* legt ca. 1.000-2.500 Eier (BALASHOV 1972), weibliche *Dermacentor reticulatus* zwischen 2.000 und 5.000 (ZÄHLER & GOTHE 1997). Abhängig von Tempera-

Tabelle 2. In Baden-Württemberg nachgewiesene Zecken (nach PETNEY et al., 2012)

Adulte: erwachsene, geschlechtsreife Tiere

Zeckenart	Hauptwirtsarten
Argasidae	
<i>Argas reflexus</i>	Tauben
<i>Argas vespertilionis</i>	Fledermäuse
Ixodidae	
<i>Dermacentor marginatus</i>	Adulte: Schafe Nymphen und Larven: Nager, Hasenartige
<i>Dermacentor reticulatus</i>	Adulte: Rehe, Rotwild Nymphen und Larven: Nager, Hasenartige
<i>Ixodes arboricola</i>	Vögel
<i>Ixodes canisuga</i>	Füchse und andere Karnivoren
<i>Ixodes hexagonus</i>	Igel
<i>Ixodes ricinus</i>	Generalist: Reptilien, Vögel, Säugetiere
<i>Ixodes trianguliceps</i>	Nager
<i>Rhipicephalus sanguineus</i>	Hunde

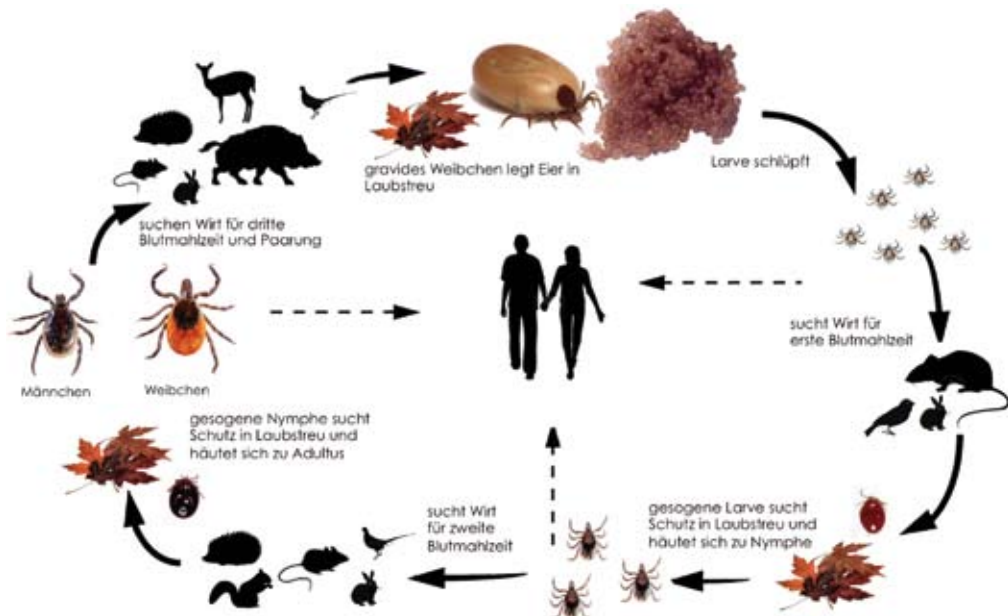


Abbildung 1. Entwicklungszyklus von *Ixodes ricinus*. Adultus: erwachsenes, geschlechtsreifes Tier; gravid: schwanger, trächtig bzw. legebereit. – Grafik: N. LITWIN.

tur und Luftfeuchtigkeit, die sich auf die Entwicklungsgeschwindigkeit auswirken, dauert es einige Wochen, bis die Larven schlüpfen (BALASHOV 1972, OLIVER 1989). Die Larve muss nun einen Wirt finden – normalerweise ein kleines Säugetier oder ein Vogel –, um Blut und andere Körpersäfte zu saugen, bis sie schließlich vollgesogen ist. Der Saugakt erstreckt sich über ca. 5-7 Tage, nach denen sich die vollgesogene Larve auf den Boden fallen lässt. Dort häutet sie sich innerhalb einiger Wochen zur Nymphe. Diese folgt demselben Schema wie die Larve, findet einen neuen Wirt, saugt sich voll, lässt sich abfallen und häutet sich zum adulten Männchen bzw. Weibchen (BALASHOV 1972, OLIVER 1989). Für das weitere Geschehen gibt es zwei Möglichkeiten. Die Männchen und Weibchen der Gattung *Ixodes* paaren sich in der Regel vor der Wirtsfindung; während Männchen nicht auf eine Blutmahlzeit angewiesen (OLIVER 1989) sind, ist diese dagegen bei Weibchen erforderlich, um die Eiproduktion und -ablage gewährleisten zu können. Bei anderen Gattungen, inklusive *Dermacentor* und *Rhipicephalus*, benötigen sowohl Männchen als auch Weibchen eine Blutmahlzeit (OLIVER 1989). Der gesamte Entwicklungszyklus kann innerhalb eines Jahres (z.B. *Dermacentor reticulatus*) abgeschlossen werden oder benötigt mehrere Jahre (z.B. *Ixodes ricinus*).

Unterschiedliche Zeckenarten zeigen unterschiedliche Wirtspräferenzen: *Ixodes ricinus* (Abb. 2) befällt Reptilien, Vögel und Säuger, wobei die Größe der Blutmahlzeit und somit der reproduktive Erfolg sowohl von der Wirtsart als auch vom Immunstatus des Wirtsindividuum abhängen (OLIVER 1989). *Ixodes hexagonus* ist dagegen in der Wahl der Wirte in allen Stadien spezialisiert und befällt hauptsächlich Igel und seltener Säuger der Familie Mustelidae (Marderartige). Eine noch engere Wirtspräferenz zeigt *Ixodes lividus*. Diese Art wurde bisher fast ausschließlich auf der Uferschwalbe *Riparia riparia* gefunden (ARTHUR 1963, NOSEK & SIXL 1972, PETNEY et al. 2012).

Zecken befinden sich nur zu einem kleinen Teil ihres Lebens auf dem jeweiligen Wirtstier. Die meiste Zeit, bis zu 99 %, verbringen sie damit, sich zum nächsten Stadium weiterzuentwickeln und auf Wirte zu warten (OLIVER 1989). Dies bedeutet, dass Entwicklung und Aktivität während dieser Zeit von lokalen Umweltbedingungen, also z.B. Temperatur und Luftfeuchtigkeit, abhängig sind (ESTRADA-PEÑA 2008). Bei Zeckenarten wie *Ixodes ricinus*, *Dermacentor marginatus* und



Abbildung 2. Männchen (oben) und Weibchen des Gemeinen Holzbocks *Ixodes ricinus*. – Foto: D. PAMLIN.

Dermacentor reticulatus (Abb. 3) bilden sowohl das Habitat in Wäldern und Graslandschaften als auch das **Mikrohabitat**, also biotische und abiotische Faktoren der direkten Umwelt, diese Umgebung. Bei *Ixodes hexagonus* und *Rhipicephalus sanguineus*, die stark an Wirtsnester bzw. in Mitteleuropa an menschliche Behausungen gebunden sind, steht mehr das **Mikroklima** im Vordergrund.

2.2 Epidemiologie von zeckenübertragenen Pathogenen

Unser Verständnis der Epidemiologie infektiöser Krankheiten ist in den letzten 25 Jahren in bedeutender Weise vorangekommen, was hauptsächlich den theoretischen Abhandlungen von ANDERSON und MAY zu verdanken ist (zusammengefasst in ANDERSON & MAY 1991). Typisch für zeckenübertragene Pathogene ist eine komplexe epidemiologische Dynamik, die von verschie-



Abbildung 3. Männchen und Weibchen der Gattung *Dermacentor*. – Foto: G. BOHNE.



Abbildung 4. Weibchen der nordamerikanischen Hirschzecke *Ixodes scapularis*. – Foto: J. GATHANY.

denen wirts- sowie vektorbedingten Parametern abhängt (ROSA et al. 2003, Tab 3). Dazu gehören die Populationsdichte der Zecken und deren Infektionsrate (Larven, Nymphen, Adultstadien), die Populationsdichte der Wirte und deren Infektionsrate, die Empfänglichkeit der wichtigsten Wirtsspezies und der Immunstatus der Wirtsindividuen.

Diese Parameter können dazu verwendet werden, mathematische Modelle der Dynamik von zeckenübertragenen Krankheiten zu entwickeln. Eines der Ziele solcher Modelle ist, die grundlegende Reproduktionsrate (R_0) – d.h. die Anzahl neuer Infektionen, die von einer einzigen Infektion ausgehen – zu berechnen. Dies ist ein Parameter, der Informationen darüber liefert, ob eine Krankheit sich ausbreitet ($R_0 > 1$), konstant verläuft ($R_0 = 1$) oder wieder verschwindet ($R_0 < 1$) (ANDERSON & MAY 1991). Was passiert mit R_0 , wenn die geeigneten Wirte z.B. durch günstige klimatische Bedingungen (mehr Nahrung) eine höhere Geburtenrate haben?

Eine in diesem Zusammenhang gut untersuchte Zecke ist *Ixodes scapularis* (Abb. 4). *Ixodes*

scapularis ist eine der häufigsten Zeckenarten in den östlichen USA und Kanada und eng mit der europäischen Zecke *Ixodes ricinus* verwandt. Sie fungiert als Vektor für *Borrelia burgdorferi sensu stricto* (s.s.), der wichtigsten humanpathogenen *Borrelia*-Art in Nordamerika (SPIELMAN et al. 1985). Außerdem ist sie eine der bestuntersuchten Zeckenarten weltweit, die viel Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat, seit sie als Lyme-Borreliose-Vektor bekannt wurde. Eine Arbeitsgruppe beschäftigt sich mit der Epidemiologie dieser Art, Wirte und *Borrelia burgdorferi* s.s. mit einbezogen, seit Mitte der 1990er-Jahre (OSTFELD et al. 1996, 2001, 2006).

Aus einer Studie von BROWNSTEIN et al. (2003) geht hervor, dass sich die Verbreitung von *Ixodes scapularis*, basierend auf Höchst-, Tiefst-, Durchschnittstemperaturen und Luftfeuchtigkeit, zu 95 % vorhersagen lässt. Allerdings kann dieses Modell nicht im großen Maßstab angewendet werden, da es zu wenig Gebiete gibt, über die ausreichend Informationen über die betreffenden Parameter vorhanden sind. Letztlich konnten die Autoren mithilfe existierender klimatischer Da-

Tabelle 3. Faktoren, welche die epidemiologischen Dynamiken von zeckenübertragenen Krankheiten beeinflussen (angelehnt an ROSA et al. 2003). Die beiden Spalten sind unabhängig voneinander.

Zecken (für jedes Entwicklungsstadium)	Wirt
– Dichte	Dichte geeigneter Wirte
– Totale Zeckendichte	Dichte infizierter Wirte
– Reproduktionsrate der Zecken	Dichte immuner Wirte
– Sterblichkeitsrate	Geburtenrate geeigneter Wirte
– Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens mit geeigneten Wirten	Sterblichkeitsrate geeigneter Wirte
– Abfallrate der Zecken	Sterblichkeitsrate infizierter Wirte
– Erfolg der Häutung	Sterblichkeitsrate immuner Wirte
– Wahrscheinlichkeit einer Infektion	Rate der Entstehung von Immunität
– Wahrscheinlichkeit der Übertragung des Pathogens von einem Zeckenstadium zum nächsten	Wahrscheinlichkeit der Infektion
– Wahrscheinlichkeit der Übertragung vom Muttertier auf die Larven	
– Aggregationsfaktor	

ten und Informationen über den Klimawandel das bestehende Modell erweitern und somit die Ausbreitung von *Ixodes scapularis* in nördlichere Gebiete, vor allem Kanada (unterstützt durch ein unabhängiges Modell von OGDEN et al. 2005) und die mittlere USA, sowie den Rückgang der Zecke im Südosten der USA vorhersagen (BROWNSTEIN et al. 2005). Dieses Modell kann aber nicht dazu verwendet werden, Prognosen über jährliche Veränderungen aufzustellen.

Unter geeigneten klimatischen Bedingungen scheint die lokale Verbreitung der Zecken von den vorhandenen Wirten abzuhängen. OSTFELD und Kollegen (OSTFELD et al. 1996, JONES et al. 1998, OSTFELD et al. 2001) zeigten, dass die Anzahl der Nymphen von *Ixodes scapularis* – dem **Entwicklungsstadium**, das am häufigsten Borrelien auf

den Menschen überträgt (TSAO et al. 2004) – in klimatisch normalen Jahren nicht direkt vom Klima abhängig ist, aber direkt von der Anzahl an Eicheln, die von lokalen Eichenpopulationen 1,75 Jahre vorher produziert wurden. Eicheln sind die Hauptnahrungsquelle von Nagern (hauptsächlich die Weißfußmaus *Peromyscus leucopus*), die bei einem großen Nahrungsangebot (**Mastjahr**) viele für Krankheitserreger **empfindliche** Nachkommen produzieren können (Abb. 5). Die hohe Populationsdichte empfindlicher Wirte erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass Zecken einen mit Borrelien infizierten Wirt finden. Dies wiederum erhöht die Dichte infizierter Zecken und damit die Wahrscheinlichkeit, dass Menschen ebenfalls angesteckt werden. In klimatisch extremen Jahren, beispielsweise in Dürrephasen, kann sich die Beziehung zwischen Eicheln und *Borrelia-burgdorferi*-Infektionsmustern verändern, da diese klimatischen Bedingungen die Überlebensrate von Wirten und Zecken senken (SCHAUBER et al. 2005).

3 Pathogen-Zecken-Wirt-Systeme

3.1 Ökologie der Pathogene

Es gibt eine große Anzahl an Viren, Bakterien (einschließlich **Rickettsien**) und Einzellern (Protozoa), die von Zecken übertragen werden. In Deutschland ist das durch Zecken übertragene Virus der Frühsommer-Meningoenzephalitis (FSME) das aus menschlicher Sicht wichtigste virale Pathogen (FAULDE & HOFFMANN 2001, SÜSS 2008). Es gibt daneben auch eine breite Spanne von bakteriellen zeckenübertragenen Pathogenen: *Borrelia afzelii*, *Borrelia burgdorferi* s.s., *Borrelia garinii*, *Borrelia spielmanii*, *Borrelia valaisiana*, *Coxiella burnetii*, *Francisella tularensis*, *Rickettsia slovaca* usw. (FAULDE & HOFFMANN 2001, SÜSS et al. 2004). Die Erreger des *Borrelia-burgdorferi*-s.l.-Komplexes sind bei Weitem die häufigsten und medizinisch wichtigsten vektorübertragenen Krankheitserreger in Deutschland (SÜSS et al. 2004). Protozoäre Pathogene, wie *Babesia divergens*, sind für die menschliche Gesundheit weniger signifikant; die meisten Infektionen kommen hier bei Patienten mit einer geschwächten Immunabwehr vor (HÄSELBARTH et al. 2007).

Wichtig ist, dass die epidemiologischen Zyklen dieser Pathogene, obwohl sie ähnlich erscheinen, wichtige Unterschiede z.B. in Wirt- und Vektorart (Tab. 1), Verbreitung und Prävalenz (erreginfizierter Anteil einer Population) aufzeigen.

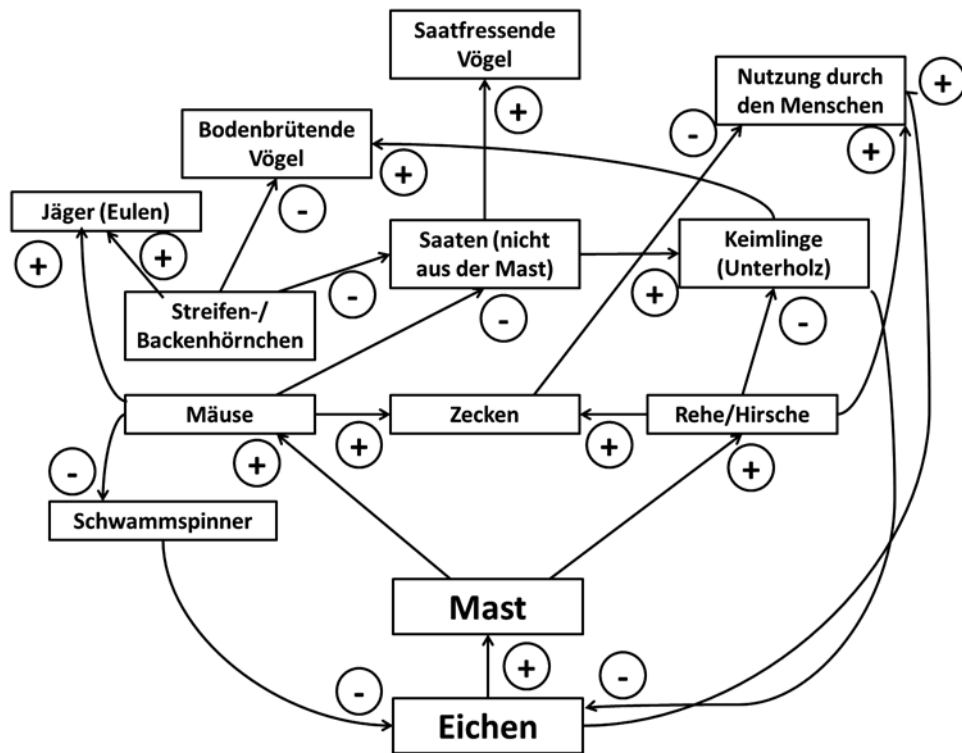


Abbildung 5. Das von OSTFELD et al. verwendete Modell zur Beziehung verschiedener Einflüsse in einem Eichenwald im Nordosten der USA. Ein Mastjahr führt zu einer erhöhten Anzahl von Zecken, was wiederum 1,75 Jahre später das Risiko des Menschen, mit Borrelien infiziert zu werden, erhöht (aus OSTFELD et al. 1996).

3.1.1 Übertragungsdynamiken

Alle Krankheiten, die hier besprochen werden, haben einen **indirekten** Wirt-Zecken-Entwicklungszyklus, d.h., eine **direkte Übertragung** von Wirt zu Wirt ist nicht möglich. All diese Krankheiten sind außerdem **Zoonosen**. Das bedeutet, dass sie natürlicherweise in Tierpopulationen vorkommen und der Mensch nicht ihren Hauptwirt darstellt.

Coxiella burnetii wird vom Menschen gewöhnlich beim Schlachten oder Scheren von Schafen als Tröpfcheninfektion eingeatmet, obwohl der **syntypische Zyklus** über Zecken als Vektoren läuft (MAURIN & RAOULT 1999). *Borrelia*-Arten sowie Rickettsien und FSME-Viren werden über die saugende Zecke durch den Speichel, der in den Wirt injiziert wird, auf ihn übertragen (NUTTALL et al. 2000). Der Speichel beinhaltet verschiedene Substanzen, die z.B. eine immunosuppressive

(Immunsystem hemmende) bzw. immunomodulierende (Immunsystem beeinflussende) Wirkung haben (WIKEL 1999). Sind die Wirtsart und das Wirtsindividuum für das Pathogen empfänglich, vermehrt sich dieses in ihm und kann von einer anderen Zecke während ihrer Blutmahlzeit wieder aufgenommen werden (LABUDA et al. 1997, NUTTALL et al. 2000). Selten, z.B. bei FSME und *Borrelia burgdorferi* s.l., geben infizierte weibliche Zecken die Infektion direkt an ihre Eier weiter und damit an die Larven, die aus ihnen schlüpfen (KURTENBACH et al. 1995, LINDQUIST & VAPALAHTI 2008). Sobald eine Zecke infiziert ist, trägt sie diese Infektion bei allen hier behandelten Erregern auch in ihrem nächsten Entwicklungsstadium.

Doppelinfektionen von Zecken mit zwei oder mehreren verschiedenen Erregern sind möglich. *Ixodes ricinus* z.B. kann mit einer *Borrelia* sp. und FSME oder *Anaplasma phagocytophilum*

gleichzeitig infiziert sein und all diese Pathogene potenziell auch übertragen, was beim Patienten oftmals diagnostische Probleme und einen schweren klinischen Verlauf verursacht (CINCO et al. 1997, LEUTENEGGER et al. 1999, SWANSON et al. 2006). Doppelinfektionen von *Ixodes ricinus* sind auch aus Baden-Württemberg bekannt, treten jedoch lediglich bei ca. 1 % der untersuchten Zecken auf (BAUMGARTEN et al. 1999, OEHME et al. 2002).

3.1.2 Klimatische und landschaftliche Veränderungen

Die Anzahl der Neuinfektionen des Menschen mit *Borrelia*-Spezies bzw. FSME wächst in Mittel- und Nordeuropa seit Mitte der 1980er-Jahre (RANDOLPH 2001). Daten aus Schweden zeigen, dass dies eng mit den monatlichen mittleren Temperaturen im Sommer, der Anzahl der Tage mit Temperaturen unter 0 °C im Winter und weniger eng mit dem monatlichen mittleren Niederschlag und den Sommertagen mit einer relativen Luftfeuchtigkeit von über 86 % korreliert (LINDGREN & GUSTAFSON 2001, BENNET et al. 2006).

2006 gab es einen Höchststand in der Anzahl von FSME-Fällen in einigen europäischen Ländern. Das Jahr 2006 hatte einen ungewöhnlich kalten Winter, gefolgt von einem der heißesten Sommer seit der Wetteraufzeichnung (RANDOLPH et al. 2008). Versuche, die steigende Anzahl der FSME-Krankheitsfälle dem globalen Klimawandel zuzuschreiben, schlugen statistisch jedoch fehl (SUMILO et al. 2007, RANDOLPH et al. 2008). Es schien viel mehr, dass menschliche Freizeitaktivitäten, wetterbezogen verstärkt im Freien, zu der erhöhten FSME-Häufigkeit geführt hatten (siehe auch RANDOLPH 2001). Andererseits deuten Zirkulationsmodelle, die die Daten von Krankheitsausbreitung und Klima verbinden, sogar an, dass FSME in Mitteleuropa graduell verschwinden wird und sich ein neues Zentrum der Krankheit in Skandinavien etabliert (RANDOLPH & ROGERS 2000). Generell fehlen allerdings Informationen über den Effekt des Klimas auf den natürlichen Wirt der Erreger oder die komplexe Interaktion zwischen Wirt, Zecke und Pathogen.

3.2 Interaktionen zwischen Pathogen und Zecke

In Baden-Württemberg ist das Spektrum der von *Ixodes ricinus* übertragenen Krankheiten mit fünf *Borrelia*-Arten, FSME, *Anaplasma phagocytophi-*

lum und weiteren, weniger häufig auftretenden Pathogenen sehr groß. Dies verkompliziert die epidemiologische Lage.

Erhebliche Unterschiede bestehen in der Prävalenz (im prozentualen Anteil) der einzelnen Pathogene in *Ixodes ricinus*, abhängig sowohl von der Jahreszeit und der geografischen Lage als auch von den unterschiedlichen Entwicklungsstadien der Zecke innerhalb desselben Gebiets und derselben Jahreszeit. In einer Studie über *Ixodes ricinus* in drei unterschiedlichen Habitaten im Siebengebirge bei Bonn konnten z.B. erheblich höhere Prävalenzen von *Borrelia burgdorferi* s.l. in feucht-warmen Eschen-, Ahorn- und Hainbuchenwäldern als im trockenen Kalk-Buchenwald festgestellt werden (KAMPEN et al. 2004). Interessanterweise hatte die Durchseuchung im Vergleich zu zehn Jahren zuvor zugenommen (KURTENBACH et al. 1995). Andere Untersuchungen haben gezeigt, dass die Prävalenzen von *Borrelia burgdorferi* s.l. und *Anaplasma phagocytophilum* in weiblichen *Ixodes ricinus* erheblich höher sein können als in Männchen oder in Nymphen und dass beachtliche regionale Unterschiede bestehen (GRZESZCZUK et al. 2002, CHMIELEWSKA-BADORA et al. 2007). Die Gründe für solche Unterschiede sind bisher unbekannt.

Obwohl *Ixodes ricinus* der wichtigste Vektor von zeckenübertragenen Krankheitserregern in Deutschland ist, sind verschiedene andere Arten ebenfalls von epidemiologischer Relevanz (SKUBALLA 2007, 2010). Viele dieser Arten sind relativ wirtsspezifisch und bauen epidemiologische Subzyklen auf, die den Menschen nur am Rande beeinflussen. *Ixodes uriae* z.B., eine Zecke mariner Vogelarten sowohl der kalten Breitengrade der nördlichen als auch südlichen Hemisphäre, überträgt *Borrelia garinii*. Aufgrund der engen Wirtspräferenz des Vektors scheint das Transmissionshabitat aber relativ abgeschlossen zu sein, und eine Übertragung des Bakteriums auf den Menschen wurde durch diese Zecke bisher nur sehr selten nachgewiesen (OLSEN et al. 1993, 1995, ESTRADA-PENA & JONGEJAN 1999, SMITH et al. 2006).

In Bezug auf die auf Wild parasitierenden Zecken und ihre Pathogene gibt es in Baden-Württemberg bislang zu wenige Informationen, um die epidemiologische Situation klar zu verstehen. Allerdings lassen Daten über die Igelzecke *Ixodes hexagonus* vermuten, dass sie neben *Ixodes ricinus* als sekundärer Vektor an epidemiologischen Zyklen von z.B. *Borrelia afzelii*, *Borrelia garinii*, *Borrelia spielmanii*, *Anaplasma phagocytophilum* und FSME beteiligt ist, auch wenn sie die

Erreger nur sehr selten direkt auf den Menschen überträgt, sondern im Reservoirwirt Igel für eine hohe Durchseuchung sorgt (SKUBALLA et al. 2007, 2010, 2012, SILAGHI et al. 2012). Auch *Dermacentor*-Arten scheinen an der Übertragung von FSME, *Rickettsia* spp. und *Coxiella burnetti* (im natürlichen Zyklus) als Vektoren von Bedeutung zu sein. Gleiches gilt für *Ixodes canisuga* (*Borrelia* spp.), die überwiegend Füchse befällt, aber ebenfalls auf Hunden gefunden werden kann, sowie *Ixodes trianguliceps* (*Borrelia* spp., *Anaplasma phagocytophilum*), die ein spezialisierter Nager-Parasit ist (GERN & HUMAIR 2002, BOWN et al. 2003, 2006, SÜSS et al. 2004). Diese Zyklen wurden kaum untersucht, eine Abschätzung ihrer epidemiologischen Signifikanz ist deshalb nicht möglich. Wahrscheinlich tragen die in diesem Abschnitt genannten Zeckenarten zu einer hohen Abundanz (Häufigkeit) der mit ihnen assoziierten Pathogene bei, während die Übertragung auf den Menschen dann durch Generalisten wie *Ixodes ricinus* erfolgt, ähnlich wie wir es für Igel und *Ixodes hexagonus* annehmen (PFÄFFLE et al. 2011).

3.3 Ökologie der medizinisch wichtigen Zecken in Deutschland

3.3.1 Überleben und Entwicklung abseits des Wirtes

Die medizinisch wichtigste Zeckenart in Deutschland (einschließlich Baden-Württemberg) ist *Ixodes ricinus*, gefolgt von den beiden *Dermacentor*-Arten (Tab. 1). Die vielen Publikationen, die Aspekte der Ökologie von *Ixodes ricinus* und den beiden *Dermacentor*-Arten behandeln, sind inhaltlich heterogen und in ihrer Qualität sehr unterschiedlich. Die meisten Daten stammen aus Freilanduntersuchungen, die selten länger als ein Jahr andauerten. Dabei behandeln die meisten Artikel *Ixodes ricinus* nur als einen Teil der Parasitenfauna des jeweiligen Wirts.

Die hervorgehobene Bedeutung von *Ixodes ricinus* beruht auf einer Vielzahl von Gründen. Die Art ist europaweit verbreitet und hat normalerweise eine höhere Populationsdichte als die anderen Zeckenarten. Sie ist weitestgehend wirtsunspezifisch und kann deshalb die meisten Vögel, Säuger und Reptilien einer Region als Wirt nutzen (PETNEY et al. 2012). Menschen werden oft befallen. Ein erfolgreiches Blutsaugen ist auch hier möglich, obwohl die Zecke von diesem Wirt in der Regel während der Blutmahlzeit getötet wird und somit nicht zur Eiablage kommt. Der Mensch

stellt für die Zecke also eine ökologische Falle dar (ESTRADA-PEÑA & JONGEJAN 1999). Am wichtigsten jedoch ist, dass *Ixodes ricinus* als Hauptvektor einer Vielzahl von Pathogenen dient (Tab. 1) (SÜSS & SCHRADER 2004, SÜSS et al. 2004).

Bei der südafrikanischen Zecke *Amblyomma hebraeum* konnte festgestellt werden, dass die Prozentzahl an Eiern, die schlüpfen, stark von Luftfeuchtigkeit (**Sättigungsdefizit**) und Temperatur abhängen (NORVAL 1977). Die Eier entwickeln sich am besten in einem bestimmten Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsbereich. Zu niedrige Temperaturen sowie zu hohe Sättigungsdefizite (und umgekehrt) reduzieren die Wahrscheinlichkeit eines erfolgreichen Schlüpfens der Eier oder schließen dies ganz aus (NEEDHAM & TEEL 1991). Vieles spricht dafür, dass dies für alle in dieser Hinsicht untersuchten Zecken ähnlich ist (NEEDHAM & TEEL 1991).

Nicht nur das Schlüpfen der Larven wird in hohem Maße durch die Parameter Temperatur und Luftfeuchtigkeit beeinflusst, sondern auch die Entwicklung der Larven, Nymphen und Adultstadien (NORVAL 1977, NEEDHAM & TEEL 1991). Die maximale Überlebensrate z.B. von adulten *Amblyomma hebraeum* wird bei einer Temperatur von 27–32 °C und einem Sättigungsdefizit von 7–12 mm Hg erreicht (NORVAL 1977). Die Entwicklungsrate für *Ixodes ricinus* nimmt mit steigenden Temperaturen bis zu einem Schwellenwert von 30 °C zu, während die Prä-Ovipositions-Periode (Zeit vor der Eiablage) und die Zeit, die die Eier bis zur Entwicklung der Larve benötigen, mit der Temperatur abnehmen (RANDOLPH et al. 2002). Bei Temperaturen über 30 °C ist das Überleben der Zecken reduziert. RANDOLPH et al. (2002) konnten zeigen, dass die Entwicklungsrate von der Larve zur Nymphe während der kalten Winterperiode null ist, mit steigender Temperatur zu einem Peak in der Mitte des Sommers ansteigt und mit fallenden Temperaturen im Herbst wieder abnimmt.

Diese Beispiele verdeutlichen, wie klimatische und mikroklimatische Faktoren die Entwicklungsrate und das Überleben von Zecken unter natürlichen Bedingungen beeinflussen. Ein besseres Verständnis dieser Faktoren innerhalb Baden-Württembergs ist notwendig, um die Überlebenswahrscheinlichkeit von Zecken abschätzen zu können.

3.3.2 Verbreitung

In Baden-Württemberg kommt *Ixodes ricinus* in sehr unterschiedlichen Habitaten wie zusam-

menhängenden Wäldern, Waldrändern, Vorstadtgärten und städtischen Grünanlagen vor. In allen Habitaten fungiert die Zecke potenziell als Überträger von humanpathogenen Erregern (MAIWALD et al. 1998, JUNTILA et al. 1999, MAETZEL et al. 2005, PETNEY et al. unveröffentlichte Daten).

Europaweit betrachtet ist das gesamte von *Ixodes ricinus* besiedelte Areal klimatisch nicht homogen. ESTRADA-PEÑA et al. (2006) klassifizieren für Europa neun klimatisch-ökologisch unterschiedliche Habitate, die von *Ixodes ricinus* besiedelt werden. Es scheint so, als ob sich diese Siedlungsgebiete der Zecke auch in Bezug auf die Dynamik und das Muster der Wirt-Zecken-Pathogen-Interaktionen voneinander unterscheiden (ESTRADA-PEÑA et al. 2006). Dies in einer breit angelegten Studie zu verifizieren, ist eine wichtige Aufgabe für die Zukunft.

Klimatische Bedingungen haben einen erheblichen Einfluss auf das Aktivitätsmuster aller Entwicklungsstadien von *Ixodes ricinus* (PERRET et al. 2004). Dennoch konnte eine Ausweitung des Areals von *Ixodes ricinus* (und damit gleichzeitig von FSME und Borreliose) in Richtung Norden sowie ein Vordringen in höhere Lagen festgestellt werden (LINDGREN et al. 2000; DANIEL et al. 2003). DAUTEL et al. (2008) nehmen außerdem an, dass der milde Winter von 2006/2007 für die fast ganzjährige Aktivität von *Ixodes ricinus* in Berlin verantwortlich war. Sollten solch milde Winter häufiger vorkommen – wie es von Klimamodellen vorausgesagt wird –, könnte die Periode der Gefährdung der menschlichen Bevölkerung durch zeckenübertragene Pathogene länger andauern. Nicht nur das jahreszeitliche Aktivitätsmuster von *Ixodes ricinus* wird sich zukünftig verändern; auch die Auwaldzecke *Dermacentor reticulatus* ist zurzeit dabei, ihr Verbreitungsgebiet nach Westen hin auszuweiten (DAUTEL et al. 2006, BULLOVA et al. 2009). Dies geht auch mit einer Erweiterung der Habitatpräferenz einher: Zusätzlich zu Bereichen entlang von Flußläufen in Europa, dem klassischen Habitat dieser Zecke, werden sogar trockenere Waldgebiete als Habitat angenommen (DAUTEL et al. 2006, BULLOVA et al. 2009).

RANDOLPH (2001) postuliert, dass die beobachtete Zunahme von FSME und von Borreliose in Mittel- und Nordeuropa sowie deren Rückgang in Südeuropa innerhalb der letzten zwei Jahrzehnte nur teilweise durch Klimaveränderungen verursacht wurde. Sie ist der Meinung, dass dieses Problem auch durch anthropogene Landschaftsveränderungen (z.B. **Habitatfragmentierung**), die das Wachstum und die Verdichtung

der Wirts- und der *Ixodes ricinus*-Population förderten, verstärkt wird. Das Beispiel zeigt, dass die bisher noch recht geringe Menge an Daten vielerlei Spekulationen zulässt.

Lokal betrachtet kann die Ausbreitung von Zecken und der von ihnen übertragenen Pathogene von einer Vielzahl von Faktoren beeinflusst werden. Wie zuvor aufgezeigt wurde, sind Temperatur und Luftfeuchtigkeit von besonderer Bedeutung, auch im mikroklimatischen Bereich. Das Mikroklima ist von verschiedenen biotischen und abiotischen Faktoren abhängig. Dazu zählen die Höhe der jeweiligen Vegetation (Schatten und vegetationsbedeckte Böden sorgen für niedrige Temperaturen, aber hohe Luftfeuchtigkeit) und der Bodentyp (Wasserspeicherfähigkeit und Bodenlückensystem als **interstitieller** Rückzugsraum für die Zecken) (MERLER et al. 1996, SCHWARZ et al. 2009). Diese Variablen sind wichtige Charakteristika der von Zecken besiedelten Habitate. Wirte haben gleichermaßen spezifische Ansprüche, die in die Habitatanalyse mit einbezogen werden müssen. Demnach sollte in Studien, welche die Verbreitung und die Populationsdynamik von Zecken behandeln, jeder Kleinlebensraum (Mikrohabitat: definiert durch Vegetation, Bodenbeschaffenheiten usw.) separat betrachtet werden.

In der bisher umfassendsten Studie über *Ixodes ricinus* verglich ESTRADA-PEÑA (2001) über den Zeitraum von drei Jahren die Abundanz und die Verteilung von Zecken in 18 verschiedenen Habitaten, die sich vorwiegend in Bezug auf den Vegetationstyp unterschieden. Dieses Monitoring fand in Spanien statt. Es zeigte sich, dass *Ixodes ricinus* nicht in offenen, grasbewachsenen Flächen und nicht in jungen Pinien-Monokulturen zu finden war, sondern Gebiete mit hohem Anteil an verbuschten Habitaten bevorzugte. Die stärkste Präferenz zeigte die Zecke für fragmentierte Wälder mit Eichen und vielen Randhabitaten (**Ökotonen**). Der Autor konnte zeigen, dass 50 % der Varianz in der Zeckenabundanz durch Temperatur und Vegetationscharakteristika des Habitats bedingt waren. Da sich aber sowohl die vorherrschenden Temperaturen als auch das Mikroklima essenziell zwischen Spanien und Deutschland unterscheiden, können die Befunde dieser wegweisenden Studie nicht auf Mitteleuropa übertragen werden.

Die Habitatfragmentation durch Straßen, Parkplätze und landschaftlich genutzte Wege scheint ebenfalls für die Verteilung von Zecken von großer Bedeutung zu sein (ESTRADA-PEÑA 2002).

Sollte dies zutreffen, nehmen wir an, dass *Ixodes ricinus*, die leicht durch Vögel transportiert werden kann, eine wesentlich gleichmäßigere Verteilung innerhalb der entsprechenden Habitate aufweisen wird als *Dermacentor reticulatus*, deren Verbreitung wegen des Fehlens von flugfähigen Wirten (Tab. 2) mehr auf abgegrenzte Habitate beschränkt sein wird.

Auch in Deutschland durchgeführte Untersuchungen belegen einen Zusammenhang zwischen freilebenden Zeckenstadien und Zeckenbefall bei Wirbeltieren auf der einen Seite und Faktoren des Habitats auf der anderen (KURTENBACH et al. 1995, KAMPEN et al. 2004). Es handelt sich dabei aber um lokal begrenzte Einzelbefunde, die jeweils auf eine Vegetationsperiode beschränkt bleiben. Daten aus einer Studie von SCHWARZ et al. (2009) aus dem Siebengebirge bei Bonn sind sehr interessant, da hier gezeigt wird, dass die Zeckendichte mit Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Bodenfeuchtigkeit und Vegetation korrelierte. Allerdings wurden lediglich fünf Habitate von Mai bis November eines Jahres untersucht und nur Vermutungen über Zeckenabundanz und Wirtsdichte aufgestellt.

Außer durch die Landschaftsnutzung und die mikroklimatischen Gegebenheiten in diesen Habitaten scheint das Verbreitungsmuster von *Ixodes ricinus* auch durch das Vorhandensein geeigneter Wirte bedingt zu sein. Welchen Anteil die Wirtspräsenz dabei tatsächlich hat, wurde bisher in Europa nicht in erforderlichem Maße untersucht. JUNTILA et al. (1999) zeigten jedoch, dass große Säuger nicht für ein beständiges Vorkommen von *Ixodes ricinus* in einem Lebensraum erforderlich sind. Kleinsäuger wie Mäuse (PERKINS et al. 2006) oder **Insektivoren** wie Igel (PFÄFFLE et al. 2009) reichen als Wirte aus. Die lokale Abwesenheit von Rehen, die nicht empfänglich für *Borrelia*-Infektionen sind und im Hinblick auf den Erreger somit als ökologische Falle fungieren, kann zu einer erhöhten Zahl von infizierten Zecken führen. *Ixodes ricinus* ist dann nämlich auf Nager angewiesen, die empfänglich für Infektionen und dadurch für die Pathogenübertragung von Bedeutung sind (PERKINS et al. 2006).

Eine hohe Dichte geeigneter Wirte wirkt sich förderlich auf die Populationsdichte von *Ixodes ricinus* und schließlich auf die Durchseuchung dieser Wirte und der Zecken mit *Borrelia* aus, wie sich anhand einer Studie von PFÄFFLE et al. (2009) zeigen ließ. 40 Igel wurden als experimentelle Population in einem ausgedehnten Vorstadtgarten über drei Jahre untersucht. Die Dichte dieser

Wirtspopulation überstieg die einer durchschnittlichen wilden Vorstadtgelgesellschaft um das ca. Fünf- bis Zehnfache. *Ixodes ricinus* baute unter diesen Bedingungen mit einer hohen Dichte nur einer Kleinsäugerspezies (andere Wirtsarten wurden nicht zugelassen) bereits im ersten Jahr sehr dichte Populationen auf. Die Abundanz dieser Zeckenart war etwa zehnmal höher als bei normaler Wirtsdichte. Die Igel waren auch mit der wirtsspezifischen Igelzecke *Ixodes hexagonus* infiziert. Interessanterweise konnte diese im Nest übertragene Art nicht von der experimentell erhöhten Wirtsdichte profitieren. Die Wechselbeziehungen zwischen den Wirten und den Parasiten und Pathogenen können also recht komplex sein.

Hohe Populationsdichten geeigneter Wirte müssen nicht zwangsläufig mit einem Transmissionsfokus (Übertragungszentrum) korreliert sein. PETNEY et al. (2010) berichten von einem Vorstadtgarten, in dem im Winter und Frühjahr ca. 2.000 Stare in einem kleinen Bambuswäldchen übernachteten, was zu einer sehr hohen Dichte von *Ixodes ricinus* von bis zu 49 Zecken/m² Garten führte. Die vielen zu Boden fallenden Zecken finden angesichts der wenigen dort lebenden Kleinsäuger kaum geeignete Wirte. Bei den in *Ixodes ricinus* nachgewiesenen *Borrelia* handelte es sich um *Borrelia garinii* und *Borrelia valaisiana* (PETNEY et al. 2010), zwei Arten mit Präferenz für Vögel, die aber auch in Menschen gefunden wurden. Für *Ixodes ricinus* und die *Borrelia* stellt das Bambuswäldchen somit eine ökologische Falle dar.

Es wurde oft spekuliert, ob sich aufgrund der für Europa vorhergesagten steigenden Temperaturen und der trockeneren Sommer (IPCC 2007) die Bedeutung von Zecken in den nächsten Jahrzehnten weiter erhöht (LINDGREN et al. 2000, RANDOLPH 2004). Dabei wird allerdings nicht bedacht, dass das Überleben von Zecken in hohem Maße durch die Luftfeuchtigkeit und die Temperatur des Habitats reguliert wird. Niedrige Luftfeuchtigkeit und hohe Temperaturen sind abträglich, während sehr hohe Luftfeuchtigkeit bei den Zecken zu Pilzbefall führt (KALSBEEK et al. 1995). Jedenfalls darf damit gerechnet werden, dass zukünftige klimatische Veränderungen einen modifizierenden Einfluss darauf haben, welche Zeckenart in welchem Habitat leben kann und ob sie dort Pathogene dieser oder jener Art auf den Menschen überträgt. Was genau passieren wird, ist nicht vorhersehbar!

3.3.3 Natürliche Bewegungen und Wirtsfindung

Generell können Zecken hinsichtlich ihrer Wirtfindungsstrategie in drei Gruppen eingeteilt werden. Einige Spezies, wie die Igelzecke *Ixodes hexagonus*, haben einen sehr geringen Aktionsradius und leben eng assoziiert mit ihren Wirten (Kategorie 1). Die Übertragung erfolgt in ihrem Nest oder an den Ruheplätzen (OLIVER 1989). Andere Arten, besonders einige der großen *Hyalomma*- und *Amblyomma*-Zecken, die in Deutschland nicht vorkommen, bewegen sich aktiv im Gelände, um ihre Wirte zu finden (Kategorie 2). *Ixodes ricinus*, *Dermacentor marginatus* und *Dermacentor reticulatus* gehören zur großen dritten Gruppe von Zecken, die im Hinterhalt sitzend auf ihren Wirt warten (Kategorie 3, OLIVER 1989).

Wir wissen nur wenig über die Entfernungen, die Zecken abseits eines Wirtes zurücklegen. Feldstudien an *Ixodes scapularis* in Nordamerika zeigten, dass adulte Zecken für Strecken von fünf und mehr Metern mehrere Wochen brauchen und Nymphen sich in Distanzen von zwei bis drei Metern bewegen (CARROLL & SCHMIDTMANN 1996). Experimentelle Studien im Labor haben dokumentiert, dass *Ixodes ricinus*-Nymphen sich vermehrt nach Einsetzen der Dunkelheit bewegen und ihre Aktivität bei niedriger Luftfeuchtigkeit nachlässt (PERRET et al. 2003). CROOKS & RANDOLPH (2006) experimentierten mit *Ixodes ricinus*-Nymphen mit unterschiedlichen Fett- und Kohlehydratreserven. Es zeigte sich, dass die Individuen mit größeren Nährstoffreserven sich eher horizontal bewegen, während sich solche mit schlechterem Ernährungszustand eher in Richtung höherer Luftfeuchtigkeit orientieren. Horizontale Bewegungen scheinen bei allen Stadien von *Ixodes ricinus* natürlicherweise nur in geringem Umfang vorzukommen (CROOKS & RANDOLPH 2006). Informationen über *Dermacentor*-Arten sind rar, jedoch folgen beide in Baden-Württemberg gefundene Arten dem Sitzen-und-Warten-Muster; große Fortbewegungsstrecken sind eher untypisch (HARLAN & FOSTER 1990, LANE et al. 1995). Zusammengefasst lässt sich sagen: Keine der Spezies, die in Baden-Württemberg für den Menschen von Bedeutung sind, bewegt sich losgelöst vom Wirt über weite Strecken in der Umwelt. Der dennoch vorhandene große Aktionsradius beruht auf dem Herumstreifen der Wirte.

Zeckenarten, die auf ihre Wirte warten, zeigen oftmals ausgeprägte vertikale Bewegungsmu-

ster. Generell klettern diese Arten der Kategorie 3 auf niedrige Vegetation wie Grashalme bis in einen Meter Höhe, wo **Questing** stattfindet, also die Wirtssuche, indem das vordere Beinpaar mit seinen Sinnesorganen (**Pulvilli**) ausgestreckt wird (MEJLON & JAENSON 1997, PETNEY et al. unveröffentlichte Daten). Falls die Zecke dehydriert und das Feuchtigkeitsniveau am Boden höher ist als in der Luft, kann ein auf- oder abwärtsgerichtetes Klettern zwischen dem Wartepunkt und dem Boden vorkommen (PERRET et al. 2000). Dabei schränkt eine Infektion mit *Borrelia burgdorferi* s.l. u.a. die Bewegungsaktivität bei *Ixodes ricinus* ein, erhöht aber die Bewegungsintensität auf dem menschlichen Wirt (ALEKSEEV & DUBININA 2000).

Bewegung schließt nicht nur die Suche nach einem adäquaten Ansitzpunkt, von wo aus ein Wirt besiedelt werden kann, oder die Verhinderung von Dehydrierung ein, sondern kann als freie, gerichtete Bewegung der Zecke entlang eines Umweltgradienten auch auf bestimmte **Wirtsstimuli** hin ausgerichtet sein. Es ist schon lange bekannt, dass Wirtstiere CO₂ produzieren und dass Zecken dadurch stimuliert werden und sich in Richtung der CO₂-Quelle bewegen (WILSON et al. 1972). Dies gilt auch für *Ixodes ricinus*, obwohl die Datenlage hier unübersichtlich ist. GRAY (1985) testete in Irland die Effektivität von CO₂-Fallen, die kontinuierlich von Anfang Mai bis Mitte Juni zum Sammeln von *Ixodes ricinus* aufgestellt wurden. Zwei Gebiete wurden ausgewählt, eines mit einer höheren Zeckendichte und ein anderes mit einer geringeren. In beiden Gebieten wurde eine große Anzahl aller Entwicklungsstadien gesammelt, wobei die CO₂-Fallen sich als effektiver als die konventionelle **Flaggmethode** erwiesen. Allerdings fand man in einem Experiment mit gezielt im Gelände mit einem Abstand zwischen einem halben und vier Metern zur platzierten Falle verteilten Nymphen, Männchen und Weibchen nur wenig Bewegung in Richtung der CO₂-Falle (GRAY 1985).

Ixodes ricinus zeigt nur geringe genetische Unterschiede zwischen seinen Populationen, was auf hohe Raten von Genaustausch rückschließen lässt. Dieser erfolgt wahrscheinlich durch eine Durchmischung der Populationen über Vögel und verschiedene Säuger mit großen, sich überlappenden Territorien (DELAJE et al. 1997). Die Horizontalbewegung der Zecken erfolgt dabei offenbar nicht aus eigener Kraft, sondern basiert auf der Zuhilfenahme des Wirts als Vehikel.

3.3.4 Populationsdynamik

Zur Bestimmung der Populationsdichte von Zecken sind verschiedene Methoden gebräuchlich. Das verbreitetste Vorgehen besteht darin, Stofffahnen über die Vegetation zu ziehen (**Flaggen**). Etwa 10 % der Zecken, die auf der beflaggten Vegetation auf Wirtssuche sind, können anschließend auf diesem Stoff krabbelnd gefunden werden (DANIELS et al. 2000, TÄLLEKLINT-EISEN & LANE 2000). Die Größe des geflaggten Gebiets und der Zeitraum, über den geflaggt wurde, ermöglichen eine gute quantitative Schätzung der in diesem Gebiet vorhandenen Zecken. Aufgrund von Vegetationsunterschieden, die das Flaggen beeinflussen können, und der biotypisch unterschiedlichen Wahrscheinlichkeit, dass eine Zecke bereits einen Wirt gefunden hat, erhält man durch diese Methode allerdings keine standardisierte Information. Die Populationen von Zecken verschiedener Untersuchungsgebiete können auf diese Weise nicht zuverlässig miteinander verglichen werden (RANDOLPH 2004). Genauere Befunde können nur erhalten werden, indem man zusätzlich die Anzahl der Zecken auf den Wirten und die Populationsdichte der Wirte untersucht.

Jahreszeitliche Häufigkeitsschwankungen sind von allen frei lebenden, hier berücksichtigten Zeckenarten bekannt; bei *Rhipicephalus sanguineus* ist dies nicht der Fall, da diese Art in Deutschland ausschließlich in Gebäuden vorkommt, wo Temperatur und Luftfeuchtigkeit von der Außenwelt weitgehend abgekoppelt sind. Sowohl bei *Ixodes ricinus* als auch bei *Dermacentor reticulatus* zeigen Adulte und Nymphen ein ausgeprägtes bimodales Muster, d.h., sie kommen meist gehäuft im Frühling und Herbst vor, während die Larven ihren Peak im Sommer haben (KORENBERG 2000, KURTENBACH et al. 2006, PFÄFFLE et al. 2011). *Dermacentor marginatus* folgt einem ähnlichen Muster, wobei die Adulten z.T. auch spät im Winter gefunden werden können (PETNEY unveröffentlichte Daten).

Das arttypische jahreszeitliche Häufigkeitsmuster muss aber nicht immer klar zutage treten. Zwischen einzelnen Jahren kann es erhebliche Schwankungen geben (KURTENBACH et al. 2006). Darüber hinaus existieren in Europa auch Gebiete, in denen sich ein anderes Schema erkennen lässt, z.B. in Südeuropa und Irland mit seinem milden Klima. NILSSON (1988) untersuchte Gebiete in Schweden. Dort wurden Proben in den Jahren 1968, 1969 und 1970 von März bis No-

vember einmal im Monat gesammelt. Die Peak-Intensität der Larven variierte erheblich zwischen den Jahren, der Peak trat jeweils im August, September und Oktober auf. 1968 und 1970 wurden kleinere Peaks im Oktober und Juli festgestellt, während 1969 lediglich eine einzelne Häufigkeitsspitze beobachtet wurde. Die Unterschiede zwischen den Jahren waren für die Nymphen weniger drastisch, obwohl der typische Peak im Frühling komplett fehlte (NILSSON 1988). In allen Untersuchungsgebieten zeigte sich, dass es jahreszeitliche Muster gibt, diese aber beachtlichen Schwankungen unterworfen sind und in einzelnen Jahren völlig ausfallen.

Unter der Vielfalt an Veröffentlichungen zur Abundanz und Populationsdynamik von *Ixodes ricinus*, *Dermacentor marginatus* und *Dermacentor reticulatus* finden sich leider nur wenige Langzeitstudien, die sich über fünf Jahre und mehr erstrecken. Die umfangreichsten Untersuchungen wurden von ESTRADA-PEÑA et al. (2004) in Zentralspanien an der Südgrenze des Verbreitungsgebiets von *Ixodes ricinus* durchgeführt. Diese Studie erstreckt sich über neun Jahre. Gesammelt wurde durch 30-minütiges Flaggen. Larven zeigten in den meisten Jahren einen einzigen scharfen Peak im Juli/August, Nymphen konstant zwei Peaks, wobei der im Frühling höher ausfiel als der herbstliche. Bei den Adulten herrschte eine bimodale Verteilung vor, die sich von der in Zentraleuropa unterschied, da in Spanien der Herbstpeak meist der höhere war. Interessanterweise kam es während des neunjährigen Untersuchungszeitraums zu einem Anwachsen der Populationsgrößen aller Entwicklungsstadien. Es lassen sich dabei nur Vermutungen anstellen, welche Faktoren die Zunahme der Zecken bewirkten. ESTRADA-PEÑA et al. (2004) vermuteten, dass sowohl klimatische Faktoren als möglicherweise auch eine verbesserte Verfügbarkeit geeigneter Wirte eine Rolle spielten (siehe auch ESTRADA-PEÑA 2003).

Abundanzvariationen bei Zecken und den von ihnen übertragenden Pathogenen wurden in Baden-Württemberg bisher nicht ausreichend untersucht.

Teilweise kann man die Unregelmäßigkeiten in der Abundanz auf methodische Fehler beim Sammeln der Zecken zurückführen. Zum Beispiel legen Weibchen von *Ixodes*-Arten ihre Eier in einem Paket ab und sterben dann. Daher ist die Dichte an Larven in der Umgebung einer solchen Eiablage natürlicherweise stark erhöht. Auch aufgrund solcher Erkenntnisse ist es angebracht,

groß angelegte Probenahmen durchzuführen (PETNEY et al. 1990). Echte Schwankungen in der Dichte von Zeckenpopulationen zwischen den Jahren scheinen zum Teil mit klimatischen Faktoren wie zu geringer Luftfeuchtigkeit und ungünstigen Temperaturen zusammenzuhängen (KNAP et al. 2009). Im Weiteren wirken sich auch Faktoren wie die zeitlich vorausgegangene Populationsdichte (die Chance einen Geschlechtspartner zu finden), die Verfügbarkeit geeigneter Wirte und wahrscheinlich auch die Durchseuchung der jeweiligen Zeckenpopulation mit Pathogenen modifizierend auf die Populationsdynamik aus (RANDOLPH 2004). Zur Pathogenität der Erreger in den Zecken gibt es allerdings bislang nur wenige Informationen.

3.3.5 Interspezifische Interaktionen

Antagonistische Interaktionen zwischen verschiedenen Zeckenarten sind bekannt. In Afrika wird die einheimische Art *Rhipicephalus (Boophilus) decoloratus* rapide und komplett durch die kolonisierende asiatische *Rhipicephalus (Boophilus) microplus* verdrängt (TÖNNESEN et al. 2004). Nur unter bestimmten klimatischen Bedingungen gelingt es dem invasiven Parasiten nicht, die einheimische Art mit offenbar gleichen Lebensraumsansprüchen zu verdrängen (SUTHERST 2001). Sonst ist die einheimische Spezies nicht konkurrenzfähig. Der Erfolg des überlegenen Konkurrenten basiert auf seiner höheren Reproduktionsrate, die wiederum die Folge eines größeren Blutsaugevermögens ist (ESTRADA-PENÁ 2002). Beide Arten paaren sich miteinander, woraus sterile Hybridnachkommen hervorgehen. Davon profitiert dann *Rhipicephalus (Boophilus) microplus*, die Spezies mit der höheren Reproduktionskapazität (TARASCHEWSKI 2006). Angesichts dieses Befundes stellt sich für Mitteleuropa die Frage, ob und, falls ja, wie *Ixodes ricinus* mit *Dermacentor reticulatus* interagieren wird, wenn der derzeitige Ausbreitungstrend von *Dermacentor reticulatus* in Deutschland anhält.

Obwohl man von vielen Arthropoden (Gliederfüßern) weiß, dass sie Zecken jagen, gibt es bisher keine Beweise dafür, dass Prädation, also die Räuber-Beute-Beziehung, jemals eine bedeutende Rolle bei der Populationsdynamik einer Zeckenart gespielt hat (SAMISH & REHACEK 1999). Auch Prädation durch Wirbeltiere scheint eine untergeordnete Rolle zu spielen (KOK & PETNEY 1993, PETNEY & KOK 1993, SAMISH & REHACEK 1999). Der einzige bekannte auf die Erbeutung

von Zecken spezialisierte Räuber ist der Madenhacker in Afrika (KOK & PETNEY 1993).

Eine Vielzahl von Zecken-Pathogenen ist bekannt. Diese umfassen Bakterien, Pilze, Würmer und parasitoide Insekten (SAMISH & REHACEK 1999). Jedoch spielen all diese Erreger, soweit uns bekannt ist, normalerweise nur eine untergeordnete Rolle in der Langzeitkontrolle wilder Zeckenpopulationen.

3.3.6 Modelle zur Zeckenverteilung in der Landschaft

Zur Beschreibung und Prognose der Auswirkung von Wetterbedingungen und Wirtsdichte auf die Abundanz der verschiedenen Entwicklungsstadien von Zecken wurden unterschiedliche mathematische Modelle erarbeitet. Ein im Jahr 2000 entworfenes Modell, basierend auf französischen Daten, legt den Schluss nahe, dass die jährlichen Abundanzschwankungen der Nymphen mit der monatlichen Durchschnittstemperatur und der Wahrscheinlichkeit, ob die Larven einen Wirt finden, korreliert sind (VASSALLO et al. 2000). Leider werden aber keine Daten angeboten, um die Wirtsfindung der Larven quantitativ abschätzen zu können.

Modelle, die auf Vegetations- und Klimafaktoren zugeschnitten sind, die die großskalierte Verbreitung von *Ixodes ricinus* beeinflussen, sind z.T. ausgesprochen brauchbar. Ein solches geostatistisches Modell wurde von ESTRADA-PENÁ (1999) erstellt. Es basiert auf verschiedenen Vegetations- und Temperaturvariablen und ermöglicht damit eine Prognose zur Eignung eines Habitats für Zecken mit einer Sensibilität von 0,98 und einer Spezifität von 0,92. Ergebnisse, die mit diesem Modell erzielt wurden, stimmten jeweils mit den tatsächlichen Nachweisen der Zecken mit nur 4 % falsch positiven und 3 % falsch negativen Befunden fast deckungsgleich überein.

Das von RANDOLPH (2004; Abb. 6) vorgestellte Populationsdynamikmodell zeigt die Parameter, von denen sich die Anzahl der Zecken, die die nächste Generation erreichen, herleitet. Das Modell definiert die Wahrscheinlichkeit, dass eine individuelle Zecke das nächste Entwicklungsstadium erreicht oder ein Weibchen Eier ablegt. Viele der im Schema genannten Parameter sind aus meteorologischen Aufzeichnungen verfügbar, z.B. die jeweilige Temperatur und die Tageslänge. Gleiches gilt für die Überlebensrate der Zecken unter verschiedenen Temperaturen und Luftfeuchtigkeiten (siehe RANDOLPH 2004). Allerdings

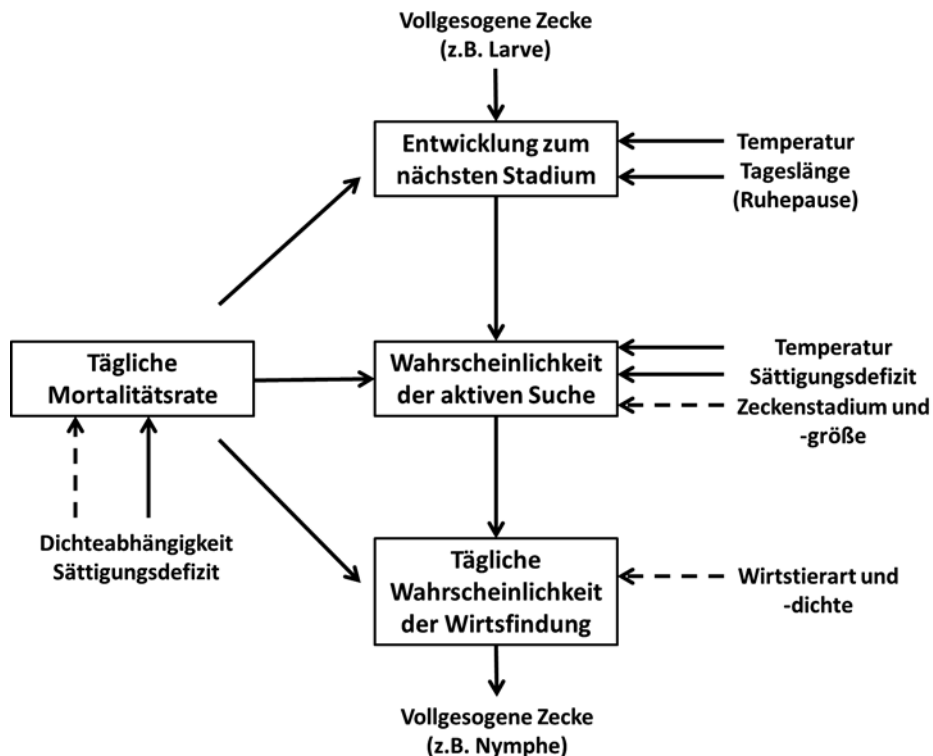


Abbildung 6. Zeckenpopulationsmodell für *Ixodes ricinus* (nach RANDOLPH 2004). Faktoren, die die in den Boxen angegebenen Prozesse bestimmen, können abiotisch (durchgehende Pfeile) oder biotisch (gestrichelte Pfeile) sein.

sind viele andere Parameter wie Wirtsdichte und der Wirstyp meist unbekannt, sodass eine quantitative Auswertung dieser Modelle in Mitteleuropa bisher nicht möglich war.

3.4 Zecken-Wirt-Interaktionen

3.4.1 Wirtswahl

Ixodes ricinus parasitiert an den meisten, wenn nicht gar an allen in Deutschland vorkommenden Säugetier-, Vogel- sowie Reptilienarten (PETNEY et al. 2012). Bevorzugte Wirte der Nymphen und Larven sind *Apodemus flavicollis* (Gelbhalsmaus, Abb. 7), *Apodemus sylvaticus* (Waldmaus), *Apodemus agrarius* (Brandmaus), *Myodes (Clethrionomys) glareolus* (Rötelmaus, Abb. 7) und *Microtus arvalis* (Feldmaus) (PAULAUSKAS et al. 2009). Prävalenz (Durchseuchung) und Intensität des Befalls sind hochgradig regional und habitatabhängig (HUBALEK & HALOUZKA 1998, WIELINGA et al. 2006, PAULAUSKAS et al. 2009). Am Boden

fressende Vögel wie die Amsel sind in ländlichen Gegenden viel häufiger befallen als in urbanisierten Gebieten (GREGOIRE et al. 2002).

Sowohl *Dermacentor reticulatus* als auch *Dermacentor marginatus* nutzen ebenfalls ein breites Spektrum an Säugetieren als Wirte (PETNEY et al. 2012). Vögel werden dagegen, wenn überhaupt, nur wenig parasitiert.

In ihrem natürlichen Lebensraum ist *Rhipicephalus sanguineus* auf **Karnivoren** der Familie Canidae spezialisiert (PETNEY et al. 2012). Die Verbreitung anderer spezialisierter Arten, wie die Fledermauszecke *Ixodes vespertilionis* oder *Ixodes lividus*, die Uferschwalben befällt, ist normalerweise auf die Nist- und Brutplätze ihrer Wirte begrenzt (PETNEY et al. 2012).

3.4.2 Wirtsfindung

Die Wirtsfindung wird durch eine Vielzahl von Faktoren beeinflusst. So können Vibrationen die



Abbildung 7. Links: Gelbhalsmaus *Apodemus flavicollis*. – Foto: J. LINDSEY. Rechts: Rötelmaus *Myodes glareolus*. – Foto: S. YELISEEV.

Wirtsfindungsaktivität auslösen (BELAN & BULL 1995); insbesondere aber handelt es sich um chemische Substanzen, die der Wirt abgibt. So ist CO_2 , das in der Atemluft von Wirbeltieren höher konzentriert vorkommt als in der Atmosphäre, schon lange als eine Substanz zur Wirtsfindung bekannt (GARCIA 1962, KOCH & McNEW 1981) und wurde genutzt, um die Populationsdichten von *Ixodes ricinus* zu bestimmen (GRAY 1985). Auch durch andere Komponenten der Atemluft, wie H_2S , NO, Aceton, Lacton und NH_3 , kommt es zu einer Reaktion der Zecke (STEULLET & GUERIN 1992a, b, 1994, McMAHON & GUERIN 2002). In den meisten Fällen wurden solche Untersuchungen im Labor durchgeführt; die Effektivität dieser Substanzen unter natürlichen Bedingungen, mit Ausnahme von CO_2 , ist nicht bekannt. Sobald sich die Zecke in einer geeigneten Umgebung befindet, ist es wahrscheinlich, dass einer dieser Stimuli bewirkt, dass die Zecke die Präsenz eines potenziellen Wirtes mittels ihrer Pulvilli – Sinnesorgane, die sich an der Spitze der beiden Vorderbeine befinden – über kurze Distanz wahrnimmt. Dies ist der Auslöser für die Zecke, um den Wirt zu besiedeln.

3.4.3 Wirts-Immunität

Die Fähigkeit der Wirte, eine Immunität gegen Zecken und/oder die von ihnen übertragenen Krankheiten zu entwickeln, ist artspezifisch unterschiedlich (WIKEL 1996). In Europa erlangen Gelbhalsmäuse (*Apodemus flavicollis*) keine Immunität gegen *Ixodes ricinus*, wogegen dies bei Rötelmäusen (*Myodes glareolus*) der Fall ist. Diese Immunität führt bei den Zecken zu einer geringeren Gewichtszunahme beim Blutsaugen und einer geringeren Überlebensrate (DIZU

& KURTENBACH 1995). Zusätzlich weisen diese beiden Nagerarten Unterschiede in ihrer Ansteckungsfähigkeit auf: *Apodemus flavicollis* beherbergt meist mehr infizierte Zecken als *Myodes glareolus* (HUMAIR et al. 1999).

3.4.4 Immunosuppression

Substanzen im Zeckenspeichel – untersucht wird der Speicheldrüsenextrakt (Salivary Gland Extract, SGE) – können eine immunsuppressive (Immunsystem unterdrückende) bzw. immunomodulierende (Immunsystem beeinflussende) Wirkung auf den Wirt ausüben. Dabei beeinflussen diese Stoffe sowohl die angeborene als auch die adaptive, also erworbene Immunität (HANNIER et al. 2003). SGE von *Ixodes ricinus* kann beispielsweise die Vermehrung von Lymphozyten, z.B. von T-Zellen, hemmen (BARRIGA 1999, MEJRI et al. 2001, KOVAR et al. 2001, 2002).

In vitro wird die Aktivität von T-Killerzellen durch den Speichel von *Dermacentor reticulatus* gehemmt (KUBES et al. 1992). Auch SGE von *Rhipicephalus sanguineus* inhibiert die Vermehrung von T-Lymphozyten und beeinflusst die antibiotische Aktivität von Makrophagen (FERREIRA & SILVA 1998). Eine Modulierung des Immunsystems schließt auch die Hemmung von Cytokinen ein. Cytokine sind Botenstoffe, die zwischen den einzelnen Komponenten des Immunsystems vermitteln. Durch die verminderte Produktion von Interleukin 10 (IL 10) und des Tumor-Nekrose-Faktors α (TNF- α) werden B-Zellen gehemmt (HANNIER et al. 2004). Die Inhibierung von Cytokinen kann die Übertragung von Pathogenen erleichtern (KOPECKY et al. 1999). Durch die Beeinflussung dieses Systems kann *Ixodes-ricinus*-SGE das Verhältnis von TH1- zu TH2-Zellen (T-Helferzel-

len) in Richtung TH2-Zellen verschieben (SINGH & GIRSCHICK 2003): TH1-Zellen steuern hauptsächlich die zelluläre Immunität und so die Eliminierung von mikrobiellen Pathogenen, während TH2-Zellen für die **humorale** Abwehr (durch Substanzen in Blut und Lymphe) zuständig sind, die beispielsweise bei Wurmbefall von Bedeutung ist. LEBoulLE et al. (2002) haben ein Protein aus dem Speichel von *Ixodes ricinus* isoliert, dass sie Iris (*Ixodes ricinus* immuno-suppression) genannt haben. Iris hemmt die Entwicklung mehrerer Cytokine, die bei Entzündungsreaktionen involviert sind. Dadurch wird die Sensitivität von T-Zellen und Makrophagen verringert und somit die Immunabwehr des Wirtes herabgesetzt.

Das **Komplementsystem** ist einer der wichtigsten Bestandteile der humoralen Abwehr und umfasst in Wirbeltieren mehr als 30 verschiedene Proteine. SGE von *Ixodes ricinus* unterdrückt auch dieses System. Diesbezügliche Befunde liegen von Mensch, Rothirsch, Igel und Haustauben vor (LAWRIE et al. 1999, DAIX et al. 2007).

3.4.5 Mortalität und Morbidität bei den Wirten

Aufgrund des Blutverlustes, den Zecken bei der Nahrungsaufnahme verursachen, kann das Saugen bei hohem Befall zu einer Blutarmut (Anämie) führen. Diese Anämien sind normalerweise hämorrhagisch (lösen Blutungen aus) und regenerativ (TYLER & COWELL 1996). PFÄFFLE et al. (2009) konnten dies am Europäischen Igel darstellen, bei dem es durch Zecken verursachten Blutverlust zu einer regenerativen Anämie kommt, die in Perioden mit Co-Stress (Winterschlaf, Paarungszeit) aufgrund des Energieverlustes eine erhöhte Morbidität (Krankheitsanfälligkeit) bis hin zur Mortalität (Sterblichkeit) verursachen kann. Die oft als Folge von Infektionen mit zeckenübertragenen Krankheiten auftretende Anämie lässt sich als Morbiditätsparameter in standardisierter Weise darstellen.

Die Übertragung von Pathogenen kann durch verschiedene Komponenten des Zeckenspeichels erleichtert bzw. aktiviert werden (NUTTALL & LABUDA 2004). Dieses Phänomen bezeichnet man als Saliva Activated Transmission (SAT; speichel-aktivierte Übertragung) und wurde für Erreger wie FSME-Virus, *Borrelia* spp. und *Francisella tularensis* (die **Tularämie**, „Hasenpest“, verursacht) und die Zeckenarten *Ixodes ricinus* und *Dermacentor reticulatus* dokumentiert (LABUDA et al. 1993, PECHOVA et al. 2002, ZEIDNER et al. 2002, KROCOKA et al. 2003, MACHACKOVA et al. 2006).

Verschiedene Studien haben gezeigt, dass *Babesia canis* (Erreger der Hunde-Babesiose), übertragen von *Dermacentor reticulatus* und *Rhipicephalus sanguineus*, zu Symptomen wie Anorexie (Appetitlosigkeit), Lethargie, Fieber und abnormalen hämatologischen Befunden führt. Unter Umständen resultiert daraus sogar der Tod der infizierten Hunde (MATJILA et al. 2005, BOURDOISEAU 2006, PORCHET et al. 2007). Morbidität und Mortalität, die durch Zecken verursacht werden, stehen meist in Zusammenhang mit zeckenübertragenen Krankheiten wie FSME oder Borreliose (KORENBERG & LIKHACHEVA 2006, SZELL et al. 2006, D'AGARO et al. 2009).

3.5 Ökologie der Wirte

Die Wirtspräferenzen der Pathogene und das quantitative Vorhandensein geeigneter Wirte spielen die Hauptrolle bei der Epidemiologie von zeckenübertragenen Krankheiten. Aus menschlicher Sicht fungieren verschiedene Wirbeltierarten als Reservoir und/oder Multiplikator von anthropozoonotischen Pathogenen, also solchen Erregern, die von Menschen auf Tiere übertragen werden. Demnach ist die Wirtspopulationsdynamik eine essenzielle Größe zum Verständnis der Epidemiologie von zeckenübertragenen Pathogenen (OSTFELD et al. 1996).

Ixodes ricinus und beide in Mitteleuropa vorkommenden *Dermacentor*-Arten nutzen eine Vielfalt an Wirtstieren. Normalerweise saugen Larven und Nymphen an kleineren Wirten wie Nagern, Igel oder Hasenartigen. Adulte kommen hauptsächlich auf größeren Wirten wie Rothirsch, Reh oder Wildschwein vor (PETNEY et al. 2012). Die großen Wirtstiere sind in mehrfacher Hinsicht wichtig. Sie ermöglichen die Vergrößerung der Zeckenpopulation, da viele Weibchen auf einem Tier saugen und somit viele Eier legen können. Außerdem sorgen sie für den Transport der Zecken über größere Distanzen (WILSON et al. 1985, 2008, CHEMINI et al. 1997). Sie dienen vielen zeckenübertragenen Krankheiten wie FSME oder Borreliose jedoch nicht als Reservoirwirte, sondern als **Verdünnungswirte**, die die Übertragung der Erreger unterbrechen (BEGON 2008). Allerdings können große Wirtstiere anderen zeckenübertragenen Pathogenen als Reservoirwirte dienen, wie z.B. Rotwild für *Anaplasma phagocytophilum* (ALBERDI et al. 2000).

Die wichtigsten Wirte für zeckenübertragene Krankheiten in Deutschland sind hauptsächlich echte Mäuse wie *Apodemus flavicollis* und *Apo-*

demus sylvaticus sowie Wühlmäuse wie *Myodes glareolus*, nicht dagegen **synanthrope**, also kulturfolgende Arten wie Hausmäuse und Ratten. Nagerpopulationen sind dafür bekannt, großen Fluktuationen zwischen den Jahren zu unterliegen. Die Populationsdichten variieren bis zu Faktor 100 (BERGSTEDT 1965, BAÜMLER 1986). Diese Schwankungen können zyklisch sein, vor allem bei arktischen Arten wie Lemmingsen (AARS & IMS 2002), was bei Nagern in gemäßigten Gegenden jedoch selten der Fall ist (LIMA et al. 2002).

Zwei Hauptfaktoren bedingen die Populationsfluktuationen: Die einen hängen mit der Dichte der Nagerpopulationen zusammen, die anderen sind unabhängig von der Populationsdichte (KREBS 2002). Ein wichtiger dichteabhängiger Faktor ist das Futterangebot: Eine große Dichte an Nagern führt zu weniger Futter pro Individuum, was kritisch werden kann, sobald das Futterangebot

limitiert ist. Krankheiten und Parasiten stellen einen weiteren dichteabhängigen Faktor dar: Eine größere Anzahl von Nagern führt zu erhöhtem Kontakt innerhalb der Population und damit zu einer erhöhten Übertragungsrate. Die größere Dichte an Nagern zieht einen größeren reproduktiven Erfolg der betreffenden Räuber und damit einen höheren **Prädationsdruck** auf die Nager nach sich. Dies ist ebenfalls von Bedeutung (KREBS 2002). In Mastjahren, in denen Nahrung im Überfluss zu Verfügung steht, erweist sich das Nahrungsangebot dagegen als dichteunabhängiger Regulationsfaktor (OSTFELD et al. 1996). Abbildung 8 zeigt die wichtigsten Faktoren, die die Populationsdichte von Nagern (und anderen Tieren) beeinflussen.

Ein weiterer wichtiger Faktor für die Populationsdichte von Nagern ist die Landschaftsnutzung, sowohl durch die Land- als auch die Forstwirtschaft.

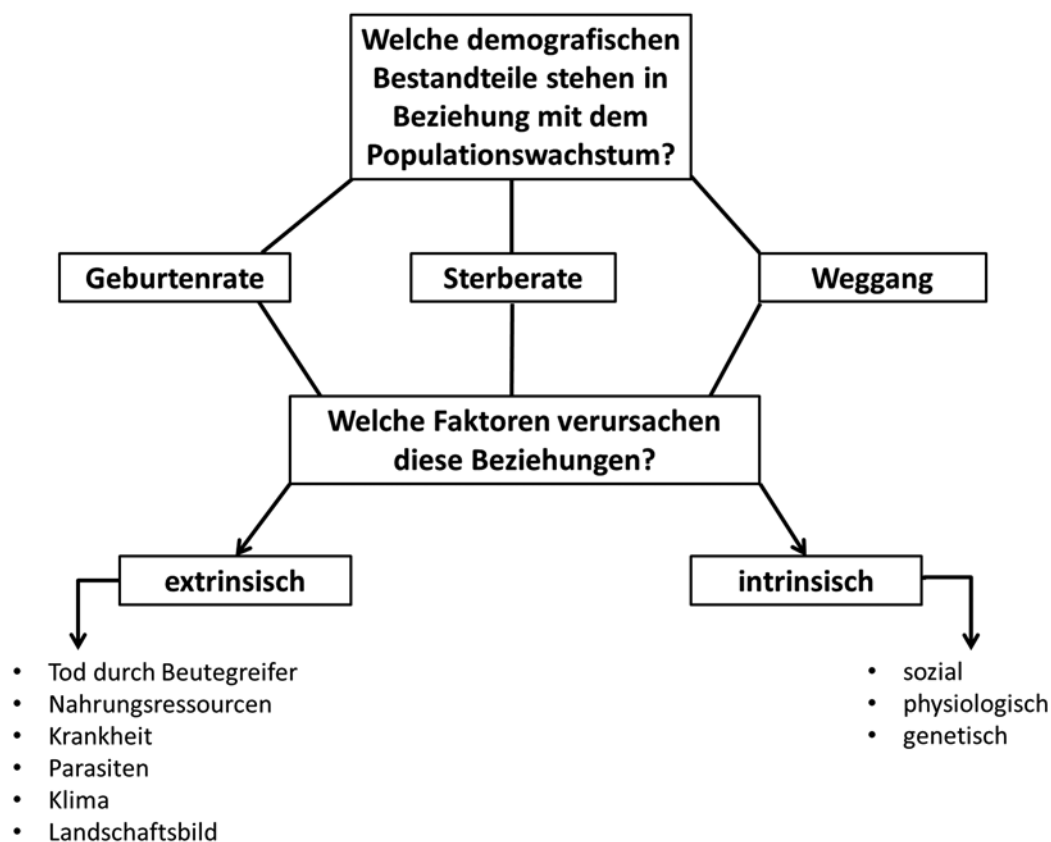


Abbildung 8. Faktoren, die potenziell an der Regulierung der Populationsdichte von Wirtsspezies beteiligt sind (nach KREBS 2002).

Tabelle 4. Landschaftliche Nutzung als Einflussgröße auf die Populationsdynamik der Wirte (nach LINDENMAYER & FISCHER 2006).

Parameter	Definition, Wirkung
Habitataufwertung	Verbesserung der Qualität eines Gebiets; führt zu Populationswachstum
Habitatdegradierung	Reduktion der Lebensraumqualität; führt zu einer Reduktion der Populationsgröße
Habitatfragmentierung	Zerschneidung eines zusammenhängenden Habitats in kleinere Teile; Verteilung bzw. Verkleinerung der Population
Habitatverinselung	Separation einzelner Gebietsteile verhindert Migration; führt zur Ausdünnung der Einzelpopulationen
Habitatverknüpfung	Korridore zwischen Gebietsteilen erlauben eine Migration, vermindern den Effekt der Habitatfragmentierung
Habitatverlust	Verlust von Lebensraum, den eine Spezies zum Überleben benötigt

schaft (Tab. 4). Eine Reduktion der Vegetationshöhe und -bedeckung auf landwirtschaftlich genutztem Land führt z.B. zu einer Abnahme der vorhandenen *Microtus-arvalis*-Population (JACOB 2003). Auch die Suburbanisierung (Verstädterung ländlicher Gebiete) und der Straßenbau sind als Einflüsse auf die Verbreitung und Populationsdynamiken von vielen Pflanzen- und Tierarten einschließlich der Nager bekannt (Tab. 4) (FAHRIG 2003).

Klima kann die Hauptrolle bei der Determination der Größe von Nagerpopulationen spielen (Tab. 2). AARS & IMS (2002) zeigten, dass Klima die Langzeitfluktuationen beeinflusst, sogar im Populationszyklus bei arktischen Nagern, der einem geregelten Muster folgt. Eine hohe Mortalität (Sterblichkeit) kann durch sehr niedrige oder ungewöhnlich hohe Temperaturen ausgelöst

werden. Wie oben beschrieben ist auch die Zerkendichte mit dem Klima korreliert. In welchem Umfang dies direkt erfolgt oder sekundär durch eine Erhöhung oder Erniedrigung der Wirtstierdichte, bleibt vorerst ungeklärt.

Das Angebot an Nahrung ist ebenfalls als bedeutender regulierender Faktor für die Populationsdichte verschiedener Nager wohl bekannt (OSTFELD & KEESING 2000, SCHNURR et al. 2002). Dies gilt auch für Süddeutschland. BÄUMLER (1986) zeigte, dass sich Populationen von Erdmäusen (*Microtus agrestis*), Rötelmäusen (*Myodes glareolus*) sowie Gelbhals- und Waldmäusen (*Apodemus flavicollis*, *Apodemus sylvestris*) nach Jahren eines guten Bucheckern- (1982) oder Eichelvorkommens (Mastjahr) deutlich verdichten (Abb. 9). BERGSTEDT (1965) zeigte, dass die Wahrscheinlichkeit von *Myodes glareolus*, *Apodemus flavicollis* und/oder

Abbildung 9. Links: Früchte der Stieleiche *Quercus robur*. – Foto: NIKANOS. Rechts: Früchte der Rotbuche *Fagus sylvaticus*. – Foto: G. ELSNER.

Apodemus sylvaticus, den Winter zu überleben, mit dem Samenwurf von Buchen und/oder Eichen korreliert ist, während SELAS et al. (2002) beobachteten, dass das Populationswachstum bei *Myodes glareolus* und *Apodemus sylvaticus* mit einem hohen Ertrag an Früchten von Blaubeere (*Vaccinium myrtillus*), Traubeneiche (*Quercus petraea*) und Fichte (*Picea abies*) zusammenhing. Viele dieser Nagerarten sind in die Zyklen zeckenübertragener Pathogene wie *Borrelia* spp. und FSME involviert (ULRICH et al. 2009).

Es gibt auch Faktoren, die die Populationsdichte von großen Wirtstieren beeinflussen. Man nimmt an, dass Endoparasiten, Parasiten die im Inneren ihres Wirtes leben, zu erhöhter Mortalität bei Wildschweinen führen (MEYNHARDT 1978). Ähnlich wie bei Nagern kann auch das Nahrungsangebot die Populationsdichte von großen Wirtstieren beeinflussen: Eicheln und Bucheckern gehören zur von Wildschweinen bevorzugten Nahrung (NIETHAMMER & KRAPP 1986). Interessanterweise ziehen Bachen in normalen Jahren durchschnittlich 4,5-5,5 Junge groß, in Mastjahren dagegen 5,5-6,5 (BRIEDERMAN 1971). Die Populationsdichten von Wildschwein, Reh oder Rotwild sind aber auch in hohem Maße von menschlichen Einflüssen wie Jagd oder Winterfütterung abhängig (NIETHAMMER & KRAPP 1986).

Die Dichte von Nagerpopulationen, wie bereits am Beispiel von *Ixodes scapularis* im Nordosten der USA erklärt, steht in direkter Beziehung zu der Überlebensrate der Zecken und der Transmissionsrate der Pathogene. Solche Daten sind für europäische zeckenübertragene Krankheiten nicht vorhanden. Jedoch ist bekannt, dass Mastjahre zu Dichten von Nagerpopulationen führen, die wiederum in Zusammenhang mit einer hohen Durchseuchung von Hanta-Viren stehen (SIN et al. 2007, CLEMENT et al. 2009, TERSAGO et al. 2009). Aus diesem Grund glauben wir, dass auch die Häufigkeit zeckenübertragener Krankheiten in Deutschland von Mastjahren abhängt.

Eines der Hauptprobleme bei der Untersuchung der sylvatischen Epidemiologie von zeckenübertragenen Krankheiten in Europa ist die extrem geringe Wirtsspezifität von *Ixodes ricinus* und die moderat geringe Wirtsspezifität der beiden *Dermacentor*-Spezies. Dadurch werden viele Effekte der beschriebenen Faktoren so gegeneinander abgepuffert, dass die Erforschung der zeckenübertragenen Krankheiten einer Multivariationsanalyse gleicht, speziell dann, wenn die Erreger ebenfalls wenig wirtsspezifisch sind, wie die *Borrelia*-Erreger (ROSA et al. 2003).

3.6 Pathogen-Zecken-Wirt-Interaktionen

Wirt-Pathogen-Beziehungen sind oft epidemiologisch komplex und für viele Erreger noch nicht ausreichend untersucht. Die Dynamik eines Erregers, der Nager als Wirt nutzt, aber nicht von Zecken übertragen wird, ist allerdings weitgehend aufgeklärt und soll hier als Beispiel dienen. Ein Ausbruch des Hanta-Virus im Südwesten der USA führte zu einer hohen Sterblichkeitsrate bei den akut infizierten Menschen (zunächst 70 %, später 40 %). Damit gingen hohe Populationsdichten von Nagetieren einher (darunter die Hirschmaus *Peromyscus maniculatus*, der wichtigste Wirt im Zusammenhang mit der Epidemiologie von zeckenübertragenen *Borrelia*-Arten in Nordamerika) (YATES 2002). Diese um 3-30 % höheren Populationsdichten als im vorhergehenden Jahr hingen mit einem starken Pflanzenwachstum (gemessen als **NDVI**, Normalized Difference Vegetation Index; normalisierter differenzierter Vegetationsindex) und somit einer hohen Samenproduktion zusammen, was wiederum als Folge der starken Regenfälle während des **El Niño** 1992 angesehen wurde (YATES et al. 2002). Nachdem sich die Regenfälle normalisiert hatten, sanken sowohl die Dichte der Nagetierpopulationen als auch die Anzahl menschlicher Infektionen. Während der **La Niña**-Phase setzten die übermäßigen Regenfälle aus, die Nagetierpopulationen wurden fast vollständig dezimiert, und die Infektionsraten bei Menschen gingen dementsprechend zurück. Dieses scheinbar vorhersehbare Muster wurde einige Jahre später unterbrochen, als die Populationsdichten von Nagetieren relativ gering waren, die Infektionen bei Menschen aber dennoch beträchtlich anstiegen. In diesem Fall konnte der Anstieg von Infektionen bei Menschen mit dem sehr hohen Anteil infizierter Nager in Verbindung gebracht werden. Die starke Ausdünnung der Population hatte zum Tod der nicht empfänglichen Nager mit Antikörpern gegen den Virus geführt, während die jetzt vorherrschenden Jungtiere empfänglich für neue Infektionen waren (YATES et al. 2002).

Dieses Beispiel zeigt Zusammenhänge auf, die entscheidend sind, um die Dynamik von zeckenübertragenen Krankheiten besser zu verstehen: Eine Übertragung ist abhängig von der Größe der Wirtspopulationen und dem darin enthaltenen Prozentsatz an infizierten Tieren.

Eine **Meta-Analyse** zusammen mit Freilandversuchen von PERKINS et al. (2006) ergab, dass ein Populationsrückgang beim Wild die Anzahl der

mit FSME infizierten Zecken erhöhte. Dies lässt sich darauf zurückführen, dass Nymphen dann eher auf anderen empfänglichen und dementsprechend potenziell infektiösen Wirten wie Nagern saugen.

Wie bereits erwähnt, ist auch in Europa die Wahrscheinlichkeit, am Hanta-Virus zu erkranken, mit Mastjahren und dem danach erfolgenden Anstieg der Anzahl von Wirtstieren verbunden. Die Dichte der Populationen geeigneter Wirte und deren Anteil an empfänglichen Individuen (Jungtieren) reguliert sich also durch eine kausale Abfolge von Faktoren: Klima → Samen/Saatproduktion → Fortpflanzungserfolg. Die Populationsdichte der Wirte, die einen Verdünnungseffekt auf die Abundanz der Erreger ausüben, muss dagegen nicht diesem Schema folgen, sondern kann verschiedene andere Ursachen haben.

Von hoher Bedeutung ist auch, dass geeignete Wirte in ihren Populationen substanzielle Unterschiede sowohl in der Prävalenz als auch in der Intensität der Infektion mit Zecken aufweisen. Dies ist teilweise vom bewohnten Habitat, von der Populationsstruktur und vom Geschlecht des Wirtes abhängig (SINSKI et al. 2006). So sind männliche *Apodemus flavicollis* und *Microtus arvalis* stärker mit Zecken infiziert als weibliche, was bei *Myodes glareolus* nicht der Fall ist. Bei *Apodemus flavicollis* sind ältere Tiere am stärksten infiziert. Obwohl *Ixodes ricinus* der Hauptvektor für eine Vielzahl von Pathogenen ist, weicht die Reservoir-Kompetenz bei den unterschiedlichen Wirten voneinander ab (Tab. 1, KURTENBACH et al. 1998a, b). Dies kann zu lokalen Unterschieden in der **Pathogenprävalenz** führen (ETTI et al. 2003, PAULASKAS et al. 2008).

SCHMIDT & OSTFELD (2001) haben beispielsweise gezeigt, dass unempfangliche Wirte, z.B. Wirte, die nicht oder nur begrenzt für die Infektion und die Übertragung eines Pathogens auf eine uninfizierte Zecke geeignet sind, das Vorkommen eines Pathogens innerhalb einer Zeckenpopulation und somit das Risiko der Krankheitsübertragung durch eine einzelne Zecke verringern. In dieser Studie wurde ein empirisches Modell verwendet, das zeigte, dass 61 % der Larven und 72 % der Nymphen von *Ixodes scapularis* innerhalb des Untersuchungsgebiets in New York an unempfanglichen Wirten saugen. Natürlich sind solche Untersuchungen orts- und zeitabhängig; jedoch zeigt das Modell, dass eine hohe Diversität an potenziellen Wirten zu einem geringeren Infektionsrisiko der Wirte führt. Bezieht man dies auf das Erkrankungsrisiko bei Menschen,

so bedeutet das, dass Gebiete mit einer hohen Wirtsdiversität geringere Pathogenprävalenzen aufzeigen, da mehr Zecken an Wirten saugen, die unempfanglich für Infektionen sind (LOGIUDICE et al. 2003). So ist die Pathogenprävalenz in *Ixodes scapularis* und bei Menschen in Gebieten, in denen (unempfangliche) Eichhörnchen vorkommen, niedriger als in solchen, in denen keine Eichhörnchen vorhanden sind (DOBSON et al. 2006). Dies wird als Verdünnungseffekt bezeichnet.

Der Verdünnungseffekt ist eng mit der jeweiligen Habitatstruktur verknüpft. Dies ist vor allem in ländlichen Gebieten mit hohen Bevölkerungsdichten wichtig. Hier entstehen durch die starke Habitatfragmentierung aufgrund der hohen Straßen- und Siedlungsdichte keine großen, zusammenhängenden Flächen mit natürlicher Vegetation.

Die Landnutzung und deren Änderung haben also offensichtlich Einfluss auf die Epidemiologie. Beispielhaft wird dies aufgezeigt anhand von drei Hypothesen, die den Einfluss von Landnutzung und deren Änderung auf die Epidemiologie der Borreliose in den USA behandeln:

Randhabitate (**Ökotope**) bewirken in fragmentierten Lebensräumen eine erhöhte Populationsdichte der Großwirte. Strauchvegetation und Gras z.B. dienen als Unterschlupf und Nahrung für Wildtiere, die als Wirte fungieren. Reduzierte Jagd durch die Nähe menschlicher Siedlungen und das Fehlen von Räubern charakterisieren diesen Lebensraum. Man nimmt an, dass solche Umstände zu einer Erhöhung der Zeckenabundanz führen. Die Dichte von empfänglichen (Nagetiere für Borreliose) und unempfanglichen (Weißwedelhirsch und Eichhörnchen für Borreliose) Wirten bestimmt das Infektionsrisiko (BARBOUR & FISH 1993, FRANK et al. 1998, BROWNSTEIN et al. 2005, DOBSON et al. 2006).

Diese Argumentation kann auch auf die Populationsdichte kleinerer Säugetierarten – wie die Weißfußmaus (*Peromyscus leucopus*), der Hauptwirt von Larven und Nymphen von *Ixodes scapularis* – übertragen werden. Eine Ausweitung von Randhabitaten würde dementsprechend zu höheren Zeckendichten führen (OSTFELD & KEESING 2000, SCHMIDT & OSTFELD 2001, BROWNSTEIN et al. 2005).

Das Vordringen menschlicher Siedlungen in semi-natürliche und natürliche Landschaften erhöht das Risiko des Kontakts (Übertragung) zwischen Vektor und Mensch. In den USA treten die meisten Infektionen in Wohngegenden auf (FALCO & FISH 1988).

3.7 Bezug zum Menschen

Menschlicher Kontakt zu Zecken steht in direkter Verbindung mit der Aktivität des Menschen in Gebieten, die von Zecken und deren Wirten bewohnt sind. Die Wahrscheinlichkeit, von *Ixodes ricinus* gestochen zu werden und sich dabei z.B. mit Borrelien zu infizieren, hängt – wie bereits dargestellt und diskutiert – vom Klima, dem Landschaftstyp, der dort vorherrschenden Biodiversität und anderen Faktoren ab. Das Risiko eines Zeckenstichs ist somit orts- und zeitabhängig (spatiotemporal).

Es gibt keine Studien darüber, dass sich die Fortbewegungsgeschwindigkeit von Menschen auf die Wahrscheinlichkeit, von Zecken befallen zu werden, auswirkt. Wie bereits erwähnt, sind die wichtigen Stimuli eher Geruch und Erschütterung. Der Übergang auf einen Wirt ist ein automatischer Vorgang. Die Art, wie sich Menschen im Habitat verhalten, und die Art der Aktivität (z.B. Wandern, Pilze sammeln, Arbeiten im Wald) spielen dennoch eine wichtige Rolle in Bezug auf das Risiko, der Wirt einer Zecke zu werden, und im Hinblick auf die Übertragungsdynamik verschiedener zeckenübertragener Krankheiten (STODDARD et al. 2009). So sind Waldarbeiter und Jäger eher abseits der Wege im Unterholz unterwegs, wo Zecken vorhanden sind, als eher häuslich orientierte Menschen oder solche, die in innerstädtischen Gebieten wohnen (RATH et al. 1996, FINGERLE et al. 1997).

3.7.1 Wichtige humanpathogene zeckenübertragene Krankheiten in Baden-Württemberg

Borreliose

Borreliose ist in der nördlichen Hemisphäre nach aktuellem Kenntnisstand die häufigste durch Zecken übertragene Infektionskrankheit (ALPERS et al. 2004, STANEK 2005, POGGENSEE et al. 2008). Sie ist als Multisystemerkrankung, die Haut, Herz, Nervensystem, Muskel- und Skelettsystem betreffen kann (STANEK 2005), gekennzeichnet durch ein Spektrum unterschiedlicher klinischer Manifestationen und Krankheitsbilder, verläuft aber in mehr als 25 % der Fälle klinisch unauffällig (KRAUSE & FINGERLE 2009). Ein frühes Anzeichen der Infektion ist die Wanderröte (Erythema migrans, EM, Abb. 10), eine lokale, meist kreisförmige Hautrötung. Abgesehen vom EM, das einer späten Manifestation vorausgehen kann, aber nicht muss, zeigen die meisten der chro-



Abbildung 10. Charakteristischer Hautausschlag (Wanderröte, Erythema migrans) bei einer Lyme-Borreliose. – Foto: J. GATHANY.

nisch erkrankten Patienten nur Symptome an einem Organsystem (HUPPERTZ et al. 1999), denn die humanpathogenen Genospezies scheinen jeweils bestimmte Organsysteme zu befallen. Diese unterschiedlichen Organmanifestationen führt man auch auf die Heterogenität des *Borrelia-burgdorferi*-s.l.-Komplexes zurück. So wird *Borrelia afzelii* häufig bei Hautmanifestationen und *Borrelia garinii* bei Neuroborreliosen nachgewiesen. *Borrelia burgdorferi* s.s. wird vermehrt bei **Arthritiden** (Gelenkentzündungen) nachgewiesen, die aber offensichtlich von allen drei Spezies hervorgerufen werden können (EIFFERT et al. 1998, WANG et al. 1999, LUENEMANN et al. 2001).

Durch eine rechtzeitige Diagnose und frühe Therapie des EM können Spätfolgen der Lyme-Borreliose, wie eine Neuroborreliose oder eine Arthritis, meist verhindert werden. Andere chronische Manifestationen, wie die Hautkrankheit

Akrodermatitis chronica atrophicans oder eine Herzbeteiligung, sind eher selten (< 5 %) (KRAUSE & FINGERLE 2009).

Borreliose kann, wie bereits erwähnt, von mehreren *Borrelia*-Arten ausgelöst werden. Mindestens 18 verschiedene Genospezies werden nach derzeitigem Kenntnisstand weltweit unter dem *Borrelia-burgdorferi*-s.l.-Komplex zusammengefasst, die als pathogen für Mensch und Tier gelten (STANEK & REITER 2011). Während im US-amerikanischen Raum hauptsächlich *Borrelia burgdorferi* s.s. als Auslöser der Infektion angesehen wird, steht in Europa eine größere Speziesdiversität mit der Erkrankung im Zusammenhang (BARANTON et al. 1992, COLARES-PEIREIRA et al. 2004, DIZA et al. 2004). Für *Borrelia burgdorferi* s.s., *Borrelia afzelii*, *Borrelia bisettii*, *Borrelia garinii*, *Borrelia lusitaniae*, *Borrelia spielmanii* und *Borrelia valaisiana* ist die Humanpathogenität eindeutig geklärt (RICHTER et al. 2006, FINGERLE et al. 2008, STANEK & REITER 2011).

Viele Untersuchungen bestätigen die Verbindung verschiedener Genospezies mit einem bevorzugten Reservoirwirt. So konnten aus kleinen Säugetieren wie *Apodemus sylvaticus* und *Erinaceus europaeus* hauptsächlich *Borrelia afzelii*, *Borrelia garinii* und *Borrelia spielmanii* isoliert werden (HUMAIR et al. 1995, 1999, KURTENBACH et al. 1998a, b, HU et al. 2001, HUEGLI et al. 2002, SKUBALLA et al. 2007, 2012).

Borrelia garinii und *Borrelia valaisiana* sind hauptsächlich mit verschiedenen Vogelspezies vergesellschaftet (HUMAIR et al. 1998, RICHTER et al. 2000, HUMAIR 2002; KURTENBACH et al. 2002).

Man kann davon ausgehen, dass zwei hauptsächliche Transmissionszyklen bei der Verbreitung von *Borrelia burgdorferi* s.l. eine Rolle spielen: der Kleinsäuger-Zecke- und der Vogel-Zecke-Zyklus (KURTENBACH et al. 1998a, b, 2001, 2002). *Borrelia burgdorferi* s.s. nimmt an beiden Zyklen teil und scheint nicht spezialisiert zu sein. OEHME et al. (2002) ermittelten für Baden-Württemberg Infektionsraten für *Borrelia afzelii* von 37 %, gefolgt von *Borrelia garinii* (22 %), *Borrelia valaisiana* (14 %) und *Borrelia burgdorferi* s.s. (10 %) in Zecken von Patienten. *Borrelia spielmanii* wurde ebenfalls in Zecken von Patienten und in Zecken von der Vegetation in Baden-Württemberg nachgewiesen (OEHME et al. 2002). Möglicherweise stellt der Igel neben dem Siebenschläfer ein Haupterregerreservoir für diese *Borrelia*-Spezies dar (RICHTER et al. 2006, SKUBALLA et al. 2007).

FSME

Die Frühsommer-Meningoenzephalitis (FSME) ist die häufigste durch Arthropoden (Gliederfüßer) übertragene Viruskkrankheit in Europa. Sie kann mit einer fieberhaften Erkrankung unter Beteiligung der Hirnhäute (Hirnhautentzündung, Meningitis), in schweren Fällen aber auch des Gehirns und des Rückenmarks einhergehen (BRÖKER & GNIEL 2003).

Eine Einschätzung des FSME-Erkrankungsrisikos wird anhand der kreisbezogenen Anzahl von Neuinfektionen innerhalb eines bestimmten Zeitraums der nach Infektionsschutzgesetz (IfSG) gemeldeten und dem Robert-Koch-Institut (RKI) übermittelten FSME-Erkrankungen vorgenommen (ROBERT KOCH-INSTITUT 2007). Flächendeckende Untersuchungen zum Nachweis des FSME-Virus in Zecken und/oder Antikörpern bei Wildtieren, die als Virusreservoir eine Rolle spielen, liegen aktuell nur für wenige Gebiete vor (ROBERT KOCH-INSTITUT 2009).

Für das Infektionsrisiko ist die Virus-Trägerrate von *Ixodes ricinus*-Populationen in den FSME-Verbreitungsgebieten von entscheidender Bedeutung. Je höher die Zahl virustragender und damit potenziell infektiöser Zecken ist, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit von Infektionen beim Menschen und von möglichen menschlichen Erkrankungen (DOBLER 1998). Ein Kreis wird als Risikogebiet definiert, wenn die Anzahl der Neuerkrankungen im Kreis selbst oder in der Kreisumgebung signifikant den festgelegten Grenzwert von 1 FSME Erkrankung pro 100.000 Einwohner in 5 Jahren übersteigt (ROBERT KOCH-INSTITUT 2009). Die Zahl der gemeldeten menschlichen Erkrankungsfälle zeigte in den letzten Jahren einen deutlichen Anstieg mit durchschnittlich 140 Fällen in Baden-Württemberg, wobei das Jahr 2012 mit nur 72 Fällen eine Ausnahme bildet. In einigen Landkreisen (Landkreise Alzey-Worms, Germersheim und Rhein-Pfalz-Kreis, Stadtkreise Speyer und Worms), die formal an Risikogebiete in Baden-Württemberg grenzen, traten aber niemals FSME-Erkrankungen auf. Weil der Rhein in dieser Region eine plausible natürliche Grenze für Naturherde darstellt, wurden diese fünf Kreise nicht zu Risikogebieten erklärt (ROBERT KOCH-INSTITUT 2009). Aufgrund früherer – allerdings nur sporadischer – Untersuchungen ging man davon aus, dass in Endemiegebieten ca. jede 1000. Zecke Träger von FSME-Viren sei (MAIER et al. 2003). Untersuchungen des Landesgesundheitsamtes Baden-Württemberg zeigen aber, dass in den

bekannten Verbreitungsgebieten ca. jede 20. bis 50. Zecke ein potenzieller FSME-Überträger ist (MAIER et al. 2003). In den im Großraum Freiburg gelegenen Tälern der Elz, der Kinzig und im Simonswälder Tal wurden Werte von 1,4 – 2,2 % ($n = 2.590$), im Bereich nördlich des Bodensees Werte von 1,2 – 2,3 % ($n = 2.057$) registriert. Im Großraum Stuttgart und in Pforzheim lagen die Werte bei 0,3 – 0,8 % ($n = 3.488$) bzw. bei 0 – 0,5 % ($n = 1.054$) (OEHME et al. 2002). Die höchsten Werte wurden im Gesamtschwarzwald mit 3,4 % (Nymphen) und 4,8 % (Adulte) ermittelt (MAIER et al. 2003). Als einer der Gründe für diese Anstiege der Erkrankungszahlen wird u.a. ein intensiverer Viruszyklus mit höheren Trägeraten der Zecken als Folge milderer Winter diskutiert (DOBLER 1998, ALPERS et al. 2004).

Weitere, weniger bekannte zeckenübertragene Erkrankungen

Es gibt eine Reihe an vektorübertragenen Erregern, die zwar zum Teil seit Längerem bekannt sind, aber bisher nicht im Interesse der Öffentlichkeit standen (BLANCO & OTEO 2002, ALPERS et al. 2004, HAAS et al. 2004, BOGDAN 2009). Bei diesen „(Re)-Emerging infectious diseases“ gibt es noch erheblichen Forschungsbedarf hinsichtlich ihrer Verbreitung und Bedeutung (SRETER et al. 2004, DOBLER & WÖLFEL 2009). Neu auftretende, zuvor unbekannte Erreger erwiesen sich in den letzten beiden Jahrzehnten immer wieder als Ursache von Erkrankungen (HILDEBRANDT et al. 2007). Der Anstieg der Fallzahlen könnte zum Teil am erhöhten Bewusstsein für diese Krankheiten sowie an der Weiterentwicklung diagnostischer Möglichkeiten liegen (ALPERS et al. 2004).

Anaplasmose

Das Bakterium *Anaplasma phagocytophilum* verursacht eine akute fieberhafte Erkrankung des Menschen mit vielfältigen, unspezifischen Symptomen wie Kopf- und Gliederschmerzen, Husten und Übelkeit (ALPERS et al. 2004, STANEK 2005, SILAGHI et al. 2008). *Anaplasma phagocytophilum* umfasst die ursprünglichen Arten *Ehrlichia phagocytophila*, *Ehrlichia equi* und den Erreger der humanen granulozytären Anaplasmose (HGA) (DUMLER et al. 1995). *Anaplasma phagocytophilum* kommt in vielen Tierarten vor; die Hauptreservoirwirte humanpathogener Stämme sind derzeit allerdings noch unbekannt (VON LOEWENICH et al. 2003, SRETER et al. 2004). Obwohl die veterinärmedizinische Bedeutung schon 1910 von THEILER (THEILER 1910) erkannt

wurde und im Laufe der Zeit verschiedene Arten identifiziert wurden, konnten die Erreger erstmalig 1990 mit einer Erkrankung beim Menschen in Verbindung gebracht werden (DUMLER et al. 2005). Seit 1990 haben in den USA die Fälle deutlich zugenommen, und den Infektionen wird jetzt auch vermehrt in Europa Beachtung geschenkt. Serologische Untersuchungen weisen darauf hin, dass der Erreger weit verbreitet ist (DUMLER et al. 2005).

In Baden-Württemberg konnten OEHME et al. (2002) je nach Region bei 5-16 % der Waldarbeiter Antikörper gegen *Anaplasma phagocytophilum* nachweisen. Die Bewertung der serologischen Befunde ist jedoch schwierig, insbesondere angesichts des Mangels an klinisch nachweisbaren Erkrankungen in Deutschland (ALPERS 2004). Insgesamt ist die Datenlage für die HGA in Deutschland noch unzureichend.

Von verschiedenen Untersuchungsgebieten in Deutschland wurden bisher ähnliche Prävalenzen (Durchseuchungen) für *Anaplasma phagocytophilum* in *Ixodes ricinus*-Zecken ermittelt: 2,3 % in Thüringen (HILDEBRANDT et al. 2003), 2,9 % in Bayern (SILAGHI et al. 2008) und durchschnittlich 1,0 % in Baden-Württemberg (HARTELT et al. 2004, 2008a). In Bayern und Baden-Württemberg von Hunden abgesammelte Zecken zeigten eine Durchseuchungsrate von durchschnittlich 4,7 % (2,6 – 7,3 %) (LEONHARD 2005). HARTELT et al. (2008a) konnten in Nagern in Baden-Württemberg eine durchschnittliche Prävalenz von 5,3 % feststellen. Dabei fiel eine deutlich höhere Durchseuchung bei der Familie der Wühlmäuse (10,3 %) im Vergleich zu den untersuchten Langschwanzmäusen (0,4 %) auf. SKUBALLA et al. (2010) fanden in Igel und deren Zecken *Anaplasma phagocytophilum*, was diese synanthrope (an den menschlichen Siedlungsbereich angepasste) Spezies als möglichen Reservoirwirt erscheinen lässt. Noch besteht erheblicher Forschungsbedarf, um die Epidemiologie dieser Erkrankung vollständig zu verstehen.

Rickettsiosen

Rickettsien sind als intrazellulär lebende Bakterien mit Arthropoden (Gliederfüßern) assoziiert und können auf Wirbeltiere über Speichel oder Kot sowie über Blut oder als Aerosol übertragen werden. Neben Zecken als Überträger werden auch Läuse, Flöhe und Milben in Betracht gezogen (DOBLER & WÖLFEL 2009). In Deutschland kommen mindestens sieben verschiedene *Rickettsia*-Arten vor (DOBLER & WÖLFEL 2009). In

einer Studie in Baden-Württemberg (HARTELT et al. 2004) lag die Prävalenz von *Rickettsia helvetica* in *Ixodes ricinus* bei 8,9 %. Viele Rickettsien sind offenbar humanpathogen (DOBLER & WÖLFEL 2009).

Zu der Gruppe der Rickettsiosen gehört eine Reihe von fiebrigen Erkrankungen, die weltweit vorkommen und verschiedenartige Krankheitsbilder verursachen (ANGELAKIS & RAOULT 2011). Arten der Gattung *Rickettsia* werden daher in verschiedene Gruppen unterteilt: die durch Zecken übertragene Fleckfieber-Gruppe (Spotted Fever Group, SFG), die Epidemische-Fleckfieber-Gruppe und die Gruppe der Ahnen-Rickettsien (DOBLER & WÖLFEL 2009). In den letzten Jahren konnten eine Reihe von bisher unbekannten *Rickettsia*-Arten mit neuen Krankheitsbildern assoziiert werden. Rickettsien gehören damit zu den „emerging diseases“, also den neu auftretenden Krankheiten (DOBLER & WÖLFEL 2009).

Coxiella burnetii

Das Bakterium *Coxiella burnetii* ist Verursacher des Q-Fiebers, einer fast weltweit verbreitete Zoonose (ALPERS et al. 2004). Wiederkäuer und viele andere Säuger und Vögel bilden das Reservoir für diesen Erreger, wobei Zecken als Vektoren für die Übertragung zwischen den Tieren dienen können (MAURIN & RAOULT 1999). Die Übertragung des hoch infektiösen Bakteriums auf den Menschen erfolgt auf aerogenem Weg durch Aerosole, die beim Lammeln entstehen, durch Zeckenkot in Schafvlies oder durch Coxiellen im Staub, z.B. auf Wanderwegen, die von Schafen genutzt werden. Beim Menschen nimmt die Infektion in ca. der Hälfte der Fälle einen schweren, grippe-ähnlichen Verlauf, der häufig durch Leber- (Hepatitis) und Lungenentzündungen (Pneumonien) kompliziert wird (MAURIN & RAOULT 1999). In Tieren verläuft die Krankheit meist asymptomatisch, es wird jedoch eine Assoziation mit Fertilitätsstörungen und Aborten beobachtet (MAURIN & RAOULT 1999, ALPERS et al. 2004).

In einer Studie von STING et al. (2004) wurden Schafe und deren Zecken (*Dermacentor* sp.) auf das Vorhandensein von *Coxiella burnetii* untersucht. Der Erreger wurde in einer nüchternen (ungesogenen) Zecke und im Zeckenkot auf Schafen bei Lörrach gefunden. Serologische Untersuchungen bestätigten das Auftreten von *Coxiella burnetii* in vier Landkreisen in Baden-Württemberg.

Die Übertragung durch Aerosole scheint am bedeutendsten zu sein. Ob Zecken ebenfalls eine

wichtige Rolle als Vektoren von *Coxiella burnetii* in der Epidemiologie des Q-Fiebers spielen, bleibt zu untersuchen.

Babesiose

Neben Bakterien und Viren können auch Protozoen von Zecken übertragen werden. In der Veterinärmedizin wird *Babesia*-Arten schon seit Ende des 19. Jahrhunderts große Aufmerksamkeit geschenkt. 1888 beschrieb BABES erstmalig diese Erkrankung bei Rindern, die sich als verheerende Viehseuche, verursacht durch *Babesia bigemina*, manifestiert (KRAUSE 2002).

Der erste Fall einer europäischen Babesiose beim Menschen wurde 1956 in Jugoslawien beobachtet. Dies war ein Patient, dessen Milz operativ entfernt wurde und der an der rasant verlaufenden Infektion starb (siehe HILDEBRANDT 2007). Berichte über klinisch manifestierte Babesien-Erkrankungen beim Menschen beziehen sich in der Regel in Europa auf *Babesia divergens*, in Amerika auf *Babesia microti* (HERWALDT et al. 2003). HILDEBRANDT et al. konnten erstmalig 2007 eine autochthone, also einheimische Infektion von *Babesia microti* bei einer Frau aus Deutschland nachweisen. Vereinzelt wurden aber auch andere Arten (z.B. *Babesia bovis*, *Babesia canis*, *Babesia* sp.) beim Menschen gefunden (KJEMTRUP & CONRAD 2000), sodass zu erwarten ist, dass bei genaueren Untersuchungen weitere Arten im Menschen nachgewiesen werden.

Die canine Babesiose, eine weitverbreitete Erkrankung der Hunde, die von *Babesia canis* verursacht wird, ist eine hochfieberhafte Erkrankung mit Anämie (Blutarmut) und Gelbsucht, die in vielen Fällen innerhalb weniger Tage zum Tod führt (BARUTZKI et al. 2007). In Deutschland ist die canine Babesiose eine autochthone (heimische) Erkrankung (BARUTZKI et al. 2007).

In Baden-Württemberg wurde in Nagern eine Prävalenz von 0,8 % für *Babesia microti* nachgewiesen (HARTELT et al. 2008a). In positiv getesteten *Ixodes ricinus*-Zecken aus Baden-Württemberg (Infektionsrate 1,0 %) hingegen war vorrangig *Babesia divergens* (90,0 %) zu finden. *Babesia microti* konnte nur in drei Zecken nachgewiesen werden (HARTELT et al. 2004).

Es gibt noch eine Reihe weiterer zeckenübertragener Erkrankungen in Baden-Württemberg, die in Tabelle 1 aufgelistet sind. Da die Daten zur Durchseuchung von Zecken mit verschiedenen Pathogenen in Baden-Württemberg fast ausschließlich durch die Mitarbeiter des Landesgesundheitsamtes Stuttgarts erhoben wurden, lie-

gen Daten zu den Verbreitungsgebieten und der Epidemiologie bisher nur lückenhaft vor. Lediglich für FSME-Infektionen gibt es eine deutschlandweite Meldepflicht, was zu verlässlichen, flächendeckenden Daten innerhalb Baden-Württembergs führte. Die anderen zeckenübertragenen Krankheiten unterliegen nicht der Meldepflicht und wurden daher nur punktuell in Baden-Württemberg nachgewiesen. Eine Zuordnung zu bestimmten Klimabereichen, Landnutzungstypen oder tierischen Lebensgemeinschaften lässt sich bisher nicht vornehmen. Selbst für die verschiedenen *Borrelia*-Arten mit ihren unterschiedlichen Krankheitsverläufen beim Menschen zeichnet sich noch kein Bild ab. Hier besteht noch großer Forschungsbedarf.

3.7.2 Haustierbesitzer (Hunde, Tauben)

Die braune Hundezecke *Rhipicephalus sanguineus* (Abb. 11) kommt in Mitteleuropa nur auf Haushunden vor, da das hiesige Klima keinen kompletten Entwicklungszyklus in der Natur erlaubt (WALKER et al. 2000, PETNEY et al. 2012). Die mediterrane Art wird ab und zu in Hundehütten, Zwingern und menschlichen Unterkünften, in denen sich Hunde aufhalten, gefunden. Diese Zecken wurden wahrscheinlich von Urlaubern auf ihren Hunden aus wärmeren Gebieten mitgebracht (GLASER & GÖTHE 1998, GÖTHE & HAMEL 1973a, b). Allerdings gibt es auch Berichte über Hunde, die Mitteleuropa nie verlassen haben und nach Besuchen in infizierten Häusern ebenfalls infiziert wurden (GÖTHE 1968). Normalerweise befällt diese Zecke den Menschen nicht, da sie Hunde als Wirte bevorzugt; jedoch gibt es Berichte über den starken Befall eines Hundes, wodurch es auch zu menschlichen Infektionen kam. Auf diesem Wege wurde das nach einem Urlaub in Südeuropa durch einen Haushund in die Schweiz eingeschleppte Mittelmeerfleckfieber auf vier Mitglieder der betreffenden Familie übertragen (PETER et al. 1984).

Tauben, Taubenschläge und Brutkolonien von Stadtauben sind häufig mit der Lederzecke *Argas reflexus* infiziert. Diese Art ist wirtsspezifisch und befällt nur selten Menschen, es sei denn, die Tauben wurden von Taubenschlägen oder Gebäuden entfernt. Aufgrund des Fehlens des natürlichen Wirts werden dann auch Menschen gestochen. Solche Stiche können zu allergischen Reaktionen bis hin zum anaphylaktischen Schock führen (DAUTEL et al. 1999, HILGER et al.



Abbildung 11. Männchen der Braunen Hundezecke *Rhipicephalus sanguineus*. – Foto: J. GATHANAY & W. NICHOLSON.

2005, KLEINE-TEBBE et al. 2006). Es gibt allerdings keine Hinweise darauf, dass *Argas reflexus* Pathogene auf den Menschen überträgt.

3.7.3 Weitere Gefährdungen

Durch die menschliche Reiseaktivität könnten bald auch andere Zeckenarten, die wie *Rhipicephalus turanicus* weniger wirtsspezifisch sind, eingeführt werden und als Vektor für humanpathogene Erreger dienen. ESTRADA-PEÑA & VENZAL (2007, siehe auch ESTRADA-PEÑA 2008) vermuten, dass Arten wie *Rhipicephalus bursa* und *Hyalomma marginatum* sich von ihren bisher vorwiegend mediterranen Verbreitungsgebieten in Richtung Mitteleuropa ausbreiten werden (PETNEY et al. 2012). Letztere Art ist Vektor einer Vielzahl von Pathogenen von Tieren (*Anaplasma marginale*, *Babesia bigemina*, *Babesia bovis* von Rindern, *Babesia caballi* und *Babesia equi* von Pferden, *Anaplasma ovis*, *Babesia motasi*, *Babesia ovis*

und *Theileria separata* von Schafen), aber auch für das hämorrhagische Krim-Kongo-Fieber des Menschen (siehe WALKER et al. 2000).

Wir konnten keine Studie finden, in der untersucht wurde, ob sich Diabetes, Geschlecht oder Alter des Menschen auf die Wahrscheinlichkeit, von einer Zecke gebissen zu werden, auswirkt. Dies ist ein Bereich, der näherer Untersuchung bedarf. Es gibt eine Studie aus Deutschland, die zeigt, dass mehr weibliche mit *Borrelia burgdorferi* s.l. infizierte Zecken auf Menschen gefunden werden, als in Anbetracht der Zeckenprävalenz in natürlichen Gebieten erwartet worden ist (FAULDE & ROBBINS 2008). Die Autoren gehen davon aus, dass infizierte Zecken ihre Wirte schneller finden.

3.7.4 Vorsichtsmaßnahmen

Um einen Befall mit Zecken zu vermeiden, wird vor allem zur Meidung bekannter Vektorhabitate geraten. Das Tragen langärmeliger Oberteile und langer Hosen wird empfohlen, um das Vordringen von Zecken zur Haut zu verhindern. Zwar sind Zecken auf heller Kleidung leichter zu entdecken (KAHL 1996), jedoch hat eine Studie aus Schweden ergeben, dass Nymphen von *Ixodes ricinus* Menschen mit heller Kleidung bevorzugen (STJERNBERG & BERGLUND 2005). Dazu mussten mehrere Probanden abwechselnd in heller und in dunkler Kleidung identischer Fabrikate durch ein zeckeninfiziertes Gebiet laufen. Dabei wurden 62 % der Zecken auf der hellen Kleidung gefunden und nur 38 % auf der dunklen.

Zur Befallsprävention gehören auch die Nutzung von Textil- und Körperrepellents, also abschreckenden Mitteln, und ein Körpercheck spätestens zwei Stunden nach Begehung eines fraglichen Gebietes (ESTRADA-PEÑA & JONGEJAN 1999, FAULDE & HOFFMANN 2001). Die Entfernung einer Zecke in den ersten 24 – 32 Stunden nach erfolgtem Ansitz reduziert die Übertragungswahrscheinlichkeit z.B. von Borreliose. Bei vorliegendem Babesiose- bzw. FSME-Risiko sollte die Entfernung bereits nach zwei Stunden, besser nach 30 Minuten erfolgen (FAULDE & HOFFMANN 2001).

3.7.5 Repellents

In der Literatur werden verschiedene synthetische und biologische Stoffe zur Abwehr von Zecken beschrieben, die meist auch im Handel erhältlich sind. Zu den synthetischen Stoffen gehören u.a. Permethrin und Diethyltoluamid (DEET).

Permethrin ist ein Insektizid/Akarizid, das als Textilrepellent verwendet wird. FAULDE et al. (2008) haben die Wirkung von Permethrin-imprägnierten Kampfuniformen der Bundeswehr auf *Ixodes ricinus*-Zecken getestet. Die imprägnierte Kleidung gewährte einen Schutz vor Zecken von 95,5 %. 65 %iges Permethrin wird auch als Zeckenschutz für Hunde verwendet. Bei behandelten Hunden ist das Risiko einer Zeckeninfektion in der ersten Woche nach Anwendung zu 90 % reduziert, nach sechs Wochen noch zu 48 % (ENDRIS et al. 2000).

DEET ist in einigen im Handel erhältlichen Fertigpräparaten enthalten, die auf die Haut aufgetragen werden und gegen den Befall mit verschiedenen Arthropoden (Gliederfüßern) schützen sollen. Durch die Verwendung eines auf die Haut aufzutragenden Fertigpräparates mit den Inhaltsstoffen DEET und EBAAP (Ethylbutylacetylaminopropionat) kann das Risiko eines Zeckenstichs erheblich gesenkt werden (STAUB et al. 2002). Erwachsene dürfen DEET in einer Konzentration von 30 % verwenden, bei Kindern sollten Mittel mit einem Wirkstoffanteil von über 7,5 % allerdings vermieden werden; außerdem sollten nur maximal 20 % der Hautoberfläche behandelt werden. Schwangeren und Stillenden wird die Anwendung nicht empfohlen (FAULDE & HOFFMANN 2001). Bei Kombination von DEET-haltigen Mitteln und Permethrin-imprägnierter Kleidung wird ein erheblich größerer Effekt erzielt als bei alleiniger Anwendung von DEET (FAULDE & HOFFMANN 2001).

Zu den biologischen Stoffen gehören u.a. Dodekansäuren, Mönchspfeffer, Teebaumöl, Zitroneneukalyptus und Basilikum. Dodekansäuren sind natürlich vorkommende Carbonsäuren, die z.B. in Kokosöl oder Palmkernöl vorhanden sind. SCHWANTES et al. (2008) haben sieben verschiedenen Säuren auf ihre Wirksamkeit als Zeckenrepellent (*Ixodes ricinus*) getestet. Alle sieben zeigten eine schützende Wirkung zwischen 81,4 % und 100 %.

MEHLHORN et al. (2005) untersuchten über 70 Pflanzenextrakte auf ihre Wirksamkeit als Repellent gegen Zecken. Dabei kam heraus, dass ein Extrakt aus den Samen des Mönchspfeffers (*Vitex agnus castus*) abweisend auf *Ixodes ricinus* und *Rhipicephalus sanguineus* wirkt. Die Dauer der Wirksamkeit beträgt mindestens sechs Stunden. Auch das Öl des Teebaumes (*Melaleuca alternifolia*) wurde in unterschiedlichen Konzentrationen auf seine abweisende Wirkung gegen Nymphen von *Ixodes ricinus* getestet (IORI et al. 2005). Ze-

cken, die dem Teebaumöl für 30 oder 60 Minuten ausgesetzt waren, reagierten nicht auf das Öl. Erst nach 90 Minuten konnte eine Verringerung der Überlebensrate festgestellt werden, aber keine abweisende Wirkung.

Citridiol, gewonnen aus dem Zitroneneukalyptus (*Corymbia citriodora*), zeigt eine schützende Wirkung. Der durchschnittliche Befall reduziert sich nach der Anwendung des Repellents von 1,5 auf 0,5 Zecken pro Proband (GARDULF et al. 2004). In Kombination mit anderen natürlichen Ölen kann Citridiol 100 % abweisend gegen Zecken sein (JAENSON et al. 2006). MyggA Natural (Bioglan, Lund, Sweden) ist ein im Handel erhältliches Repellent gegen Arthropoden. Es besteht zu 30 % aus Citridiol; Öle des Echten Lavendels (*Lavandula angustifolia*) und der Zitronengeranie (*Pelargonium graveolens*) sind in geringeren Anteilen enthalten. Auf Kleidung konnte die abweisende Wirkung auch im Freiland festgestellt werden (GARBOUI et al. 2006). Eugenol, gewonnen aus Basilikum (*Ocimum basilicum*), zeigt bei *Ixodes ricinus* die gleiche zeckenabweisende Wirkung wie DEET (DEL FABBRO & NAZZI 2008).

In einer Studie aus Schweden wurden Inhaltsstoffe aus verschiedenen Pflanzen (*Corymbia citriodora*, *Lavandula angustifolia*, *Pelargonium graveolens*, *Hyptis suaveolens*, *Salvadora persica*, *Pistacia atlantica*, *Juniperus phoenicea*) positiv auf ihre zeckenabweisende Wirkung getestet (GARBOUI 2008). Die wirksamen Bestandteile waren u. a. α -Pinen, β -Pinen, Sabinen, Myrcen, α -Phellandren, β -Phellandren, 4-Caren, γ -Terpinen, β -Caryophyllen und Humulen. Von all diesen Pflanzenbestandteilen ist bekannt, dass sie auch eine insektenabweisende Wirkung haben.

4 Bekämpfung von Zecken und zeckenübertragenen Krankheiten

Zeckenübertragene Krankheiten sind schwer zu kontrollieren (PIESMAN & EISEN 2008). Abbildung 12 zeigt in einem Diagramm mögliche Strategien zur Kontrolle von zeckenübertragenen Krankheiten. Die meisten haben wir bereits diskutiert. Im folgenden Abschnitt konzentrieren wir uns insbesondere auf Impfstoffe zur Zeckenkontrolle sowie ökologisch vertretbare Kontrollmethoden. Eine Impfung des Menschen gegen FSME hat sich als wirksam erwiesen und bietet somit Schutz in FSME-Risikogebieten (LOEW-BASELLI et al. 2006). Im Fall von *Borrelia burgdorferi* s.s.

gibt es mehr Schwierigkeiten. Aufgrund von zurückgehenden Verkaufszahlen und Angst vor Nebenwirkungen wurde ein in Nordamerika entwickelter Impfstoff gegen Borreliose bereits nach drei Jahren wieder vom Markt genommen (NIGROVIC & THOMPSON 2007). Allerdings wird an neuen, verbesserten Impfstoffen gearbeitet (BROWN et al. 2005). Im Gegensatz dazu gibt es keine wirksame Impfung gegen *Borrelia burgdorferi* s.l., also keine, die gegen alle in Mitteleuropa vorkommenden *Borrelia*-Arten wirkt.

In Baden-Württemberg ist die Situation bezüglich der Zeckenkontrolle besonders schwierig. Sowohl *Ixodes ricinus* als auch *Dermacentor*-Arten haben ein weites Wirtsspektrum, bei dem verschiedene Wirtsarten als Reservoirwirte für *Borrelia* spp. und FSME fungieren. Viele dieser Wildtiere wie der Igel sind durch das Gesetz geschützt. Bei anderen handelt es sich um weitverbreitete Arten wie die Röteldmaus, was deren längerfristige Kontrolle fast unmöglich macht. Auch die Zeckenart *Ixodes ricinus* kommt in fast allen Habitaten in Baden-Württemberg vor: in Wäldern, an Waldrändern, in Gebieten mit Sträuchern und niedriger Vegetation und in Streuobstwiesen sowie in ländlichen, periurbanen und urbanen Gebieten. Außerdem können *Ixodes*-Arten schnell durch Vögel aus durchseuchten Biotopen in nicht infizierte Gebiete eingeschleppt werden (SCOTT et al. 2008).

Jede größere Kontrollmaßnahme müsste große Gebiete abdecken, wodurch eventuell andere Tierarten negativ beeinflusst würden. Jegliche Kontrolle würde nur kurzfristig funktionieren, da die Wirte in den entsprechenden Gebieten präsent blieben oder in benachbarte Gebiete abwanderten und die Zecken dorthin mitnahmen. Auch die langfristige lokale Ausrottung eines Wirtes wäre mit ständigen Kosten für die Bekämpfungsmittel verbunden. Zusätzlich würde die Anwendung von Mitteln zur Bekämpfung von Milben und Zecken (Akarizide) in großem Maßstab eine verheerende Auswirkung auf die lokale Fauna haben, da Akarizide nicht spezifisch auf Zecken wirken, sondern auch nützliche bzw. geschützte Arthropodenarten dezimieren (ASHLEY et al. 2006). Eine lokale Anwendung von Akariziden in Gärten kann jedoch erfolgreich sein (PIESMAN & EISEN 2008). Auch das Entfernen von Sträuchern und Unterholz, potenzielle Habitate für Nagetiere, kann sich positiv auswirken. Ein solcher Aufwand lohnt sich normalerweise jedoch nur kurzfristig und muss ständig wiederholt werden. In dem bereits erwähnten Garten in Rastatt



Abbildung 12. Strategien zur Kontrolle zeckenübertragener Krankheiten (nach PIESMAN & EISEN 2008).

müsste man das Bambuswäldchen entfernen, in dem die Stare übernachten.

Seit ungefähr zehn Jahren werden biologische Methoden zur Zeckenbekämpfung geprüft und auch schon vereinzelt angewendet (SAMISH 2000, STRASSER et al. 2007, HARTELT et al. 2008b). Laborversuche zur Kontrolle mit Pilzen (HARTELT et al. 2008b), parasitischen Nematoden (Fadenwürmern) (HARTELT et al. 2008b) und Parasitoiden (SAMISH et al. 2004) wurden erfolgreich durchgeführt, und es gibt auch Anzeichen, dass einige dieser Kontrollorganismen in freier Natur zu einer Ausdünnung von Zeckenpopulationen führen können (SAMISH & REHACEK 1999). Neben dem Einsatz von Bakterien, Nematoden und parasitischen Wespen wird vor allem der Einsatz der insektentötenden Pilze der Gattungen *Metarhizium* und *Beauveria* favorisiert (OSTFELD et al. 2006). Obwohl diese potenziellen Antagonisten schon längere Zeit bekannt sind, wurden bis heute allerdings nur vereinzelt Studien zur

nachhaltigen biologischen Kontrolle von Zecken durchgeführt.

In den Laborexperimenten haben sich die **entomopathogenen** (insektenpathogenen) Pilzarten *Metarhizium anisopliae* und *Beauveria bassiana* als sehr infektiös gegenüber Zecken erwiesen. In Arbeiten von HARTELT et al. (2008b) wurden verschiedene Stämme von *Metarhizium anisopliae* (fünf Stämme), *Beauveria bassiana* (drei Stämme) und *Paecilomyces fumosoroseus* (zwei Stämme) auf ihre Wirksamkeit in der Bekämpfung von Zecken überprüft. Vor allem *Metarhizium anisopliae* zeigte eine hohe Wirksamkeit gegen Zecken. Dabei reagierten die verschiedenen Entwicklungsstadien der Zecken unterschiedlich auf die verabreichten Pilzsporen. Nüchterne Larven erwiesen sich als deutlich empfindlicher als nüchterne Nymphen, was auch in anderen Laborstudien bestätigt werden konnte (KAAYA 2000, SAMISH et al. 2001, GINDIN et al. 2002).

Die Kontrolle von Zeckenpopulationen im Freiland scheint mit den beschriebenen Pathogenen allerdings wenig aussichtsreich, da die Zielspezies im Habitat zerstreut vorkommt. Außerdem birgt die biologische Bekämpfung auch einige Gefahren, da nicht nur die Zielorganismen negativ beeinflusst werden können (GINSBERG et al. 2002). Nahrungsketten sind so komplex, dass etwaige Veränderungen nicht vorhersehbar sind, sodass eine natürliche Stabilität bzw. Dynamik verändert werden könnte, ohne die Konsequenzen zu kennen. Die Pilzeinbringung kann einen stark negativen Einfluss auf die Ökologie des betreffenden Gebietes haben. Es gibt zahlreiche Beispiele über den Schaden, den negativ verlaufene Biokontrollversuche verursacht haben (MILLER & APLET 1993, SIMBERLOFF & STILING 1996). Sehr artspezifische Mittel sind eher vertretbar: Bei der alljährlichen Ausbringung von Toxinen des *Bacillus thuringiensis israelensis* (BTI) zur Stechmückenbekämpfung (z.B. im Rheingraben) wurden bisher nur wenige negative Auswirkungen auf Nicht-Zielorganismen oder die betreffenden Biozöten verzeichnet (LACEY 2007). Allerdings diskutieren Naturschützer in Deutschland einen negativen Einfluss auf die Dichte der lokalen Schwalbenpopulationen.

Manche der erwähnten Zeckenpathogene sind bereits natürlich in Zeckenhabitaten vorhanden. So kommt *Metarhizium anisopliae* natürlich im Boden vor, ist aber nicht nur gegen Zecken pathogen, sondern hat auch auf sieben Insektenordnungen einen negativen Einfluss (ZIMMERMANN 1993). Es ist außerdem aus Nordamerika bekannt, dass der Parasitoid *Ixodiphagus hookeri* Populationen von *Ixodes scapularis* ausdünnen kann. Es muss aber eine bestimmte Zeckendichte vorhanden sein, damit sich der Parasitoid überhaupt etablieren kann (STAFFORD et al. 2003). Die hier aufgeführten und diskutierten Befunde verdeutlichen, dass wir von einem etablierten, vielseitig überprüften Verfahren zur Bekämpfung von Zecken noch weit entfernt sind.

Da biologische Kontrollstrategien gegen Zecken bisher nicht zufriedenstellend sind und es an der Entwicklung von effektiven Impfstoffen gegen Borreliose weiterhin mangelt, erscheint es sinnvoll, andere Faktoren zu untersuchen, die den Schutz der menschlichen Bevölkerung zum Ziel haben. Ein gewisser Schutz vor Zeckenstichen und vor den dadurch übertragenen Krankheiten kann durch ein verbessertes Wissen über die zeitliche und räumliche Verteilung der Zeckenarten und Pathogene erreicht werden. Basis da-

für ist:

1. Detailliertes Wissen über die Habitatpräferenzen der wichtigsten Zeckenarten.
2. Die Informationen sollten auf einer quantitativen Zeckensammlung in freier Natur und auf Analysen mithilfe geografischer Informationssysteme (GIS-Analysen) beruhen. Diese Angaben sollten mit den parallel erhobenen Infektionsraten der Zecken mit humanpathogenen Erregern korreliert werden. Die Untersuchungen müssen monatlich über einen Zeitraum von mindestens 5 Jahren durchgeführt werden, um genug Daten zu erhalten, die auch natürliche oder anthropogen bedingte Veränderungen einschließen.

Ziel: Aufklärung der Bevölkerung darüber, welche Gebiete zu meiden sind.

3. Detailliertes Wissen über Zecken- und Wirtspopulationsdynamiken und deren gegenseitige Abhängigkeiten.

Auch dieses Wissen sollte wiederum mit den Infektionsraten von Zecken mit Humanpathogenen korreliert werden. Solche Studien müssen in ausgewählten, bekannten Habitaten durchgeführt werden.

Ziel: Information darüber, welche Jahre bezüglich der Infektion des Menschen risikoreich sind.

5 Fazit

Die Aussagekraft fast aller europäischen Publikationen, die die Dynamik und die Kontrolle von Zeckenpopulationen und zeckenübertragenen Krankheiten behandeln, ist äußerst zweifelhaft. Erstens basieren diese Arbeiten hauptsächlich auf Korrelationen zwischen Zecken und Umweltfaktoren (z.B. PERRET et al. 2000), wobei Korrelationen keine Kausalität darstellen können. Zweitens wird die wahre Komplexität der Situation nicht ausreichend berücksichtigt. So werden Veränderungen in der Dichte von Wirtspopulationen und diese eventuell beeinflussende klimatische Faktoren oft ignoriert (z.B. BILETSKA et al. 2008). Drittens wurden die meisten Studien nur kurzfristig durchgeführt und berücksichtigen somit nicht die natürliche Variabilität über mehrere Jahre (z.B. GASSNER et al. 2008). Das Vernachlässigen dieser Faktoren ist verständlich, da z.B. die langfristige Untersuchung einer Säugetierpopulation aufwendig ist. Somit war es für Europa bisher nicht möglich, ein befriedigendes Modell für zeckenübertragene Krankheiten zu erarbeiten, da das Wissen über die Beziehung zwi-

schen Zecken und Wirtspopulationen fehlt (siehe OSTFELD et al. 2001). Aufgrund der beschränkten Sichtweise konnten bisher für Europa keine akzeptablen Modelle zur Ausbreitung von zeckenübertragenen Krankheiten angeboten werden. Die dennoch veröffentlichten Modelle widersprechen den Situationen, die aktuell beobachtet werden. Der vorhergesagte Rückgang des FSME-Virus aufgrund klimatischer Faktoren widerspricht beispielsweise der tatsächlichen derzeitigen Ausbreitung des Virus in Europa (RANDOLPH & ROGERS 2000).

RANDOLPH (2004) schrieb: „If recorded climate changes cannot yet satisfactorily explain the temporal and spatial patterns of tick-borne disease change in Europe, the impact of biotic factors, such as increases in deer abundance and changing habitat structure ... demand more detailed quantitative analyses.“ Diese Einschätzung wird durch die Arbeiten von OSTFELD und Kollegen über *Ixodes scapularis* im Osten der USA unterstützt. Es wurde hier deutlich gezeigt, dass Korrelationen mit Umweltvariablen wie Temperatur und Vegetation nicht ausreichend sind, um Zeckendichte und die Prävalenz zeckenübertragener Krankheiten vorauszusagen. Wirtspopulationen und Faktoren, die diese beeinflussen, müssen bei allen Überlegungen ebenfalls berücksichtigt werden, da sie von äußerster Wichtigkeit sind, wenn man Zecken-Pathogen-Dynamiken vorhersagen will (OSTFELD et al. 1996, 2001, 2006).

Danksagung

Unser Dank gilt dem Ministerium für Umwelt, Klima und Energiewirtschaft Baden-Württemberg sowie seinem Förderprogramm BWPLUS <http://www.um.baden-wuerttemberg.de/servlet/is/102638> für die Möglichkeit zur Anfertigung und die finanzielle Förderung dieser Literaturrecherche. Danke an die LUBW Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz und ihren Fachdokumentendienst FADO <http://www.fachdokumente.lubw.baden-wuerttemberg.de/servlet/is/203/> für die Möglichkeit zur Veröffentlichung dieser Recherche. Außerdem möchten wir uns bei Dr. LISE GERN von der Universität von Neuchâtel bedanken, die uns durch wichtige Informationen unterstützt hat.

Literatur

- AARS, J., IMS R. A. (2002): Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. – *Ecology* **83**: 3449-3456.
- ALBERDI, M. P., WALKER, A. R. & URQUHART, K. A. (2000): Field evidence that roe deer (*Capreolus capreolus*) are a natural host for *Ehrlichia phagocytophila*. – *Epidemiol. Inf.* **124**: 315-323.
- ALEKSEEV, A. N. & DUBININA, H. V. (2000): Abiotic parameters and diel and seasonal activity of *Borrelia*-infected and uninfected *Ixodes persulcatus* (Acarina: Ixodidae). – *J. Med. Entomol.* **37**: 9-15.
- ALPERS, K., STARK, K., HELLENBRAND, W. & AMMON, A. (2004): Zoonotische Infektionen beim Menschen. Übersicht über die epidemiologische Situation in Deutschland. – Bundesgesundheitsbl. – Gesundheitsforsch. – Gesundheitsschutz **47**: 622-632.
- ANDERSON, R. M. & MAY, R. M. (1991): Infectious diseases of humans: dynamics and control. – viii+757 S.; Oxford (Oxford University Press).
- ANGELAKIS, E. & RAOULT, D. (2011): Tick-borne rickettsial diseases. – In: PALMER, S. R., SOULSBY, L., TORGERSON, P. R. & BROWN, D. W. G. (Eds.): Zoonoses. Biology, clinical practice and health control: 92-101; Oxford (Oxford University Press).
- ARTHUR, D. R. (1963): British ticks. – 213 S.; London (Butterworths).
- ASHLEY, J. L., AMES, H. D., LEWIS, E. E., BREWSTER, C. C. & HUCKABA, R. (2006): Toxicity of three acaricides to *Tetranychus urticae* (Tetranychidae: Acari) and *Orius insidiosus* (Anthrocoridae: Hemiptera). – *J. Econ. Entomol.* **99**: 54-50.
- BAUMLER, W. (1986): Population dynamics of wood inhabiting rodents in different regions of Bavaria. – *Anz. Schaedlingsk. Pflanzenschutz Umweltschutz* **59**: 112-117.
- BALASHOV, Y. S. (1972): Bloodsucking ticks (Ixodoidea), vectors of disease of man and animals. – *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.* **8**: 163-376.
- BARANTON, G., POSTIC, D., SAINT GIRONS, G., BOERLIN, P., PIFFARETTI, J. C., ASSOUS, M. & GRIMONT, P. A. D. (1992): Delineation of *Borrelia burgdorferi* sensu stricto, *Borrelia garinii* sp. nov., and group VS461 associated with Lyme disease. – *Int. J. Syst. Bact.* **42**: 378-83.
- BARBOUR, A. G. & FISH, D. (1993): The biological and social phenomenon of Lyme disease. – *Science* **260**: 1610-1616.
- BARRIGA, O. O. (1999): Evidence and mechanisms of immunosuppression in tick infestations. – *Genet. Anal. Biomol. E.* **15**: 139-142.
- BARUTZKI, D., REULE, M., SCHEUNEMANN, R., HEILE, C. & SCHEIN, E. (2007): Die Babesiose des Hundes. Eine autochthone Erkrankung in Deutschland. – *Dtsch. Tierärzteblatt* **3**: 284-292.
- BAUCH, R. J. & LÜBBE, D. (1990): Lebensbedrohliche Komplikationen durch *Argas reflexus* (Ixodoidea, Argasidae). – *Z. gesamte Hyg.* **36**: 308-311.
- BAUMGARTEN, B. U., RÖLLINGHOF, M. & BOGDAN, C. (1999): Prevalence of *Borrelia burgdorferi* and granulocytic and monocytic *Ehrlichia* in *Ixodes ricinus* ticks from Southern Germany. – *J. Clin. Microbiol.* **37**: 3448-3451.
- BEELITZ, P., WILD, D., WILD, S. & PFISTER, K. (2008): Aktuelles zu *Babesia-canis*-Infektionen bei Hunden in

- Bayern und Baden-Württemberg. – Kleintierpraxis **7**: 88-94.
- BEGON, M. (2008): Effects of host diversity on disease dynamics. – In: OSTFELD, R. S., KEESING, F., EVINER, V. T. (Eds.): Infectious disease ecology: effects of ecosystems on disease and of disease on ecosystems: 12-29; Princeton (Princeton University Press).
- BELAN, I. & BULL, C. M. (1995): Host-seeking behaviour by Australian ticks (Acari: Ixodidae) with differing host specificities. – Exp. Appl. Acarol. **19**: 221-232.
- BENNETT, L., HALLING, A. & BERGLUND, J. (2006): Increased incidence of Lyme borreliosis in Southern Sweden following mild winters and during warm, humid summers. – Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis. **25**: 426-432.
- BERGSTEDT, B. (1965): Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (SCHREBER), *Apodemus flavicollis* (MELCHIOR) and *Apodemus sylvaticus* (LINNÉ) in southern Sweden. – Oikos **16**: 132-160.
- BILETSKA, H., PODAVALENKO, L., SEMENYSHYN, O., LOZYSKYJ, I. & TARASYUK, O. (2008): Study of Lyme borreliosis in Ukraine. – Int. J. Med. Microbiol. **298** (Suppl 1): 154-160.
- BLANCO, J. R. & OTEO, J. A. (2002): Human granulocytic ehrlichiosis in Europe. – Clin. Microbiol. Inf. **8**: 763-772.
- BOGDAN, C. (2009): Rickettsiaceae (*Rickettsia*, *Orientia*), Anaplasmataceae (*Anaplasma*, *Ehrlichia*, *Neorickettsia*) und Coxiellaceae. – In: SUEBAUM, S., HAHN, H., BURCHARD, G.-D., KAUFMANN, S. H. E. & SCHULZ, T. F. (Eds.): Medizinische Mikrobiologie und Infektiologie: 383-391; Berlin/Heidelberg (Springer).
- BOURDOISEAU, G. (2006): Canine babesiosis in France. – Vet. Parasitol. **138**: 118-125.
- BOWN, K. J., BEGON, M., BENNETT, M., WOLDEHIWET, Z. & OGDEN, N. H. (2003): Seasonal dynamics of *Anaplasma phagocytophilum* in a rodent-tick (*Ixodes trianguliceps*) system, United Kingdom. – Emerg. Infect. Dis. **9**: 63-70.
- BOWN, K. J., BEGON, M., BENNETT, M., BIRTLES, R. J., BURTHE, S., LAMBIN, X., TELFER, S., WOLDEHIWET, Z. & OGDEN, N. H. (2006): Sympatric *Ixodes trianguliceps* and *Ixodes ricinus* ticks feeding on field voles (*Microtus agrestis*): potential for increased risk of *Anaplasma phagocytophilum* in the United Kingdom. – Vector Borne Zoonotic Dis. **6**: 404-410.
- BRIEDERMANN, L. (1971): Ermittlungen zur Aktivitätsperiodik des mitteleuropäischen Wildschweins. – Zool. Garten **40**: 312-327.
- BRÖKER, M. & GNIEL, D. (2003): Neue FSME-Naturherde von Nord-bis Südeuropa. – Impfdialog **2**: 71-74.
- BROWN, E. L., KIM, J. H., REISENBICHLER, E. S. & HÖÖK, M. (2005): Multicomponent Lyme vaccine: three is not a crowd. – Vaccine **23**: 3687-3696.
- BROWNSTEIN, J. S., HOLFORD, T. R. & FISH, D. (2003): A climate-based model predicts the spatial distribution of the Lyme disease vector *Ixodes scapularis* in the United States. – Environ. Health Perspect. **111**: 1152-1157.
- BROWNSTEIN, J. S., HOLFORD, T. R. & FISH, D. (2005): Effect of climate change on Lyme disease risk in North America. – EcoHealth **2**: 38-46.
- BULLOVA, E., LUKAN, M., STANKO, M., PETKO, B. (2009): Spatial distribution of *Dermacentor reticulatus* tick in Slovakia in the beginning of the 21st century. – Vet. Parasitol. **165**: 357-360.
- CARROLL, J. F. & SCHMIDTMANN, E. T. (1996): Dispersal of blacklegged tick (Acari: Ixodidae) nymphs and adults at the woods-pasture interface. – J. Med. Entomol. **33**: 554-558.
- CHEMINI, C., RIZZOLI, A., MERLER, S., FURLANELLO, C. & GENCHI, C. (1997): *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on roe deer (*Capreolus capreolus*) in Trentino, Italian Alps. – Parassitologia **39**: 59-63.
- CHMIELEWSKA-BADORA, J., ZWOLINSKI, J., CISAK, E., WOJCIK-FATLA, A., BUCZEK, A. & DUTKIEWICZ, J. (2007): Prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* in *Ixodes ricinus* ticks determined by polymerase chain reaction with two pairs of primers detecting 16S rRNA and *ankA* genes. – Ann. Agric. Environ. Med. **14**: 281-285.
- CINCO, M., PADOVAN, D., MURGIA, R., MAROLI, M., FRUSTERI, L., HELDTANDER, M., JOHANSSON, K.-E. & ENGVALL, E. O. (1997): Coexistence of *Ehrlichia phagocytophila* and *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* ticks from Italy as determined by 16S rRNA gene sequencing. – J. Clin. Microbiol. **35**: 3365-3366.
- CLEMENT, J., VERCAUTEREN, J., VERSTRAETEN, W. W., DU-COFFRE, G., BARRIOS, J. M., VANDAMME, A. M., MAES, P. & VAN RANST, M. (2009): Relating increasing hantavirus incidences to the changing climate: the mast connection. – Int. J. Health Geographics **8**: 1.
- COLLARES-PEREIRA, M., COUCEIRO, S., FRANCA, I., KURTENBACH, K., SCHAFER, S. M., VITORINO, L., GONCALVES, L., BAPTISTA, S., VIEIRA, M. L. & CUNHA, C. (2004): First isolation of *Borrelia lusitanae* from a human patient. – J. Clin. Microbiol. **42**: 1316-8.
- CROOKS, E. & RANDOLPH, S. E. (2006): Walking by *Ixodes ricinus* ticks: intrinsic and extrinsic factors determine the attraction of moisture or host odour. – J. Exp. Biol. **209**: 2138-2142.
- D'AGARO, P., MARTINELLI, E., BURGNICH, P., NAZZI, F., DEL FABBRO, S., IOB, A., RUSCIO, M., PISCHIUTTI, P. & CAMPELLO, C. (2009): Prevalence of tick-borne encephalitis virus in *Ixodes ricinus* from a novel endemic area of North Eastern Italy. – J. Med. Virol. **81**: 309-316.
- DAIX, V., SCHROEDER, H., PRAET, N., GEORGIN, J.-P., CHIAPPINO, I., GILLET, L., DE FAYS, K., DECRERN, Y., LEBoulLE, G., GODFROID, E., BOLLEN, A., PASTORET, P.-P., GERN, L., SHARP, P. M. & VANDERPLASSCHEN, A. (2007): *Ixodes* ticks belonging to the *Ixodes ricinus* complex encode a family of anticomplement proteins. – Insect Mol. Biol. **16**: 155-166.
- DANIEL, M., DANIELOVA, V., KRIZ, B. & NOZICKA, J. (2003): Shift of the tick *Ixodes ricinus* and tick-borne encephalitis to higher altitudes in Central Europe. – Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis. **22**: 327-328.
- DANIELS, T. J., FALCO, R. C. & FISH, D. (2000): Estimating population size and drag sampling efficiency for the

- blacklegged tick (Acari: Ixodidae). – J. Med. Entomol. **37**: 357-363.
- DAUTEL, H., DIPPEL, C., KÄMMER, D., WERKHAUSEN, A. & KAHL, O. (2008): Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin forest. – Int. J. Med. Microbiol. **298**: 50-54.
- DAUTEL, H., DIPPEL, C., OEHME, R., HARTELT, K. & SCHETTLER, E. (2006): Evidence for an increased geographical distribution of *Dermacentor reticulatus* in Germany and detection of *Rickettsia* sp. RpA4. – Int. J. Med. Microbiol. **296**: 149-156.
- DAUTEL, H., KAHL, O. & KNÜLLE, W. (1991): The soft tick *Argas reflexus* (F.) (Acari, Argasidae) in urban environments and its medical significance in Berlin (West). – J. Appl. Entomol. **111**: 380-390.
- DAUTEL, H., SCHEURERS, S. & KAHL, O. (1999): The pigeon tick (*Argas reflexus*): its biology, ecology, and epidemiological aspects. – Zbl. Bakt. **289**: 745-753.
- DELAYE, C., BEATI, L., AESCHLIMANN, A., RENAUD, F. & DE MEEÛS, T. (1997): Population genetic structure of *Ixodes ricinus* in Switzerland from allozymic data: no evidence of divergence between nearby sites. – Int. J. Parasitol. **27**: 769-773.
- DEL FABBRO, S. & NAZZI, F. (2008): Repellent effect of sweet basil compounds on *Ixodes ricinus* ticks. – Exp. Appl. Acarol. **45**: 219-228.
- DIZA, E., PAPA, A., VEZYRI, E., TSOUNIS, S., MILONAS, I. & ANTONIADIS, A. (2004): *Borrelia valaisiana* in cerebrospinal fluid. – Emerg. Inf. Dis. **10**: 1692-1693.
- DIZIJ, A. & KURTENBACH, K. (1995): *Clethrionomys glareolus*, but not *Apodemus flavicollis*, acquires resistance to *Ixodes ricinus* L., the main European vector of *Borrelia burgdorferi*. – Parasite Immunol. **17**: 177-183.
- DOBLER, G. (1998): Durchseuchung von Zecken in Bayern und Baden-Württemberg mit FSME Zusammenfassung von zwei Pressekonferenzen der Landesarbeitsgruppen „Zeckenübertragene Erkrankungen“ von Bayern und Baden-Württemberg. – Internist **39**: 231-232.
- DOBLER, G. & WÖLFEL, R. (2009): Fleckfieber und andere Rickettsiosen. Alte und neu auftretende Infektionen in Deutschland. – Dtsch. Ärzteblatt **106**: 348-354.
- DOBSON, A., CATTADORI, I., HOLT, R. D., OSTFELD, R. S., KEESING, F., KRICHBAUM, K., ROHR, J. R., PERKINS, S. E. & HUDSON, P. J. (2006): Sacred cows and sympatric squirrels: the importance of biological diversity to human health. – PLoS Medicine **3**: e 231.
- DÜMLER, J., ASANOVICH, K., BAKKEN, J., RICHTER, P., KIMSEY, R. & MADIGAN, J. (1995): Serologic cross-reactions among *Ehrlichia equi*, *Ehrlichia phagocytophila*, and human granulocytic *Ehrlichia*. – J. Clin. Microbiol. **33**: 1098-1103.
- DÜMLER, J. S., CHOI, K. S., GARCIA-GARCIA, J. C., BARAT, N. S., SCORPIO, D. G., GARYU, J. W., GRAB, D. J. & BAKKEN, J. S. (2005): Human granulocytic anaplasmosis and *Anaplasma phagocytophilum*. – Emerg. Inf. Dis. **11**: 1828-1834.
- EIFFERT, H., KARSTEN, A., THOMSEN, R. & CHRISTEN, H. J. (1998): Characterization of *Borrelia burgdorferi* strains in Lyme Arthritis. – Scand. J. Inf. Dis. **30**: 265-268.
- ENDRIS, R. G., MATTHEWSON, M. D., COOKE, D. & AMODIE, D. (2000): Repellency and efficacy of 65% Permethrin and 9.7% Fipronil against *Ixodes ricinus*. – Vet. Ther. **1**: 159-168.
- ESTRADA-PÉÑA, A. (1999): Geostatistics as predictive tools to estimate *Ixodes ricinus* (Acari:Ixodidae) habitat suitability in the Western Palearctic from AVHRR satellite imagery. – Exp. Appl. Acarol. **23**: 337-349.
- ESTRADA-PÉÑA, A. (2001): Distribution, abundance, and habitat preferences of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in northern Spain. – J. Med. Entomol. **38**: 361-370.
- ESTRADA-PÉÑA, A. (2002): Understanding the relationships between landscape connectivity and abundance of *Ixodes ricinus* ticks. – Exp. Appl. Acarol. **28**: 239-248.
- ESTRADA-PÉÑA, A. (2003): The relationships between habitat topology, critical scales of connectivity and tick abundance *Ixodes ricinus* in a heterogeneous landscape in northern Spain. – Ecography **26**: 661-671.
- ESTRADA-PÉÑA, A. (2008): Climate, niche, ticks, and models: what they are and how we should interpret them. – Parasitol. Res. (Suppl. 1) **103**: 87-95.
- ESTRADA-PÉÑA, A. & JONGEJAN, F. (1999): Ticks feeding on humans: a review of records on human-biting Ixodoidea with special reference to pathogen transmission. – Exp. Appl. Acarol. **23**: 685-715.
- ESTRADA-PÉÑA, A., MARTINEZ, J. M., SANCHEZ ACEDO, C., QUILEZ, J. & DEL CACHO, E. (2004): Phenology of the tick, *Ixodes ricinus*, in its southern distribution range (Central Spain). – Med. Vet. Entomol. **18**: 387-397.
- ESTRADA-PÉÑA, A. & VENZAL, J. M. (2007): Climate niches of tick species in the Mediterranean region: modelling of occurrence data, distributional constraints, and impact on climate change. – J. Med. Entomol. **44**: 1130-1138.
- ESTRADA-PÉÑA, A., VENZAL, J. M. & SANCHEZ ACEDO, C. (2006): The tick *Ixodes ricinus*: distribution and climate preferences in the Western Palearctic. – Med. Vet. Entomol. **20**: 189-197.
- ETTI, S., HAILS, R., SCHÄFER, S. M., DE MICHELIS, S., SEWELL, H.-S., BORMANE, A., DONAGHY, M. & KURTENBACH, K. (2003): Habitat-specific diversity of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Europe, exemplified by data from Latvia. – Appl. Environ. Microbiol. **69**: 3008-3010.
- FAHRIG, L. (2003): Effects of habitat fragmentation on biodiversity. – Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. **34**: 487-515.
- FALCO, R. C. & FISH, D. (1988): Prevalence of *Ixodes scapularis* near the homes of Lyme disease patients in Westchester County, New York. – Am. J. Epidemiol. **126**: 826-830.
- FAULDE, M. & HOFFMANN, G. (2001): Vorkommen und Verhütung vektorassoziierter Erkrankungen des Menschen in Deutschland unter Berücksichtigung zoonotischer Aspekte. – Bundesgesundheitsbl. – Gesundheitsforsch. – Gesundheitschutz **44**: 116-136.
- FAULDE, M. K. & ROBBINS, R. G. (2008): Tick infestation risk and *Borrelia burgdorferi* s.l. infection-induced

- increase in host-finding efficacy of female *Ixodes ricinus* under natural conditions. – Exp. Appl. Acarol. **44**: 137-145.
- FAULDE, M., SCHARNINGHAUSEN, J. & TISCH, M. (2008): Preventive effect of permethrin-impregnated clothing to *Ixodes ricinus* ticks and associated *Borrelia burgdorferi* s.l. in Germany. – Int. J. Med. Microbiol. **298**: 321-324.
- FERREIRA, B. R. & SILVA, J. S. (1998): Saliva of *Rhipicephalus sanguineus* tick impairs T cell proliferation and IFN- γ -induced macrophage microbicidal activity. – Vet. Immunol. Immunop. **64**: 279-293.
- FINGERLE, V., GOODMAN, J. L., JOHNSON, R. C., KURTTI, T. J., MUNDERLOH, U. G. & WILSKA, B. (1997): Human granulocytic ehrlichiosis in southern Germany: increased seroprevalence in high-risk groups. – J. Clin. Microbiol. **35**: 3244-3247.
- FINGERLE, V., SCHULTE-SPECHTEL, U. C., RUZIC-SABLJIC, E., LEONHARD, S., HOFMANN, H., WEBER, K., PFISTER, K., STRLE, F. & WILSKA, B. (2008): Epidemiological aspects and molecular characterization of *Borrelia burgdorferi* s.l. from southern Germany with special respect to the new species *Borrelia spielmanii* sp. nov. – Int. J. Med. Microbiol. **298**: 279-290.
- FISCHER, U. & SIEGMUND, B. (2007): Borreliose – Zeckeninfektion mit Tarnkappe. – 5. Aufl., 160 S.; Stuttgart (Hirzel-Verlag).
- FRANK, D. H., FISH, D., MOY, F. H. (1998): Landscape features associated with Lyme disease risk in a suburban residential environment. – Landscape Ecol. **13**: 27-36.
- GARBOUI, S. S. (2008): Plant-derived chemicals as tick repellents. – Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy. – Acta Universitatis Upsaliensis, University of Uppsala, Uppsala, Sweden.
- GARBOUI, S. S., JAEONSON, T. G. & PALSSON, K. (2006): Repellency of MyggA natural spray (para-menthane-3,8-diol) and RB86 (neem oil) against the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in the field in East-Central Sweden. – Exp. Appl. Acarol. **20**: 271-277.
- GARCIA, R. (1962): Carbon dioxide as an attractant for certain ticks (Acarina: Argasidae and Ixodidae). – Ann. Entomol. Soc. Am. **55**: 605-606.
- GARDULF, A., WOHLFART, I. & GUSTAFSON, R. (2004): A prospective cross-over field trial shows protection of lemon eucalyptus extract against tick bites. – J. Med. Entomol. **41**: 1064-1067.
- GASSNER, F., VERBAARSCHOT, P., SMALLEGANGE, R. C., SPITZEN, J., VAN WIEREN, S. E. & TAKKEN, W. (2008): Variations in *Ixodes ricinus* density and *Borrelia* infections associated with cattle introduced into a woodland in the Netherlands. – Appl. Environ. Microbiol. **74**: 7138-7144.
- GERN, L. & HUMAIR, P. F. (2002): Ecology of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Europe. Lyme Borreliosis. – Biol. Epidemiol. Control **6**: 149-174.
- GINDIN, G., SAMISH, M., ZANGI, G., MISHOUTCHENKO, A. & GLAZER, I. (2002): The susceptibility of different species and stages of ticks to entomopathogenic fungi. – Exp. Appl. Acarol. **28**: 283-288.
- GINSBERG, H. S., LEBRUN, R. A., HEYER, K. & ZHIOUA, E. (2002): Potential nontarget effects of *Metarhizium anisopliae* (Deuteromycetes) used for biological control of ticks (Acari: Ixodidae). – Environ. Entomol. **31**: 1191-1196.
- GLASER, B. & GÖTHE, R. (1998): Hundetourismus und -import: Eine Umfrage in Deutschland zu Ausmaß sowie Spektrum und Präferenz der Aufenthalts- bzw. Herkunftsländer. – Tierärztl. Prax. **26**: 40-46.
- GÖTHE, R. (1968): Zum Vorkommen von *Rhipicephalus sanguineus* (LATREILLE 1806) in Deutschland. – Z. tropenmed. Parasitol. **19**: 305-307.
- GÖTHE, R. & HAMEL, H. D. (1973a): Zur Ökologie eines deutschen Stammes von *Rhipicephalus sanguineus* (LATREILLE, 1806). – Z. Parasitenk. **41**: 157-172.
- GÖTHE, R. & HAMEL, H. D. (1973b): Epizootien von *Rhipicephalus sanguineus* (LATREILLE, 1806) in Deutschland. – Zbl. Vet. Med. B **20**: 245-249.
- GRAY, J. S. (1985): A carbon dioxide trap for prolonged sampling of *Ixodes ricinus* L. populations. – Exp. Appl. Acarol. **1**: 35-44.
- GREGOIRE, A., FAIVRE, B., HEEB, P. & CEZILLY, F. (2002): A comparison of infestation patterns by *Ixodes* ticks in urban and rural populations of the common blackbird *Turdus merula*. – Ibis **144**: 640-645.
- GRZESZCZUK, A., STANCZAK, J. & KUBICA-BIERNAT, B. (2002): Serological and molecular evidence of human granulocytic ehrlichiosis focus in the Białowieża primeval forest (Puszcza Białowieża), northern Poland. – Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis. **21**: 6-11.
- HAAS, W., KRAUSE, G., MARCUS, U., STARK, K., AMMON, A. & BURGER, R. (2004): Emerging Infectious Diseases. – Internist **45**: 684-692.
- HASELBARTH, K., TENTER, A. M., BRADE, V., KRIEGER, G. & HUNFELD, K.-P. (2007): First case of human babesiosis in Germany – Clinical presentation and molecular characterisation of the pathogen. – Int. J. Med. Microbiol. **297**: 197-204.
- HANNIER, S., LIVERSIDGE, J., STERNBERG, J. M. & BOWMAN, A. S. (2003): *Ixodes ricinus* tick salivary gland extract inhibits IL-10 secretion and CD69 expression by mitogen-stimulated murine splenocytes and induces hyporesponsiveness in B lymphocytes. – Parasite Immunol. **25**: 27-37.
- HANNIER, S., LIVERSIDGE, J., STERNBERG, J. M. & BOWMAN, A. S. (2004): Characterization of the B-cell inhibitory protein factor in *Ixodes ricinus* tick saliva: a potential role in enhanced *Borrelia burgdorferi* transmission. – Immunology **113**: 401-408.
- HARLAN, H. J. & FOSTER, W. A. (1990): Micrometeorologic factors affecting field host-seeking activity of adult *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae). – J. Med. Entomol. **27**: 471-479.
- HARTELT, K., OEHME, R., FRANK, H., BROCKMANN, S. O., HASSLER, D. & KIMMIG, P. (2004): Pathogens and symbionts in ticks: prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* (Ehrlichia sp.), *Wolbachia* sp., *Rickettsia* sp., and *Babesia* sp. in southern Germany. – Int. J. Med. Microbiol. **293**: 86-92.

- HARTELT, K., PLUTA, S., OEHME, R. & KIMMIG, P. (2008a): Spread of ticks and tick-borne diseases in Germany due to global warming. – *Parasitol. Res.* **103**: 109–116.
- HARTELT, K., WURST, E., COLLATZ, J., ZIMMERMANN, G., KLEESPIES, R. G., OEHME, R. M., KIMMIG, P., STEIDLE, J. L. & MACKENSTEDT, U. (2008b): Biological control of the tick *Ixodes ricinus* with entomopathogenic fungi and nematodes: preliminary results from laboratory experiments. – *Int. J. Med. Microbiol.* **298**: 314–320.
- HASSLER, D., OEHME, R., KIMMIG, P. & DOBLER, G. (2003): Eyach virus: relative of the Colorado tick fever virus rediscovered in Baden-Württemberg. – *Dtsch. Med. Wochenschr.* **128**: 1874.
- HENGGE, U. R., TANNAPFEL, A., TYRING, S. K., ERBEL, R., ARENDT, G. & RUZICKA, T. (2003): Lyme borreliosis. – *Lancet Inf. Dis.* **3**: 489–500.
- HENNINGSSON, A. J., MALMVAL, B.-E., ERNERUDH, J., MATUSSEK, A. & FORSBERG, P. (2010): Neuroborreliosis – an epidemiological, clinical and healthcare cost study from an endemic area in the south-east of Sweden. – *Clin. Microbiol. Infect.* **16**: 1245–1251.
- HERWALDT, B. L., CACCIO, S., GHERLINZONI, F., ASPÖCK, H., SLEMENDA, S. B., PICCALUGA, P. P., MARTINELLI, G., EDELHOFER, R., HOLLENSTEIN, U., POLETTI, G., PAMPIGLIONE, S., LÖSCHENBERGER, K., TURA, S. & PIENIAZEK, N. J. (2003): Molecular characterization of a non-*Babesia divergens* organism causing zoonotic babesiosis in Europe. – *Emerg. Inf. Dis.* **9**: 942–948.
- HILDEBRANDT, A., SCHMIDT, K., WILSKE, B., DORN, W., STRAUPE, E. & FINGERLE, V. (2003): Prevalence of four species of *Borrelia burgdorferi* sensu lato and coinfection with *Anaplasma phagocytophila* in *Ixodes ricinus* ticks in Central Germany. – *Eur. J. Clin. Microbiol. Inf. Dis.* **22**: 364–367.
- HILDEBRANDT, A., HUNFELD, K., BAIER, M., KRUMBHOLZ, A., SACHSE, S., LORENZEN, T., KIEHNTOFF, M., FRICKE, H. J. & STRAUPE, E. (2007): First confirmed autochthonous case of human *Babesia microti* infection in Europe. – *Eur. J. Clin. Microbiol. Inf. Dis.* **26**: 595–601.
- HILGER, C., BESSOT, J. C., HUTT, N., GRIGIONI, F., DE BLAY, F., PAULI, G. & HENTGES, F. (2005): IgE-mediated anaphylaxis caused by bites of the pigeon tick *Argas reflexus*: cloning and expression of the major allergen Arg r 1. – *J. Allergy Clin. Immun.* **115**: 617–622.
- HIRSCH, F. W., KLEEMANN, D. & GRUNOW, R. (2001): Case reports of tularemia. – *Dtsch. Med. Wochenschr.* **126**: 393–394.
- HU, C. M., WILSKE, B., FINGERLE, V., LOBET, Y. & GERN, L. (2001): Transmission of *Borrelia garinii* OspA serotype 4 to BALB/c mice by *Ixodes ricinus* ticks collected in the field. – *J. Clin. Microbiol.* **39**: 1169–1171.
- HUBALEK, Z. & HALOUZKA, J. (1998): Prevalence rates of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in host-seeking *Ixodes ricinus* ticks in Europe. – *Parasitol. Res.* **84**: 167–172.
- HUEGLI, D., HU, C. M., HUMAIR, P. F., WILSKE, B., GERN, L., FINGERLE, V. & LOBET, Y. (2002): *Apodemus* species mice are reservoir hosts of *Borrelia garinii* OspA serotype 4 in Switzerland. Transmission of *Borrelia garinii* OspA serotype 4 to BALB/c mice by *Ixodes ricinus* ticks collected in the field. – *J. Clin. Microbiol.* **40**: 4735–4737.
- HUMAIR, P. F. (2002): Birds and *Borrelia*. – *Int. J. Med. Microbiol.* **291** Suppl 33: 70–74.
- HUMAIR, P. F., PETER, O., WALLICH, R. & GERN, L. (1995): Strain variation of Lyme disease spirochetes isolated from *Ixodes ricinus* ticks and rodents collected in two endemic areas in Switzerland. – *J. Med. Entomol.* **32**: 433–438.
- HUMAIR, P. F., POSTIC, D., WALLICH, R. & GERN, L. (1998): An avian reservoir (*Turdus merula*) of the Lyme borreliosis spirochetes. – *Zentralbl. Bakteriol.* **287**: 521–538.
- HUMAIR, P. F., RAIS, O. & GERN, L. (1999): Transmission of *Borrelia afzelii* from *Apodemus* mice and *Clethrionomys voles* to *Ixodes ricinus* ticks: differential transmission pattern and overwintering maintenance. – *Parasitology* **118**: 33–42.
- HUPPERTZ, H. I., BOHME, M., STANDAERT, S. M., KARCH, H. & PLOTKIN, S. A. (1999): Incidence of Lyme borreliosis in the Wuerzburg region of Germany. – *Eur. J. Clin. Microbiol. Inf. Dis.* **18**: 697–703.
- IORI, A., GRAZIOLI, D., GENTILE, E., MARANO, G. & SALVATORE, G. (2005): Acaricidal properties of the essential oil of *Melaleuca alternifolia* Cheel (tea tree oil) against nymphs of *Ixodes ricinus*. – *Vet. Parasitol.* **129**: 173–176.
- IPCC (2007): Climate Change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. – In: SOLOMON, S., QIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K. B., TIGNOR, M. & MILLER, H. L. (Eds.): 996 S.; Cambridge (Cambridge University Press).
- JACOB, J. (2003): Short-term effects of farming practices on populations of common voles. – *Agr. Ecosyst. Environ.* **95**: 321–325.
- JAENSON, T. G. T., GARBOUI, S., PALSSON, K. (2006): Repellency of oils of lemon eucalyptus, geranium, and lavender and the mosquito repellent MyggA natural to *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in the laboratory and field. – *J. Med. Entomol.* **43**: 731–736.
- JONES, C. G., OSTFELD, R. S., RICHARD, M. P., SCHAUER, E. M., WOLFF, J. O. (1998): Mast seeding and Lyme disease. – *Trends Ecol. Evol.* **13**: 506.
- JUNTILA, J., PELTOMAA, M., SOINI, H., MARJAMÄKI, M. & VILJANEN, M. K. (1999): Prevalence of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus* ticks in urban recreational areas of Helsinki. – *J. Clin. Microbiol.* **37**: 1361–1365.
- KAAYA, G. P. (2000): Laboratory and field evaluation of entomogenous fungi for tick control. – *Ann. NY Acad. Sci.* **916**: 559–564.
- KAHL, O. (1996): Fatal attraction or how do we get tick bites? – *Infection* **24**: 394–395.
- KALSBECK, V., FRANSEN, F. & STEENBERG, T. (1995): Entomopathogenic fungi associated with *Ixodes ricinus* ticks. – *Expt. Appl. Acarol.* **19**: 45–51.
- KAMPEN, H., RÖTZEL, D. C., KURTENBACH, K., MAIER, W. A. & SEITZ, H. M. (2004): Substantial rise in the preva-

- lence of Lyme Borreliosis spirochetes in a region of Western Germany over a 10-year period. – *Appl. Environ. Microbiol.* **70**: 1576-1582.
- KJEMTRUP, A. M. & CONRAD, P. A. (2000): Human babesiosis: an emerging tick-borne disease. – *Int. J. Parasitol.* **30**: 1323-1337.
- KLEINE-TEBBE, J., HEINATZ, A., GRÄSER, I., DAUTEL, H., HANSEN, G., KESPOHL, S., RIHS, H., RAULF-HEIMSOOTH, M., VATER, G. & RYTTER, M. (2006): Bites of the European pigeon tick (*Argas reflexus*): risk of IgE-mediated sensitizations and anaphylactic reactions. – *J. Allergy Clin. Immun.* **117**: 190-195.
- KNAP, N., DURMISI, E., SAKSIDA, A., MORVA, M., PETROVEC, M. & AVSIC-ZUPANC, T. (2009): Influence of climatic factors on dynamics of questing *Ixodes ricinus* ticks in Slovenia. – *Vet. Parasitol.* **164**: 275-281.
- KOCH, H. G. & McNEW, R. W. (1981) Comparative catches of field populations of lone star ticks by CO₂-emitting dry ice, dry-chemical, and animal baited devices. – *Ann. Entomol. Soc. Am.* **74**: 498-500.
- KOK, O. B. & PETNEY, T. N. (1993): Small and medium sized mammals as predators of ticks in South Africa. – *Exp. Appl. Acarol.* **17**: 733-740.
- KOPECKY, J., KUTHEJLOVA, M. & PECHOVA, J. (1999): Salivary gland extract from *Ixodes ricinus* ticks inhibits production of interferon- γ by the upregulation of interleukin-10. – *Parasite Immunol.* **21**: 351-356.
- KORENBERG, E. I. (2000): Seasonal population dynamics of *Ixodes ticks* and tick-borne encephalitis virus. – *Exp. Appl. Acarol.* **24**: 665-681.
- KORENBERG, E. & LIKHACHEVA, T. (2006): Analysis of the long-term dynamics of tick-borne encephalitis (TBE) and ixodid tick-borne borrelioses (ITBB) morbidity in Russia. – *Int. J. Med. Microbiol.* **296**: 54-58.
- KOVAR, L., KOPECKY, J. & RIHOVA, B. (2001): Salivary gland extract from *Ixodes ricinus* tick polarizes the cytokine profile towards Th2 and suppresses proliferation of T lymphocytes in human PBMC culture. – *J. Parasitol.* **87**: 1342-1348.
- KOVAR, L., KOPECKY, J. & RIHOVA, B. (2002): Salivary gland extract from *Ixodes ricinus* tick modulates the host immune response towards the Th2 cytokine profile. – *Parasitol. Res.* **88**: 1066-1072.
- KRAUSE, A. & FINGERLE, V. (2009): Lyme-Borreliose. – *Z. Rheumatol.* **68**: 239-254.
- KRAUSE, P. J. (2002): Babesiosis. – *Med. Clin. N. Am.* **86**: 361-373.
- KRAUSS, H. & WEBER, A. (1986): Zoonosen: Von Tier zu Mensch übertragbare Infektionskrankheiten. – 373 S; Köln (Deutsche Ärzte-Verlag).
- KREBS, C. J. (2002): Beyond population and regulation. – *Wildlife Res.* **29**: 1-10.
- KROCOKA, Z., MACELA, A., HERNYCHOVA, L., KROCA, M., PECHOVA, J. & KOPECKY, J. (2003): Tick salivary gland extract accelerates proliferation of *Francisella tularensis* in the host. – *J. Parasitol.* **89**: 14-20.
- KUBES, M., FUCHSBERGER, N., LABUDA, M., ZUFFOVA, E. & NUTTALL, P. A. (1992): Salivary gland extracts of partially fed *Dermacentor reticulatus* ticks decrease natural killer cell activity in vitro. – *Immunology* **82**: 113-116.
- KURTENBACH, K., DE MICHELIS, S., SEWELL, H. S., ETTI, S., SCHÄFER, S. M., HAILS, R., COLLARES-PEREIRA, M., SANTOS-REIS, M., HANINCOVA, K., LABUDA, M., BORMANE, A. & DONAGHY, M. (2001): Distinct combinations of *Borrelia burgdorferi* sensu lato genospecies found in individual questing ticks from Europe. – *Appl. Environ. Microbiol.* **67**: 4926.
- KURTENBACH, K., DE MICHELIS, S., ETTI, S., SCHÄFER, S. M., SEWELL, H. S., BRADE, V. & KRAICZY, P. (2002): Host association of *Borrelia burgdorferi* sensu lato – the key role of host complement. – *Trends Microbiol.* **10**: 74-79.
- KURTENBACH, K., HANINCOVA, K., TSAO, J., MARGOS, G., FISH, D., OGDEN, N. H. (2006): Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. – *Nature Rev. Microbiol.* **4**: 660-669.
- KURTENBACH, K., KAMPEN, H., DIZIJ, A., ARNDT, S., SEITZ, H. M., SCHÄUBLE, U. E. & SIMON, M. M. (1995): Infestation of rodents with larval *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) is an important factor in the transmission cycle of *Borrelia burgdorferi* s.l. in German woodlands. – *J. Med. Entomol.* **32**: 807-817.
- KURTENBACH, K., PEACEY, M., RIJPKEMA, S. G. T., HOODLESS, A. N., NUTTALL, P. A. & RANDOLPH, S. E. (1998a): Differential transmission of the genospecies of *Borrelia burgdorferi* sensu lato by game birds and small rodents in England. – *Appl. Environ. Microbiol.* **64**: 1169-1174.
- KURTENBACH, K., SEWELL, H.-S., OGDEN, N. H., RANDOLPH, S. E. & NUTTALL, P. A. (1998b): Serum complement sensitivity as a key factor in Lyme disease ecology. – *Infect. Immun.* **66**: 1248-1251.
- LABUDA, M., JONES, L. D., WILLIAMS, T. & NUTTALL, P. A. (1993): Enhancement of tick-borne encephalitis virus transmission by tick salivary gland extracts. – *Med. Vet. Entomol.* **7**: 193-196.
- LABUDA, M., KOZUCH, O., ZUFFOVA, E., ELECKOVA, E., HAILS, R. S. & NUTTALL, P. A. (1997): Tick-borne encephalitis virus transmission between ticks cofeeding on specific immune natural rodent hosts. – *Virology* **18**: 138-143.
- LACEY, L. A. (2007): *Bacillus thuringiensis* serovariety *israelensis* and *Bacillus sphaericus* for mosquito control. – *J. Am. Mosq. Assoc.* **23**: 133-163.
- LANE, R. S., KLEINJAN, J. E., SCHOELER, G. B. (1995): Diel activity of nymphal *Dermacentor occidentalis* and *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) in relation to meteorological factors and host activity periods. – *J. Med. Entomol.* **32**: 290-299.
- LAWRIE, C. H., RANDOLPH, S. E. & NUTTALL, P. A. (1999): *Ixodes* ticks: serum species sensitivity of anticomplement activity. – *Exp. Parasitol.* **93**: 207-214.
- LEBOULLE, G., CRIPPA, M., DECREM, Y., MEJRI, N., BROSARD, M., BOLLEN, A. & GODFROID, E. (2002): Characterization of a novel salivary immunosuppressive protein from *Ixodes ricinus* ticks. – *J. Biol. Chem.* **277**: 10083-10089.
- LEONHARD, S. (2005): Untersuchungen zur Häufigkeit von *Borrelia burgdorferi* sensu lato, *Anaplasma phagocytophilum* und *Babesia* spp. in *Ixodes ricinus* aus

- Bayern und Baden-Württemberg. – Dissertation, Ludwig-Maximilians-Universität München.
- LEUTENEGER, C. M., PUSTERLA, N., MISLIN, C. N., WEBER, R. & LUTZ, H. (1999): Molecular evidence of coinfection of ticks with *Borrelia burgdorferi* sensu lato and the Human Granulocytic Ehrlichiosis agent in Switzerland. – J. Clin. Microbiol. **37**: 3390-3391.
- LIMA, M., STENSETH, N. C. & JAKSIC, F. M. (2002): Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. – Proc. Biol. Sci. **269**: 2579-2586.
- LINDENMAYER, D. & FISCHER, J. (2006): Habitat Fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. – 319 S.; Washington (Island Press).
- LINDGREN, E. & GUSTAFSON, R. (2001): Tick-borne encephalitis in Sweden and climate change. – The Lancet **358**: 16-18.
- LINDGREN, E., TÄLLEKLINT, L. & POLFELDT, T. (2000): Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. – Environ. Health Persp. **108**: 119-123.
- LINDQUIST, L. & VAPALATHI, O. (2008): Tick-borne encephalitis. – The Lancet **371**: 1861-1871.
- LOEW-BASELLI, A., KONIOR, R., PAVLOVA, B. G., FRITSCH, S., POELLABAUER, E., MARITSCH, F., HARMACEK, P., KRAMMER, M., BARRETT, P. N., EHRLICH, H. J. (2006): Safety and immunogenicity of the modified adult tick-borne encephalitis vaccine FSME-IMMUN®: results of two large phase 3 clinical studies. – Vaccine **24**: 5256-5263.
- LOGIUDICE, K., OSTFELD, R. S., SCHMIDT, K. A., KEESING, F. (2003): The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. – PNAS **100**: 567-571.
- LUENEMANN, J. D., ZARMAS, S., PRIEM, S., FRANZ, J., ZSCHENDERLEIN, R., ABERER, E., KLEIN, R., SCHOULS, L., BURMEISTER, G. R. & KRAUSE, A. (2001): Rapid typing of *Borrelia burgdorferi* sensu lato species in specimens from patients with different manifestations of Lyme Borreliosis. – J. Clin. Microbiol. **39**: 1130-1133.
- MACHACKOVA, M., OBORNIK, M. & KOPECKY, J. (2006): Effect of salivary gland extract from *Ixodes ricinus* ticks on the proliferation of *Borrelia burgdorferi* sensu stricto in vivo. – Folia Parasitol. **53**: 153-158.
- MAETZEL, D., MAIER, W. A. & KAMPEN, H. (2005): *Borrelia burgdorferi* infection prevalences in questing *Ixodes ricinus* ticks (Acari: ixodidae) in urban and suburban Bonn, Western Germany. – Parasitol Res. **95**: 5-12.
- MAIER, W., GRUNEWALD, J., HABEDANK, B., HARTELT, K., KAMPEN, H., KIMMIG, P., NAUCKE, T., OEHME, R., VOLLMER, A., SCHÖLER, A. & SCHMITT, C. (2003): Mögliche Auswirkungen von Klimaveränderungen auf die Ausbreitung von primär humanmedizinisch relevanten Krankheitserregern über tierische Vektoren sowie auf die wichtigen Humanparasiten in Deutschland. – Forschungsbericht 200 61 218/11, Berlin (Umweltbundesamt).
- MAIWALD, M., OEHME, R., MARCH, O., PETNEY, T. N., KIMMIG, P., NASER, K., ZAPPE, H. A., HASSLER, D., VON KNEBEL DOEBERITZ, M. (1998): Transmission risk of *Borrelia burgdorferi* sensu lato from *Ixodes ricinus* ticks to humans in Southwest Germany. – Epidemiol. Infect. **121**: 103-108.
- MATJILA, T. P., NIJHOF, A. M., TAOUFIK, A., HOUWERS, D., TESKE, E., PENZHORN, B. L., DE LANGE, T. & JONGEJAN, F. (2005): Autochthonous canine babesiosis in the Netherlands. – Vet. Parasitol. **131**: 23-29.
- MAURIN, M. & RAOULT, D. (1999): Q Fever. – Clin. Microbiol. Rev. **12**: 518-553.
- McMAHON, C. & GUERIN, P. M. (2002): Attraction of the tropical bont tick, *Amblyomma variegatum*, to human breath and to the breath components acetone, NO and CO₂. – Naturwissenschaften **89**: 311-315.
- MEHLHORN, H., SCHMAHL, G. & SCHMIDT, J. (2005): Extract of the seeds of the plant *Vitex agnus castus* proven to be highly efficacious as a repellent against ticks, fleas, mosquitoes and biting flies. – Parasitol. Res. **95**: 363-365.
- MEJLON, H. A. & JAENSON, T. G. T. (1997): Questing behaviour of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). – Exp. Appl. Acarol. **21**: 747-754.
- MEJRI, N., RUTTI, B. & BROSSARD, M. (2001): Immunosuppressive effects of *Ixodes ricinus* tick saliva or salivary gland extracts on innate and acquired immune response of BALB/c mice. – Parasitol. Res. **88**: 192-197.
- MERLER, S., FURLANELLO, C., CHEMINI, C. & NICOLINI, G. (1996): Classification tree methods for analysis of mesoscale distribution of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in Trentino, Italian Alps. – J. Med. Entomol. **33**: 888-893.
- MEYNHARDT, H. (1978): Schwarzwildreport. Vier Jahre unter Wildschweinen. – Melsungen (referred to in NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. 1986).
- MILLER, M. & APLET, G. (1993): Biological control: a little knowledge is a dangerous thing. – Rutgers Law Rev. **45**: 285-334.
- MÜLLER, I., FREITAG, M. H., POGGENSEE, G., SCHARNETZKY, E., STRAUPE, E., SCHOERNER, C., HLOBI, H., HAGEDORN, H.-J., STANEK, G., SCHUBERT-UNKMEIR, A., NORRIS, D. E., GENSICHEN, J. & HUNFELD, K.-P. (2012): Evaluating frequency, diagnostic quality, and cost of Lyme borreliosis testing in Germany: a retrospective model analysis. – Clin. Develop. Immunol. **2012**: Article ID 595427, <http://dx.doi.org/10.1155/2012/595427>.
- NEEDHAM, G. R. & TEEL, P. T. (1991): Off-host physiological ecology of ticks. – Annu. Rev. Entomol. **36**: 659-681.
- NIETHAMMER, J. & KRAPP, F. (1986): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/II Paarhufer – Artiodactyla (Suidae, Cervidae, Bovidae). – 462 S.; Wiesbaden (AULA).
- NIGROVIC, L. E. & THOMPSON, K. M. (2007): The Lyme vaccine: a cautionary tale. – Epidemiol. Inf. **135**: 1-8.
- NILSSON, A. (1988): Seasonal occurrence of *Ixodes ricinus* (Acari) in vegetation and on small mammals in southern Sweden. – Holarct. Ecol. **11**: 161-165.

- NORVAL, R. A. I. (1977): Studies on the ecology of the tick *Amblyomma hebraeum* KOCH in the Eastern Cape province of South Africa. II. Survival and development. – *J. Parasitol.* **63**: 740-747.
- NOSEK, J. & SIXL, W. (1972): Central-European ticks (Ixodoidea). Key for determination. – *Mitteilungen der Abteilung Zoologie des Landesmuseum Joanneum* **1**: 61-92.
- NUTTALL, P. A. & LABUDA, M. (2004): Tick-host interactions: saliva-activated transmission. – *Parasitology* **129**: 177-189.
- NUTTALL, P. A., PAESEN, G. C., LAWRIE, C. H., WANG, H. (2000): Vector-host interactions in disease transmission. – *J. Mol. Microbiol. Biotechnol.* **2**: 381-386.
- OEHME, R., HARTELT, K., BACKE, H., BROCKMANN, S. & KIMMIG, P. (2002): Foci of tick-borne diseases in Southwest Germany. – *Int. J. Med. Microbiol.* **291**: 22-29.
- OGDEN, N. H., BIGRAS-POULIN, M., O'CALLAGHAN, C. J., BARKER, I. K., LINDSAY, L. R., MAAROUF, A., SMOYER-TOMIC, K. E., WALTNER-TOEWS, D. & CHARRON, D. (2005): A dynamic population model to investigate effects of climate on geographic range and seasonality of the tick *Ixodes scapularis*. – *Int. J. Parasitol.* **35**: 375-389.
- OLIVER, J. H. JR (1989): Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodidae). – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 397-430.
- OLSEN, B., DUFFY, D. C., JAENSON, T. G. T., GYLFE, A., BONNEDAHL, J. & BERGSTRÖM, S. (1995): Transhemispheric exchange of Lyme disease spirochetes by seabirds. – *J. Clin. Microbiol.* **33**: 3270-3274.
- OLSEN, B., JAENSON, T. G., NOPPA, L., BUNIKIS, J. & BERGSTRÖM, S. (1993): A Lyme borreliosis cycle in seabirds and *Ixodes uriae* ticks. – *Nature* **25**: 340-342.
- OSTFELD, R. S., JONES, C. G. & WOLFF, J. O. (1996): Of mice and mast. – *Bioscience* **46**: 323-330.
- OSTFELD, R. S. & KEESING, F. (2000): Biodiversity and disease risk: the case of Lyme disease. – *Conserv. Biol.* **14**: 722-728.
- OSTFELD, R. S., PRICE, A., HORNBOSTEL, V. L., BENJAMIN, M. A. & KEESING, F. (2006): Controlling ticks and tick-borne zoonoses with biological and chemical agents. – *BioScience* **56**: 383-394.
- OSTFELD, R. S., SCHAUBER, E. M., CANHAM, C. D., KEESING, F., JONES, C. G. & WOLFF, J. O. (2001): Effects of acorn production and mouse abundance on abundance and *Borrelia burgdorferi* infection prevalence of nymphal *Ixodes scapularis* ticks. – *Vectorborne Zoonotic Dis.* **1**: 55-63.
- PAULASKAS, A., AMBRASIENE, D., RADZIEVSKAJA, J., ROSEF, O. & TURCINAVICIENE, J. (2008): Diversity in prevalence and genospecies of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* ticks and rodents in Lithuania and Norway. – *Int. J. Med. Microbiol.* **298**: 180-187.
- PAULASKAS, A., RADZIEVSKAJA, J., ROSEF, O., TURCINAVICIENE, J. & AMBRASIENE, D. (2009): Infestation of mice and voles with *Ixodes ricinus* ticks in Lithuania and Norway. – *Estonian J. Ecol.* **58**: 12-125.
- PECHOVA, J., STEPANOVA, G., KOVAR, L. & KOPECKY, J. (2002): Salivary gland extract from *Ixodes ricinus* tick modulates the host immune response towards the Th2 cytokine profile. – *Folia Parasit.* **49**: 153-159.
- PERKINS, S. E., CATTADORI, I. M., TAGLIAPIETRA, V., RIZZOLI, A. P. & HUDSON, P. J. (2006): Localized deer absence leads to tick amplification. – *Ecology* **87**: 1981-1986.
- PERRET, J.-L., GUERIN, P. M., DIEHL, P.-A., VILMANT, M. & GERN, L. (2003): Darkness favours mobility and saturation deficit limits questing duration in *Ixodes ricinus*, the tick vector of Lyme disease in Europe. – *J. Exp. Biol.* **206**: 1809-1815.
- PERRET, J.-L., GUIGOZ, E., RAIS, O. & GERN, L. (2000): Influence of saturation deficit and temperature on *Ixodes ricinus* tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland). – *Parasitol. Res.* **86**: 554-557.
- PERRET, J.-L., RAIS, O. & GERN, L. (2004): Influence of climate on the proportion of *Ixodes ricinus* nymphs and adults in a tick population. – *J. Med. Entomol.* **41**: 361-365.
- PETER, O., BURGDORFER, W., AESCHLIMANN, A. & CHATELANAT, P. (1984): *Rickettsia conorii* isolated from *Rhipicephalus sanguineus* introduced into Switzerland on a pet dog. – *Parasitol. Res.* **70**: 265-270.
- PETNEY, T. N. & KOK, O. B. (1993): Birds as predators of ticks (Ixodidae) in South Africa. – *Exp. Appl. Acarol.* **17**: 393-403.
- PETNEY, T. N., PFÄFFLE, M. P. & SKUBALLA, J. D. (2012): An annotated checklist of the ticks (Acari: Ixodida) of Germany. – *Syst. Appl. Acarol.* **17**(2): 115-170.
- PETNEY, T. N., SKUBALLA, J., PFÄFFLE, M. & TARASCHEWSKI, H. (2010): The role of European starlings (*Sturnus vulgaris* L.) in the dissemination of ticks and tick-borne pathogens in Germany. – *Syst. Appl. Acarol.* **15**: 31-35.
- PETNEY, T. N., VAN ARK, H. & SPICKETT, A. M. (1990): On sampling tick populations: the problem of overdispersion. – *Onderstepoort J. Vet. Res.* **57**: 13-17.
- PFÄFFLE, M., PETNEY, T., ELGAS, M., SKUBALLA, J. & TARASCHEWSKI, H. (2009): Tick-induced blood loss leads to regenerative anaemia in the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*). – *Parasitology* **136**: 443-452.
- PFÄFFLE, M., PETNEY, T., SKUBALLA, J. & TARASCHEWSKI, H. (2011): Comparative population dynamics of a generalist (*Ixodes ricinus*) and specialist tick (*I. hexagonus*) species from European hedgehogs. – *Exp. Appl. Acarol.* **54**: 151-164.
- PIESMAN, J. & EISEN, L. (2008): Prevention of tick-borne diseases. – *Annu. Rev. Entomol.* **53**: 323-343.
- POGGENSEE, G., FINGERLE, V., HUNFELD, K. P., KRAICZY, P., KRAUSE, A., MATUSCHKA, F. R., RICHTER, D., SIMON, M., WALLICH, R., HOFMAN, H., KOHN, B., LIERZ, M., LINDE, A., SCHNEIDER, T., STRAUBINGER, R., STARK, K., SÜSS, J., TALASKA, T. & JANSEN, A. (2008): Lyme-Borreliose: Forschungsbedarf und Forschungsansätze. – *Bundesgesundheitsbl. – Gesundheitsforsch. – Gesundheitsschutz* **51**: 1329-1339.
- PORCHET, M. J., SAGER, H., MUGGLI, L., OPLIGER, A., MÜLLER, N., FREY, C. & GOTTFELD, B. (2007): A descriptive epidemiological study on canine babesiosis in

- the Lake Geneva region, Schweiz. – Arch. Tierheilkd. **149**: 457-465.
- RANDOLPH, S. E. (2001): The shifting landscape of tick-borne zoonoses: tick-borne encephalitis and Lyme borreliosis in Europe. – Phil. Trans. R. Soc. London **B 356**: 1045-1056.
- RANDOLPH, S. E. (2004): Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vector. – Parasitology **129**: 37-65.
- RANDOLPH, S. E. & ROGERS, D. J. (2000): Fragile transmission cycles of tick-borne encephalitis virus may be disrupted by predicted climate change. – Proc. R. Soc. London **B 267**: 1741-1744.
- RANDOLPH, S. E., ASOKLIENE, L., AVSIC-ZUPANC, T., BOR-MANE, A., BURRI, C., GERN, L., GOLOVLJOVA, I., HUBALEK, Z., KNAF, N., KONDRUSIK, M., KUPCA, A., PEJCOCH, M., VASILENKO, V. & ZYGUTIE, M. (2008): Variable spikes in tick-borne encephalitis incidence in 2006 independent of variable tick abundance but related to weather. – Parasit. Vectors **1**: 44 doi:10.1186/1756-3305-1-44.
- RANDOLPH, S. E., GREEN, R. M., HOODLESS, A. N. & PEACEY, M. F. (2002): An empirical quantitative framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. – Int. J. Parasitol. **32**: 979-989.
- RATH, P. M., IBERSHOFF, B., MOHNHAUPT, A., ALBEIG, J., EL-JASCHEWITSCH, B., JÜRGENS, D., HORBACH, I. & FEHREHBACH, F. J. (1996): Seroprevalence of Lyme borreliosis in forestry workers from Brandenburg, Germany. – Eur. J. Clin. Microbiol. Inf. Dis. **15**: 372-377.
- RICHTER, D., POSTIC, D., SERTOUR, N., LIVEY, I., MATUSCHKA, F. R. & BARANTON, G. (2006): Delineation of *Borrelia burgdorferi* sensu lato species by multilocus sequence analysis and confirmation of the delineation of *Borrelia spielmanii* sp. nov. – Int. J. Sys. Evol. Microbiol. **56**: 873-81.
- RICHTER, D., SPIELMAN, A., KOMAR, N. & MATUSCHKA, F. R. (2000): Competence of American robins as reservoir hosts for Lyme disease spirochetes. – Emerg. Inf. Dis. **6**: 133-138.
- ROBERT KOCH-INSTITUT (2007): Risikogebiete der Früh-sommer-Meningoenzephalitis (FSME) in Deutschland. – Epidemiol Bull **15**: 119-135.
- ROBERT KOCH-INSTITUT (2009): FSME: Risikogebiete in Deutschland. – Epidemiol Bull **18**: 165-176.
- ROSA, R., PUGLIESE, A., NORMAN, R. & HUDSON, P. J. (2003): Thresholds for disease persistence in models for tick-borne infections including non-viraemic transmission, extended feeding and tick aggregation. – J. Theor. Biol. **224**: 359-376.
- SAMISH, M. (2000): Biocontrol of ticks. – Ann. NY Acad. Sci. **916**: 172-178.
- SAMISH, M., GINSBERG, H. & GLAZER, I. (2004): Biological control of ticks. – Parasitology **129**: 389-403.
- SAMISH, M., GINDIN, G., ALEKSEEV, E. & GLAZER, I. (2001): Pathogenicity of entomopathogenic fungi to different developmental stages of *Rhipicephalus sanguineus* (Acari: Ixodidae). – J. Parasitol. **87**: 1355-1359.
- SAMISH, M. & REHACEK, J. (1999): Pathogens and predators of ticks and their potential in biological control. – Ann. Rev. Entomol. **44**: 159-182.
- SCHAUBER, E. M., OSTFELD, R. S. & EWANS, A. S. (2005): What is the best predictor of annual Lyme disease incidence: weather, mice or acorns. – Ecol. Appl. **15**: 575-586.
- SCHMIDT, K. A. & OSTFELD, R. S. (2001): Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. – Ecology **82**: 609-619.
- SCHRADER, C. & SÜSS, J. (1999): A nested RT-PCR for the detection of Tick-borne Encephalitis Virus (TBEV) in ticks in natural foci. – Zent.bl. Bakteriol. **289**: 319-328.
- SCHNURR, J. L., OSTFELD, R. S. & CANHAM, C. D. (2002): Direct and indirect effects of masting on rodent populations and tree seed survival (*Peromyscus*, *Clethrionomys*, *Tamias*). – Oikos **96**: 402-410.
- SCHWANTES, U., DAUTEL, H. & JUNG, G. (2008): Prevention of infectious tick-borne diseases in humans: comparative studies of the repellency of different dodecanoic acid-formulations against *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). – Parasit. Vectors **1**, 8: doi: 10.1186/1756-3305-1-8.
- SCHWARZ, A., MAIER, W. A., KISTEMANN, T. & KAMPEN, H. (2009): Analysis of the distribution of the tick *Ixodes ricinus* L. (Acari: Ixodidae) in a nature reserve of western Germany using Geographic Information Systems. – Int. J. Hyg. Environ. Health **212**: 87-96.
- SCOTT, D. J., LEE, M. K., FERNANDO, K., JORGENSEN, D. R., DURDEN, L. A. & MORSHED, M. G. (2008): Rapid introduction of Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi* sensu stricto, in *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) established at Turkey Point Provincial Park, Ontario, Canada. – J. Vector Ecol. **33**: 64-69.
- SELAS, V., PIOVESAN, G., ADAMS, J. M. & BERNABEI, M. (2002): Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. – Can. J. For. Res. **32**: 217-225.
- SILAGHI, C., GILLES, J., HÖHLE, M., FINGERLE, V., JUST, F. T. & PFISTER, K. (2008): *Anaplasma phagocytophilum* infection in *Ixodes ricinus*, Bavaria, Germany. – Emerg. Inf. Dis. **14**: 972.
- SILAGHI, C., SKUBALLA, J., THIEL, C., PFISTER, K., PETNEY, T., PFAFFLE, M., TARASCHEWSKI, H. & PASSOS, L. M. F. (2012): The European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) – A suitable reservoir for variants of *Anaplasma phagocytophilum*? – Ticks Tick Borne Dis. **3**: 49-54.
- SIMBERLOFF, D. & STILING, P. (1996): Risks of species introduced for biological control. – Biol. Cons. **78**: 185-192.
- SIN, M. A., STARK, K., VAN TREECK, U., DIECKMANN, H., UPHOFF, H., HAUTMANN, W., BORNHOFEN, B., JENSEN, E., PFAFF, G. & KOCH, J. (2007): Risk factors for hantavirus infection in Germany, 2005. – Emerg. Inf. Dis. **13**: 1365-1366.
- SINGH, S. K. & GIRSCHICK, H. J. (2003): Tick-host interactions and their immunological implications in tick-borne diseases. – Curr. Sci. India **85**: 1284-1298.
- SINSKI, E., PAWELCZYK, A., BAJER, A. & BEHNKE, J. M. (2006): Abundance of wild rodents, ticks and environmental risk of Lyme borreliosis: a longitudinal

- study in an area of Mazury lakes district of Poland. – Ann. Agric. Environ. Med. **13**: 295-300.
- SKUBALLA, J., OEHME, R., HARTELT, K., PETNEY, T. N., BÜCHER, T., KIMMIG, P. & TARASCHEWSKI, H. (2007): European hedgehogs as hosts for *Borrelia* spp., Germany. – Emerg. Infect. Dis. **13**: 952-953.
- SKUBALLA, J., PETNEY, T., PFÄFFLE, M., OEHME, R., HARTELT, K., FINGERLE, V., KIMMIG, P. & TARASCHEWSKI, H. (2012): Occurrence of different *Borrelia burgdorferi* sensu lato genospecies including *B. afzelii*, *B. bavariensis*, and *B. spielmanii* in hedgehogs (*Erinaceus* spp.) in Europe. – Ticks Tick Borne Dis. **3**: 8-13.
- SKUBALLA, J., PFÄFFLE, M., PETNEY, T. N. & TARASCHEWSKI, H. (2010): Molecular detection of *Anaplasma phagocytophilum* in the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) and its ticks. – Vector Borne Zoonotic Dis. **10**(10): 1055-1057.
- SMITH, R. P. JR., MUZAFFAR, S. B., LAVERS, J., LACOMBE, E. H., CAHILL, B. K., LUBELCZYK, C. B., KINSLER, A., MATHERS, A. J. & RAND, P. W. (2006): *Borrelia garinii* in seabird ticks (*Ixodes uriae*), Atlantic Coast, North America. – Emerg. Infect. Dis. **12**: 1909-1912.
- SPIELMAN, A., WILSON, M. L., LEVINE, J. F. & PIESMAN, J. (1985): Ecology of *Ixodes dammini*-borne human babesiosis and Lyme disease. – Ann. Rev. Entomol. **30**: 439-460.
- SRETER, T., SRETER-LANCZ, Z., SZELL, Z. & KALMAN, D. (2004): *Anaplasma phagocytophilum*: an emerging tick-borne pathogen in Hungary and Central Eastern Europe. – Ann. Trop. Med. Parasitol. **98**: 401-405.
- SRETER-LANCZ, Z., SZELL, L., KOVACS, G., EGYED, L., MARI-ALIGETI, K. & SRETER, T. (2006): Rickettsiae of the spotted-fever group in ixodid ticks from Hungary: identification of a new genotype ("*Candidatus Rickettsia kodanii*"). – Ann. Trop. Med. Parasitol. **100**: 229-236.
- STAFFORD, K. C., DENICOLA, A. J. & KILPATRICK, H. J. (2003): Reduced abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) and the tick parasitoid *Ixodiphagus hookeri* (Hymenoptera: Encyrtidae) with reduction of white-tailed deer. – J. Med. Entomol. **40**: 642-652.
- STANEK, G. (2005): Durch Zecken übertragbare Krankheitserreger in Mitteleuropa. – Wiener Klein. Wochenschr. **117**: 373-380.
- STANEK, G. & REITER, M. (2011): The expanding Lyme *Borrelia* complex – clinical significance of genomic species? – Clin. Microbiol. Infect. Dis. **17**: 487-493.
- STRASSER, H., VANAS, V., HUTWIMMER, S. & ZELGER, R. (2007): Biologische Kontrolle von Zecken (*Ixodes ricinus* L.) durch den insektentötenden Pilz *Metarhizium anisopliae* (METCH) PETCH. – Endbericht Forschungsprojekt Nr. 100078, Universität Innsbruck. https://www.dafne.at/prod/dafne_plus_common/attachment_download/4ea6b69eb84e4c40df16bba5f6a9074c/Ixocont_Endbericht_171207.pdf
- STAUB, D., DEBRUNNER, M., AMSLER, L. & STEFFEN, R. (2002): Effectiveness of a repellent containing DEET and EBAAP for preventing tick bites. – Wilderness Environ. Med. **13**: 12-20.
- STEUULET, P. & GUERIN, P. M. (1992a): Perception of breath components by the tropical bont tick, *Amblyomma variegatum* FABRICIUS (Ixodidae). I. CO₂-excited and CO₂-inhibited receptors. – J. Comp. Physiol. **A 170**: 665-667.
- STEUULET, P. & GUERIN, P. M. (1992b): Perception of breath components by the tropical bont tick *Amblyomma variegatum* FABRICIUS (Ixodidae). II. Sulfide-receptors. – J. Comp. Physiol. **A 170**: 677-685.
- STEUULET, P. & GUERIN, P. M. (1994): Identification of vertebrate volatiles stimulating olfactory receptors on tarsus I of the tick *Amblyomma variegatum* FABRICIUS (Ixodidae). – J. Comp. Physiol. **A 174**: 27-38.
- STING, R., BREITLING, N., OEHME, R. & KIMMIG, P. (2004): Untersuchungen zum Vorkommen von *Coxiella burnetii* bei Schafen und Zecken der Gattung *Dermacentor* in Baden-Württemberg. – Dtsch. Tierärztliche Wochenschr. **111**: 390-394.
- STJERNBERG, L. & BERGLUND, J. (2005): Detecting ticks on light versus dark clothing. – Scand. J. Infect. Dis. **37**: 361-364.
- STODDARD, S. T., MORRISON, A. C., VAZQUEZ-PROKOPEC, G. M., PAZ SOLDAN, V., KOCHER, T. J., KITRON, U., ELDER, J. P. & SCOTT, T. W. (2009): The role of human movement in the transmission of vector-borne pathogens. – PLOS Negl. Trop. Dis. **3**(7): doi: 10.1371/journal.pntd.0000481.
- SUMILO, D., ASOKLIENE, L., BORMANE, A., VASILENKO, V., GOLOVLJOVA, I. & RANDOLPH, S. E. (2007): Climate change cannot explain the upsurge of tick-borne encephalitis in the Baltics. – PLOS **2**(6), doi: 10.1371/journal.pone.0000500.
- SÜSS, J. (2008): Tick-borne encephalitis in Europe and beyond – the epidemiological situation as of 2007. – Eurosurveillance **13**: 14-26.
- SÜSS, J., FINGERLE, V., HUNFELD, K. P., SCHRADER, C. & WILSKE, B. (2004): Durch Zecken übertragene human-pathogene und bisher als apathogen geltende Mikroorganismen in Europa. Teil 2: Bakterien, Parasiten und Mischinfektionen. – Bundesgesundheitsbl. – Gesundheitsforsch. – Gesundheitsschutz **47**: 470-486.
- SÜSS, J. & SCHRADER, C. (2004): Durch Zecken übertragene humanpathogene und bisher als apathogen geltende Mikroorganismen in Europa. Teil 1: Zecken und Viren. Bundesgesundheitsbl. – Gesundheitsforsch. – Gesundheitsschutz **47**: 392-404.
- SÜSS, J., SCHRADER, C., ABEL, U., VOIGT, W. P. & SCHOSSE, R. (1999): Annual and seasonal variation of tick-borne encephalitis virus (TBEV) prevalence in ticks in selected hot spot areas in Germany using a nRT-PCR: Results from 1997 and 1998. – Zentr.bl. Bakteriologie. **289**: 564-578.
- SUTHERST, R. W. (2001): The vulnerability of animal and human health to parasites under global change. – Int. J. Parasitol. **31**: 933-948.
- SWANSON, S. J., NEITZEL, D., REED, K. D. & BELONGIA, E. A. (2006): Coinfections acquired from *Ixodes* ticks. – Clin. Microbiol. Rev. **19**: 708-727.
- SZELL, Z., SRETER-LANCZ, Z., MARI-ALIGETI, K. & SRETER, T. (2006): Temporal distribution of *Ixodes ricinus*, *Dermacentor reticulatus* and *Haemaphysalis concinna* in Hungary. – Vet. Parasitol. **141**: 377-379.

- TÄLLEKLINT-EISEN, L. & LANE, R. S. (2000): Efficiency of dragsampling for estimating population sizes of *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) nymphs in leaf litter. – J. Med. Entomol. **37**: 484-487.
- TALASKA, T. (2002): Borreliose-Epidemiologie (unter Berücksichtigung des Bundeslandes Brandenburg). – Bbg. Ärztebl. **11**: 338-340.
- TARASCHESKI, H. (2006): Host and parasites as aliens. – J. Helminthol. **80**: 99-192.
- TERSAGO, K., VERHAGEN, R., SERVAIS, A., HEYMAN, P., DU-COFFRE, G. & LEIRS, H. (2009): Hantavirus disease (nephropathia epidemica) in Belgium: effects of tree seed production and climate. – Epidemiol. Infect. **137**: 250-256.
- THEILER, A. (1910): *Anaplasma marginale* (gen. and spec. nov.). The marginal points in the blood of cattle suffering from a specific disease. – Report to the Government, Transvaal, South Africa. Veterinary Bacteriology, Department of Agriculture 1908-09: 7-64.
- TONNESSEN, M. H., PENZHORN, B. L., BRYSON, N. R., STOLTSZ, W. H. & MASIBIGIRI, T. (2004): Displacement of *Boophilus decoloratus* by *Boophilus microplus* in the Soutpansberg region, Limpopo Province, South Africa. – Exp. Appl. Acarol. **32**: 199-208.
- TSAO, J. I., WOOTTON, J. T., BUNIKIS, J., LUNA, M. G., FISH, D. & BARBOUR, A. G. (2004): An ecological approach to preventing human infection: vaccinating wild mouse reservoirs intervenes in the Lyme disease cycle. – Proc. Nat. Acad. Sci. **101**: 18159-18164.
- TYLER, R. D. & COWELL, R. L. (1996): Classification and diagnosis of anaemia. – Comp. Haematol. Int. **6**: 1-16.
- ULRICH, R. G., HECKEL, G., PELZ, H.-J., WIELER, L. H., NORDHOFF, M., DOBLER, G., FREISE, J., MATUSCHKA, F.-R., JACOB, J., SCHMIDT-CHANASIT, J., GERSTENGARBE, F. W., JÄKEL, T., SÜSS, J., EHLERS, B., NITSCHKE, A., KALLIES, R., JOHNE, R., GÜNTHER, S., HENNING, K., GRUNOW, R., WENK, M., MAUL, L. C., HUNFELD, K.-P., WÖLFEL, R., SCHARES, G., SCHOLZ, H. C., BROCKMANN, S. O., PFEFFER, M. & ESSBAUER, S. S. (2009): Nagetiere und nagetierassoziierte Krankheitserreger. – Bundesgesundheitsbl. – Gesundheitsforsch. – Gesundheitsschutz **52**: 352-369.
- VASSALLO, M., PAUL, R. E. L. & PEREZ-EID, C. (2000): Temporal distribution of the annual nymphal stock of *Ixodes ricinus* ticks. – Exp. Appl. Acarol. **24**: 941-949.
- VON LOEWENICH, F. D., BAUMGARTEN, B. U., SCHROPP, K., GEISSDORFER, W., ROLLINGHOFF, M. & BOGDAN, C. (2003): High diversity of ankA sequences of *Anaplasma phagocytophilum* among *Ixodes ricinus* ticks in Germany. – J. Clin. Microbiol. **41**: 5033-5040.
- WALKER, J. B., KEIRANS, J. E. & KORAK, I. G. (2000): The genus *Rhipicephalus* (Acari: Ixodidae): a guide to the brown ticks of the world. – xii+642 S.; London (Cambridge University Press).
- WANG, G., VAN DAM, A. P., SCHWARTZ, I. & DANKERT, J. (1999): Molecular typing of *Borrelia burgdorferi* sensu lato: taxonomic, epidemiological, and clinical implications. – Clin. Microbiol. Rev. **12**: 633.
- WIELINGA, P. R., GAASENBECK, C., FONVILLE, M., DE BOER, A., DE VRIES, A., DIMMERS, W., AKKERHUIS OP JAGERS, G., SCHOOLS, L. M., BORGSTEEDE, F. & VAN DER GIESSEN, J. W. B. (2006): Longitudinal analysis of tick densities and *Borrelia*, *Anaplasma*, and *Ehrlichia* infections of *Ixodes ricinus* ticks in different habitat areas in the Netherlands. – Appl. Environ. Microbiol. **72**: 7594-7601.
- WIKEL, S. K. (1996): Host immunity to ticks. – Ann. Rev. Entomol. **41**: 1-22.
- WIKEL, S. K. (1999): Tick modulation of host immunity: an important factor in pathogen transmission. – Int. J. Parasitol. **29**: 851-859.
- WILSKE, B., BUSCH, U., EIFFERT, H., FINGERLE, V., PFISTER, H. W., ROSSLER, D. & PREAC-MURSIC, V. (1996): Diversity of OspA and OspC among cerebrospinal fluid isolates of *Borrelia burgdorferi* sensu lato from patients with neuroborreliosis in Germany. – Med. Microbiol. Immunol. **184**: 195-201.
- WILSON, J. G., KINZLER, D. R., SAUER, J. R. & HAIR, J. A. (1972): Chemo-attraction in the lone star tick (Acarina, Ixodidae). 1. Response of different developmental stages to carbon dioxide. – J. Med. Entomol. **9**: 245-252.
- WILSON, M. L., ADLER, G. H. & SPIELMAN, A. (1985): Correlation between abundance of deer and that of the deer tick, *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae). – Ann. Entomol. Soc. Am. **78**: 172-176.
- WILSON, M. L., DUCEY, A. M., LITWIN, T. S., GAVIN, T. A. & SPIELMAN, A. (2008): Microgeographic distribution of immature *Ixodes dammini* ticks correlated with that of deer. – Med. Vet. Entomol. **4**: 151-159.
- YATES, T. L., MILLS, J. N., PARMENTER, C. A., KSIAZEK, T. G., PARMENTER, R. R., VAN DE CASTLE, J. R., CALISHER, C. H., NICHOL, S. T., ABBOTT, K. D., YOUNG, J. C., MORRISON, M. L., BEATY, B. J., DUNNUM, J. L., BAKER, R. J., SALAZAR-BRavo, J. & PETERS, C. J. (2002): The ecology and evolutionary history of an emergent disease: hantavirus pulmonary syndrome. – Bioscience **52**: 989-998.
- ZÄHLER, M. & GOTHE, R. (1997): Evidence for the reproductive isolation of *Dermacentor marginatus* and *Dermacentor reticulatus* (Acari: Ixodidae) ticks based on cross-breeding, morphology and molecular studies. – Exp. Appl. Acarol. **21**: 685-696.
- ZEIDNER, N. S., SCHNEIDER, B. S., NUNCIO, B. S., GERN, L. & PIESMAN, J. (2002): Coinoculation of *Borrelia* spp. with tick salivary gland lysate enhances spirochaete load in mice and is tick species-specific. – J. Parasitol. **88**: 1276-1278.
- ZIMMERMANN, G. (1993): The entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* and its potential as a biocontrol agent. – Pest. Sci. **37**: 375-379.

Glossar

Aggregationsfaktor: Die Zecken sind nicht zufällig auf den Wirtstieren verteilt, sondern wenige Wirtstiere beherbergen die meiste Anzahl Zecken einer Population.

Argasidae: Lederzecken. Ihnen fehlt der harte Rückenschild der Schildzecken (Ixodidae).

Arthrididen: Mehrzahl von Arthritis; entzündliche Gelenkerkrankungen.

Candidatus: Begriff, der in der wissenschaftlichen Nomenklatur dem Namen einer Bakterienart vorangestellt wird, wenn diese Art noch nicht kultiviert werden konnte.

canin: hündisch.

direkte Übertragung: Übertragung von einem Wirt auf den anderen, ohne Zwischenwirte, z.B. Masern- oder Grippeviren.

El Niño: Klimaphänomen; ungewöhnlich warme Meeresströmung an der Pazifikküste Südamerikas am Jahresende, „das Christkind“. Beruht auf nicht zyklischen, veränderten Strömungen im ozeanografisch-meteorologischen System des äquatorialen Pazifiks; Auswirkung auf das Weltklima. Siehe La Niña.

empfindlich: Wirt, der durch infizierte Zecken selbst mit einem bestimmten Pathogen infiziert werden kann. Ein empfindlicher Wirt kann nach der Infektion die Krankheit auf eine uninfizierte Zecke übertragen.

entomopathogen: Krankheitserreger für Insekten.

Entwicklungsstadium: Ein bestimmtes Stadium im Leben eines Organismus. Zecken haben normalerweise vier Entwicklungsstadien: Ei, Larve, Nymphe, Adultus (Männchen oder Weibchen).

Flaggen/Flaggmethode: Methode, um Zecken im Freiland zu fangen. Ein Tuch wird über die Vegetation gestreift, wobei sich an Grashalmen sitzende Zecken in dem Stoff verfangen.

Genospezies: Arten, die sich nicht morphologisch, sondern rein genetisch voneinander unterscheiden.

Habitatfragmentierung: Aufbrechen größerer zusammenhängender Lebensräume; kann zu einem Verlust von Habitaten führen.

humoral: aus der Ausschüttung von Hormonen und Botenstoffen resultierend.

indirekte Übertragung: Übertragung, die einen Zwischenwirt oder Vektor benötigt, z.B. Wirt-Zecke-Wirt bei der Übertragung von FSME oder Wirt-Moskito-Wirt bei der Übertragung von Malaria.

Insektivor: Insektenfresser

interstitiell: in den Zwischenräumen liegend.

Ixodidae: Schildzecken. Sie zeichnen sich durch einen harten Rückenschild aus, der bei Männchen den gesamten Rücken, bei Larven, Nymphen und Weibchen nur einen Teil des Rückens bedeckt.

Karditis: Sammelbegriff für entzündliche Herzkrankungen.

Karnivor: Fleischfresser.

Komplementsystem: System von Plasmaproteinen, das im Zuge der Immunantwort auf zahlreichen Oberflächen von Mikroorganismen aktiviert werden kann.

La Niña: Im Gegensatz zu El Niño eine außergewöhnlich kalte Strömung im äquatorialen Pazifik. Mastjahr: Jahrgang mit deutlich erhöhter Produktion von Samen; bei mehrjährigen Pflanzen insbesondere Buchen, Eichen und Kastanien.

Meta-Analyse: statistische Zusammenfassung von Daten verschiedener Studien, die sich mit gleichen oder ähnlichen Hypothesen befassen haben.

Mikrohabitat: der konkrete Lebensraum einer Zecke, abiotische und biotische Faktoren eingeschlossen (siehe Mikroklima).

Mikroklima: Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Luftbewegung usw. in der direkten Umgebung des Individuums, mit Auswirkung auf den einzelnen Organismus.

NDVI: Normalized Difference Vegetation Indices (normalisierter differenzierter Vegetationsindex).

Er liefert Informationen über die Dichte und den Zustand der Vegetation und ist mit verschiedenen Parametern wie Biomasse, Blattflächenindex oder Anteil von bodendeckender Vegetation assoziiert.

Ökoton: Bereich zwischen zwei Gebieten mit unterschiedlicher Vegetation, der sich von beiden Gebieten unterscheidet. Beispielsweise ist das Ökoton zwischen Wald und offenem Feld aufgrund von höherem Lichteinfluss und weniger Störung dichter bewachsen als die anderen Habitate.

Pathogen: Krankheitserreger.

Pathogenprävalenz: siehe Prävalenz.

Prädatationsdruck: Druck, den Räuber auf ihre Beutepopulationen ausüben.

Pulvilli: Mehrzahl von Pulvillus. Kissenartiges Organ an den Beinen verschiedener Gliederfüßer.

Questing: wirtssuchendes Verhalten von Zecken. Dabei wird das vordere Beinpaar mit seinen Sinnesorganen ausgestreckt.

Rickettsien: Bakteriengattung, die in den Zellen ihres Wirtsorganismus lebt. Viele Arten sind stark pathogen. Dazu gehören z.B. die Erreger von Fleckfieber, Rocky-Mountains-Fleckfieber, Mittelmeerfleckfieber und Tsutsugamushi-Krankheit. Sättigungsdefizit: Dampfdruckdefizit der Luft. Ein hohes Sättigungsdefizit ist ein Zeichen für niedrige, ein niedriges Sättigungsdefizit ein Zeichen für hohe Luftfeuchtigkeit.

sensu lato: Zusammenfassung aller Arten innerhalb einer bestimmten Gruppe; hier beinhaltet

Borrelia burgdorferi sensu lato alle Mitglieder dieser Pathogengruppe.

sensu stricto: beinhaltet nur die Arten, die involviert sind, hier *Borrelia burgdorferi* selbst.

Stimuli: Mehrzahl von Stimulus: Anregung, Anreiz, Antrieb.

sylvatischer Zyklus: natürlicher, epidemiologischer Zyklus in Wirtspopulationen.

synanthrop: Anpassung eines Tieres oder einer Pflanze an den menschlichen Siedlungsbereich.

Tularämie: Eine häufig tödlich verlaufende ansteckende Erkrankung bei frei lebenden Nagetieren und Hasenartigen, die durch das Bakterium *Francisella tularensis* ausgelöst wird. Die Erkrankung kann auf den Menschen übertragen werden. Da das Beschwerdebild dem der Pest ähnelt und die Erkrankung sehr häufig Hasen und Wildkaninchen befällt, wird sie häufig auch als Hasenpest bezeichnet.

Vektor: Arthropode (Gliederfüßer), der ein Pathogen auf einen Wirt während der Blutmahlzeit übertragen kann.

Verdünnungswirt: Wirt, der nicht empfänglich für ein bestimmtes Pathogen ist und somit auch keine Zecken infizieren kann.

Wirt: Lebewesen, das einem anderen als Nahrungsquelle und meist auch als Wohnort dient.

Zoonose: Krankheit, die normalerweise zwischen Wildtieren übertragen wird, aber auch auf den Menschen übertragbar ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland](#)

Jahr/Year: 2013

Band/Volume: [71](#)

Autor(en)/Author(s): Petney Trevor N., Pfäffle Miriam, Skuballa Jasmin, Taraschewski Horst

Artikel/Article: [Zecken und zeckenübertragene Pathogene in Baden-Württemberg – Ökologie und Epidemiologie 55-99](#)