

**Genetische, parasitologische und konditionelle
Charakterisierungen von Europäischen Feldhasen
(*Lepus europaeus* PALLAS 1778)
vom deutschen Festland und den Inseln Föhr und Pellworm.**

Zur Erlangung des akademischen Grades eines

DOKTORS DER NATURWISSENSCHAFTEN
(Dr. rer. nat.)

Fakultät für Chemie und Biowissenschaften

Karlsruher Institut für Technologie (KIT) - Universitätsbereich

genehmigte

DISSERTATION

von

Liane Nadine Kartes

aus

Karlsruhe

Dekan: Professor Dr. Peter Roesky

Referent: Professor Dr. Horst Taraschewski

Korreferent: Professor Dr. Eberhard Frey

Tag der mündlichen Prüfung: 13.02.2015

***„Du bist zeitlebens für das verantwortlich,
was du dir vertraut gemacht hast.“***

„Der kleine Prinz“, Antoine de Saint-Exupery

***„Now, here, you see, it takes all the running you can do,
to keep in the same place.***

***If you want to get somewhere else,
you must run at least twice as fast as that!“***

The Red Queen, in „Through the looking glass“, Lewis Carroll

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	1
1. Der Europäische Feldhase	1
1.1 Gefährdungsstatus	2
1.2 Verbreitung	3
1.3 Populationsentwicklung	4
2. Genetische Variabilität – Eine Form der Biodiversität	6
2.1 Genetische Variabilität und Fitness	9
3. Parasitismus	10
3.1 Biodiversität im Reich der Parasiten	12
3.2 Wirte und Parasiten auf Inseln	13
3.3 Körperkondition des Wirts und deren Beeinflussung durch Parasiten ...	15
3.4 Der Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und Parasiten ...	17
4. Spezifische Erreger	19
4.1 Parasiten des Europäischen Feldhasen	19
4.1.1 Einzellige Parasiten	19
4.1.2 Mehrzellige Parasiten	22
4.2 Viren	30
5. Ziele dieser Arbeit	32
II. Material und Methoden	36
1. Material	36
1.1 Chemikalien	36
1.2 Pufferlösungen	37
1.3 Enzyme	38
1.4 Nukleotide	38
1.5 Kits	39
1.6 Größenstandards	39
1.7 Oligonukleotide	40
1.8 Fluoreszenzfarbstoffe	43
1.9 Gewebe für molekularbiologische Untersuchungen	43
1.10 Geräte, Verbrauchsmaterialien und Glaswaren	44
1.11 Software	46

2. Methoden	47
2.1 Auswahl der beprobten Reviere	47
2.2 Zeitpunkt der Probennahme	49
2.3 Beschreibung der beprobten Reviere	49
2.3.1 Untersuchte Reviere in Rheinland-Pfalz	49
2.3.2 Untersuchte Reviere in Bayern	50
2.3.3 Untersuchtes Revier in Niedersachsen	51
2.3.4 Untersuchte Reviere in Schleswig-Holstein auf den Inseln Föhr und Pellworm	51
2.4 Gewinnung der Proben	53
2.5 Ermittlung des Körpergewichts, Körpergröße und Geschlechts- bestimmung	53
2.6 Berechnung der Körperkondition mittels Fulton-Index	54
2.7 Altersbestimmung	54
2.8 Äußere Untersuchung	55
2.9 Organentnahme und Kotprobengewinnung	55
2.10 Parasitologische Untersuchungen der Organe	56
2.11 Artbestimmung und Quantifizierung von mehrzelligen Parasiten	58
2.12 Koproskopische Untersuchungen	58
2.13 Berechnung der <i>Eimeria</i> -Diversität	61
2.14 Virologische Untersuchung	61
2.15 Genetische Variabilität und Populationsgenetik	66
2.16 Statistische Auswertung	71
2.16.1 Populationsgenetische Statistik und Mikrosatelliten- datenanalyse	71
2.16.2 Deskriptive und explorative statistische Auswertung der parasitologischen, genetischen und konditionellen Daten	76
III. Ergebnisse	77
1. Populationsgenetik	77
1.1 Prüfung auf das Vorliegen von 0-Allelen, Stotterbanden und Verlust von großen Allelen	78
1.2 Prüfung auf Kopplungsungleichgewicht und auf Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht	78

1.3 Analyse der Allelfrequenzen, Berechnung der durchschnittlichen Anzahl von Allelen und Berechnung von beobachteter und erwarteter Heterozygotie	79
1.4 Analyse des populationsspezifischen Allelreichtums	89
1.5 Berechnung der populations- und locusspezifischen Inzucht- koeffizienten	91
1.6 Analyse auf das Vorliegen eines genetischen Flaschenhalseffekts	93
1.7 Factorial Correspondance Analyse auf Populations- und Individuenebene	95
1.8 Analyse der genetischen Zugehörigkeit von Individuen zu ihrer Herkunftspopulation	101
1.9 Analyse der genetischen Struktur der einzelnen Populationen	103
1.10 Relative genetische Fixierung der einzelnen Populationen	106
2. Zusammenhang zwischen individuellem Heterozygotiegrad und Körperkondition	108
3. Parasitologie	109
3.1 Äußere Untersuchung und Ektoparasiten	110
3.2 Innere Untersuchung und Endoparasiten	110
3.3 Endoparasiten: Prävalenzen, Intensitäten und Einflussfaktoren	110
3.3.1 Mehrzellige Endoparasiten	111
3.3.1.1 Trematoda	111
3.3.1.2 <i>Protostrongylus pulmonalis</i>	112
3.3.1.3 <i>Graphidium strigosum</i>	114
3.3.1.4 <i>Trichostrongylus retortaeformis</i>	116
3.3.1.5 <i>Trichuris leporis</i>	118
3.3.1.6 <i>Cittotaenia pectinata</i>	122
3.3.1.7 <i>Taenia pisiformis</i>	123
3.3.2 Einzellige Endoparasiten	124
3.3.2.1 <i>Eimeria europaea</i>	125
3.3.2.2 <i>Eimeria robertsoni</i>	127
3.3.2.3 <i>Eimeria semisculpta</i>	130
3.3.2.4 <i>Eimeria townsendi</i>	133
3.3.2.5 <i>Eimeria septemtrionales</i>	135

3.3.2.6 <i>Eimeria leporis</i>	136
3.3.2.7 <i>Eimeria hungarica</i>	138
3.3.2.8 „ <i>Eimeria</i> spp. Gesamt“	139
4. Zusammenhänge zwischen <i>Eimeria</i> -Diversität und Befallsintensität	147
5. Zusammenhänge zwischen Parasitenintensität und der Körper- kondition des Wirts	149
6. Zusammenhänge zwischen Parasitenabundanzen und individuellem Heterozygotiegrad	151
7. Zusammenhänge zwischen <i>Eimeria</i> -Diversität und individuellem Heterozygotiegrad	151
8. Virologie	154
8.1 EBHS-Untersuchung	154
 IV. Diskussion	 155
1. Wahl des Organismus	156
2. Probennahme und weitere Methodik	159
3. Status quo der Populationen	162
3.1 Populationsgenetik und genetische Variabilität	162
3.2 Körperkondition und Heterozygotiegrad	169
4. Parasiten	171
4.1 Populationsspezifische Unterschiede	174
4.2 Jahres- und kalendertagspezifische Unterschiede	179
4.3 Geschlechts- und altersspezifische Unterschiede	180
5. Zusammenhang zwischen <i>Eimeria</i> -Diversität und Befallsintensität	183
6. Körperkondition der Wirte in Verbindung mit der Befallsintensität	185
7. „Wettrüsten“ zwischen Wirten und Parasiten	187
7.1 Zusammenhang zwischen <i>Eimeria</i> -Diversität und Heterozygotiegrad.....	188
8. Der genetische Flaschenhalseffekt und die Parasitenfauna auf der Insel Föhr	191
 V. Ausblick	 195
 VI. Literaturverzeichnis	 197

VII. Abkürzungs-, Abbildungs- und Tabellenverzeichnis	244
1. Abkürzungsverzeichnis	244
2. Abbildungsverzeichnis	245
3. Tabellenverzeichnis	248
VIII. Danksagung	252
IX. Anhang	254
1. Parasitenabundanzen in den einzelnen Populationen	254
2. Daten zu den untersuchten Europäischen Feldhasen	262
X. Lebenslauf	295

Zusammenfassung

Der Europäische Feldhase (*Lepus europaeus*) unterliegt in Deutschland einem seit Jahrzehnten anhaltenden Bestandsrückgang und wird auf der Roten Liste des Bundesamts für Naturschutz von 2009 als „gefährdet“ eingestuft. Eine zum langfristigen Erhalt der Art dringend notwendige, umfassende Charakterisierung der deutschen Feldhasenpopulationen erfolgt erstmals in der vorliegenden Studie. Hierzu wurde eine konditionelle, virologische, parasitologische und populationsgenetische Bestandsaufnahme Europäischer Feldhasen vom deutschen Festland und Inseln vorgenommen und statistisch ausgewertet. Insgesamt 698 Feldhasen wurden im Rahmen von Treibjagden an acht Standorten in vier verschiedenen Bundesländern beprobt, darunter auch zwei Populationen von den Nordseeinseln Föhr und Pellworm.

Insgesamt 14 Parasitenspezies konnten im Rahmen der qualitativen und quantitativen Untersuchung mittels visuellem Screening, McMaster-Methode und Sedimentationsverfahren für *Lepus europaeus* in den beprobten Populationen nachgewiesen werden: *Eimeria europaea*, *E. hungarica*, *E. leporis*, *E. robertsoni*, *E. semisculpta*, *E. septemtrionales*, *E. townsendi*, *Graphidium strigosum*, *Protostrongylus pulmonalis*, *Trichuris leporis*, *Trichostrongylus retortaeformis*, *Cittotaenia pectinata*, *Taenia pisiformis* und *Ixodes ricinus*. Es zeigten sich teils deutliche regionale Unterschiede in der Parasitenfauna; insbesondere *Protostrongylus pulmonalis* und *Graphidium strigosum* waren auf einzelne Populationen beschränkt. Im Gegensatz zu älteren Veröffentlichungen war *Trichostrongylus retortaeformis* bemerkenswerterweise in den untersuchten Tieren mit Ausnahme der Insel Pellworm nur vereinzelt nachweisbar. Außerdem wurde eine negative Beeinflussung der Körperkondition der Wirte durch ihre Parasiten belegt, sowie geschlechts- und altersgruppenabhängige Prävalenz- bzw. Intensitätsunterschiede detektiert. EBHSV war in keinem der Feldhasen nachweisbar. In der Föhrer Population konnte das Phänomen eines „Parasite Release“ nachgewiesen werden: Feldhasen von der Insel trugen mit Ausnahme von *Cittotaenia pectinata* keine mehrzelligen Endoparasiten mehr, obwohl aus einer parasitologischen Studie aus dem Jahr 1994 bekannt ist, dass im dortigen Jagdrevier typische Parasiten des Feldhasen anzutreffen waren.

Die populationsgenetischen Charakterisierungen erfolgten unter Verwendung von Mikrosatelliten als nichtcodierende, hochkonservative Marker. Neben der allgemeinen statistischen Auswertung der Populationsgenetik kamen auch Struktur- und Faktorielle Korrespondenz (FCA)-Analyse zum Einsatz. Es zeigte sich zwar eine genetische Ähnlichkeit zwischen den Festlandpopulationen, doch hatten fast alle diese Populationen charakteristische genetische Muster: Sieben der untersuchten Populationen besaßen private Allele; zudem war die Ausprägung der genetischen Differenzierung zwischen nahezu allen Populationen signifikant. Hinweise auf Inzucht ergaben sich nur in der Population von Osthofen. Die Feldhasenpopulationen zeigten keine „Isolation durch Distanz“; das Ausmaß der genetischen Unterschiede war unabhängig von der geographischen Distanz und beispielsweise zwischen den beiden Inselpopulationen stark ausgeprägt. Die Festlandpopulationen bestanden aus mehreren genetischen Clustern, die Inselpopulationen aus jeweils nur einem für sie charakteristischen Verbund. In der Föhner Population wurde ein rezenter genetischer Flaschenhalseffekt aufgedeckt; eine bemerkenswerte Entdeckung, die für das beobachtete Phänomen des „Parasite Release“ verantwortlich gemacht wird.

Es wurde ein Wettstreit zwischen dem Wirt *Lepus europaeus* und seinen Parasiten nachgewiesen. Heterozygotere Individuen waren gegenüber ihren genetisch weniger vielfältigen Artgenossen im Vorteil, denn sie beherbergten eine geringer ausgeprägte Diversität mit Eimerien. Diese Beobachtung ist von besonderer Brisanz, da gleichzeitig ein positiver Zusammenhang zwischen der *Eimeria*-Diversität und der *Eimeria*-Befallsintensität belegt wurde. Je geringer die genetische Diversität des Wirts, desto mehr und unterschiedlichere Parasiten beherbergt er.

Durch Inzucht verursachte negative Effekte haben sieben von acht hier untersuchten Populationen bisher nicht tangiert. Falls die genetische Vielfalt in den Europäischen Feldhasenpopulationen allerdings weiterhin rückläufig ist, könnte *Lepus europaeus* das Wettstreit mit seinen Parasiten verlieren. In Verbindung mit weiteren negativen Einflussfaktoren könnte dies dazu führen, dass der Europäische Feldhase langfristig aus unserem Landschaftsbild verschwindet.

Abstract

The European Hare (*Lepus europaeus*) has been subject to population decrease in Germany for decades and is being classed in the Red List of the German Federal Office of Nature Conservation for the year 2009 as “vulnerable”. A highly necessary comprehensive characterization of German hare populations that will allow conservation of the species in the long run has been carried out for the first time ever in the present study. For these purposes, a conditional, virological, parasitological and population genetical survey of European Hares from German mainland and islands was conducted and evaluated statistically. A total of 698 hares were sampled at battues at eight sites in four different federal states, including two populations from the North Sea islands of Föhr and Pellworm.

Qualitative and quantitative analysis by visual screening, McMaster method and sedimentation method yielded a total of 14 parasite species for *Lepus europaeus* in the sampled populations: *Eimeria europaea*, *E. hungarica*, *E. leporis*, *E. robertsoni*, *E. semisculpta*, *E. septemtrionales*, *E. townsendi*, *Graphidium strigosum*, *Protostrongylus pulmonalis*, *Trichuris leporis*, *Trichostrongylus retortaeformis*, *Cittotaenia pectinata*, *Taenia pisiformis* and *Ixodes ricinus*. Regional differences in parasite fauna were very strong in parts; especially *Protostrongylus pulmonalis* and *Graphidium strigosum* were limited to particular populations. In contrast to older publications, *Trichostrongylus retortaeformis* was remarkably absent in examined specimen save for the isle of Pellworm. In addition, negative influence of parasites on their hosts' body condition was shown, as well as sex and age group dependant differences in prevalence and intensity. EBHSV was not diagnosed in any hares. In the population from the isle of Föhr a “parasite release” was detected. Hares from this island did not carry multicellular endoparasites other than *Cittotaenia pectinata* anymore, although it is known from a parasitological study from the year 1994 that typical parasites of the hare used to be present at the local hunting ground.

Characterization of population genetics took place employing microsatellite as non-coding, highly conservative markers. Apart from general statistical evaluation of population genetics, structure analysis and FCA (Factorial Correspondance Analysis) were also applied. Therefrom arose a genetical likeness of mainland populations, yet

most of these populations had characteristic genetic patterns. Seven among eight examined populations possessed private alleles; furthermore manifestation of genetic differentiation was significant between nearly all populations. Signs of inbreeding were present only in the population from Osthofen. Hare populations showed no evidence of "isolation by distance"; the extent of genetical differences was independent of geographic distance and, for instance, highly pronounced between the two island populations. Mainland populations divided into several genetic clusters, while island populations each were made up of a single, characteristic compound. In the population from Föhr, a recent genetic bottleneck effect was revealed; a noteworthy discovery that is likely responsible for the observed phenomenon of "parasite release".

Evidence for an arms race between the host *Lepus europaeus* and its parasites was presented. More heterozygotic individuals had an advantage over their genetically less diverse conspecifics, because they hosted a lower diversity of *Eimeria* species. This observation is of particular interest as at the same time, a positive correlation between diversity of *Eimeria* species and intensity of infestation with *Eimeria spp.* was proven. The less genetically diverse a host is, the more and different parasites it houses.

Inbreeding and its negative effects so far have not affected seven of eight populations examined in this study. With further decrease in genetic diversity of populations of the European Hare, *Lepus europaeus* could lose the arms race against its parasites. In conjunction with other impairing influences this might lead to the disappearance of the European Hare from our landscapes.

I. Einleitung

1. Der Europäische Feldhase

Der Europäische Feldhase (*Lepus europaeus* PALLAS, 1778) ist tief in der Kultur des deutschsprachigen Raums verwurzelt. Vom frühchristlichen Auferstehungssymbol über seine Bedeutung als Sinnbild für Fruchtbarkeit bis hin zum Osterhasen hat er seit vielen Jahrhunderten die Menschen beschäftigt; auch in vielen künstlerischen Darstellungen findet diese Symbolik ihren Niederschlag, nicht zuletzt mit Albrecht Dürers weltbekanntem Aquarell „Junger Feldhase“ (Dürer, 1502; Zörner, 1981). Als Leitart offener Feldflächen ist der Feldhase aus der mitteleuropäischen Kulturlandschaft nicht wegzudenken (Zörner, 1981).

Der Europäische Feldhase ist eine von zwei in Deutschland einheimischen Arten der Ordnung der Hasentiere (Lagomorpha). Typische Merkmale für Lagomorpha sind lebenslang wachsende Schneidezähne, ein Diastema vor den Vorbackenzähnen (Zörner, 1981) und Stiftzähne hinter den oberen Schneidezähnen (Averianov et al., 2003). Charakteristisch für den Europäischen Feldhasen sind seine schwarzen Ohrspitzen, die hohe Laufgeschwindigkeit mit bis zu 70 km/h und bei der Geburt bereits weit entwickelte Jungtiere, sog. Nestflüchter (Zörner, 1981) (*Abb. 1*), welche in einer oberirdischen Mulde (der Sasse) geboren werden. Die durchschnittliche Körperlänge neugeborener Europäischer Feldhasen beträgt 178 mm (Zörner, 1981) bei einem durchschnittlichen Gewicht von 130 g (Hediger, 1948; Müller-Using, 1962). Bei adulten Europäischen Feldhasen ergibt sich eine durchschnittliche Körperlänge von 565 mm für männliche und von 572 mm für weibliche Tiere (Zörner, 1981). Weibliche Tiere sind demnach geringfügig größer als männliche und zudem schwerer (Zörner, 1978).

Der ehemalige Steppenbewohner Feldhase fand durch Waldrodung und das Anlegen von landwirtschaftlichen Nutzflächen in Mitteleuropa günstige Lebensbedingungen vor (Zörner, 1981). Er kann daher als Kulturfolger bezeichnet werden. Durch die besondere Bedeutung des Europäischen Feldhasen in unseren Breiten würde ich diese Tierart sogar als Kulturgut bezeichnen. Doch dieses Kulturgut ist gefährdet (Haupt et al., 2009).

I. Einleitung



Abb. 1: Europäischer Feldhase (*Lepus europaeus*), juvenil: Das Tier auf dem Foto ist ungefähr 2 Wochen alt. Bildautor Jürgen Hirt

1.1 Gefährdungsstatus

Die Weltnaturschutzunion IUCN (International Union for Conservation of Nature) erstellt die weltweiten Roten Listen gefährdeter Arten und führt den Europäischen Feldhasen in „The IUCN red list of threatened species“ im Jahr 2008 noch als ungefährdet („least concern“). Allerdings wird der globale Populationstrend als fallend bezeichnet (Smith & Johnston, 2008).

In Deutschland bietet sich ein beunruhigendes Bild. Hier wird *L. europaeus* in der Roten Liste des Bundesamts für Naturschutz von 2009 als „gefährdet“ eingestuft. Im langfristigen Populationstrend wird mit einem starken Rückgang gerechnet. Eine Aussage über den kurzfristigen Populationstrend könne aufgrund ungenügender Datenlage nicht getroffen werden. Der Bestand wird als „mäßig häufig“ bezeichnet. Trotz dieser bedenklichen Prognosen unterliegt der Europäische Feldhase noch dem Jagdrecht (§2 Bundesjagdgesetz, 2013).

1.2 Verbreitung

Der Feldhase, *L. europaeus* Pallas 1788, entstand entwicklungsgeschichtlich mit hoher Wahrscheinlichkeit im Nahen Osten als Abkömmling des Kaphasen, *Lepus capensis* Linné 1758 (Averianov et al., 2003). Aus dem Spätpleistozän datierende Knochenfunde von *L. europaeus* deuten auf ein weites Verbreitungsgebiet der Tierart bereits zum damaligen Zeitpunkt in Europa hin. Der Europäische Feldhase bewohnte ursprünglich die Steppen Zentral- und Südosteuropas, des Mittleren Ostens, des Kaukasus, der russischen Tiefebene und West-Kasachstans (Averianov et al., 2003). Die Tatsache, dass es sich beim Europäischen Feldhasen um eine jagdlich interessante Spezies handelt, führte dazu, dass sich das Verbreitungsgebiet der Tierart unter menschlichem Einfluss mittlerweile deutlich vergrößert hat (Zörner, 1981; Averianov et al., 2003; Smith & Johnston, 2008).

Der Europäische Feldhase hat sich durch Besatzmaßnahmen und Auswilderungen in teilweise großem Maßstab als Neozoon unter anderem in Argentinien, Chile, Uruguay, dem Südosten Perus, dem Südwesten Boliviens, dem Südosten Paraguays, dem zentralen Teil Südbrasilien, Neuseeland, Australien, Skandinavien, Irland, dem Fernen Osten sowie Nordamerika etabliert (Angermann, 1972; Smith & Johnston, 2008; Bonino et al., 2010). In Deutschland ist *Lepus europaeus* in geeigneten Habitaten noch immer fast flächendeckend verbreitet. Es gibt allerdings große regionale Unterschiede in Bezug auf die Populationsdichten (Bartel, 2002).

Neben seiner Verbreitung auf dem deutschen Festland kommt der Feldhase auch auf großen deutschen Inseln wie Sylt, Amrum, Pellworm, Föhr und der Halbinsel Nordstrand vor (Borkenhagen, 2011). Nach Recherchen von Borkenhagen (2011) soll der Europäische Feldhase zur Mitte des 18. Jahrhunderts auf Föhr völlig ausgerottet gewesen sein. Im Anschluss sollen aber Wiederbesiedlungen stattgefunden haben, zum einen durch einwandernde Tiere von der Insel Amrum ab 1780, zum anderen wurden zwischen 1924 und 1928 durch den Menschen Hasen aus Südosteuropa angesiedelt und 1958/1959 nochmals Tiere aus Dänemark. Auf Pellworm soll der Europäische Feldhase erst zwischen 1865 und 1870 eingeführt worden sein. Dort hat er sich seither stark vermehrt (Borkenhagen, 2011).

1.3 Populationsentwicklung

Im Jahr 1964 wurden in Deutschland noch über 1,5 Millionen Feldhasen bei Jagden erlegt. Bis zum Jahr 1978 waren die Strecken, kleinere Schwankungen ausgenommen, ähnlich ergiebig. In den Jahren 1978 und 1979 war dann plötzlich ein drastischer Einbruch der erzielten Strecken, bedingt durch Witterungseinflüsse, auf weniger als ein Drittel zu verzeichnen. In den Folgejahren konnten zwar wieder größere Strecken erzielt werden, allerdings weit geringere als 1964 (Spittler, 1987).

Auch im europäischen Ausland sind bei den dort beheimateten Populationen des Europäischen Feldhasen seit mehreren Jahrzehnten mehr oder weniger starke Bestandseinbrüche zu verzeichnen (Angermann et al., 1990; Mitchell-Jones et al., 1999). Als Hauptursachen für diese Bestandsrückgänge gelten veränderte Landschaftsstrukturen (Edwards et al., 2000; Vaughan et al., 2003; Evans, 2004; Smith et al., 2004; Smith et al., 2005) wie Flurbereinigungen (Petrač, 1990). Die heutzutage übliche Bearbeitung und das Befahren von landwirtschaftlichen Nutzflächen mit großen, effektiv und schnell arbeitenden Maschinen soll sich negativ auf die Gesamtpopulation auswirken, da viele der Tiere bei der Feldbearbeitung getötet werden (Boye, 1996), wobei Junghasen offenbar besonders betroffen sind. Untersuchungen in Polen ergaben, dass ca. 20 % der Junghasen von landwirtschaftlichen Maschinen getötet werden (Pielowski, 1990).

Prädatoren wie der Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) nehmen nach Ansicht einiger Autoren ebenfalls Einfluss auf die Populationen des Europäischen Feldhasen (Pegel, 1986; Späth, 1989; Panek, 2009) und die Zahl der in Deutschland erlegten Rotfuchse stieg von 250000 geschossenen Tieren im Jagdjahr 1982/83 auf 600000 im Jagdjahr 2000/2001 an (Macdonald & Reynolds, 2008). Als Ursache für diese enormen Populationszuwächse bei *Vulpes vulpes* wird die Tollwutschutzimpfung genannt (Guthörl & Kalchreuter, 1994; Mitchell-Jones et al., 1999). Die Autoren Pegel und Kalchreuter berichten, dass auf der Insel Föhr, welche weitestgehend frei von Beutegreifern ist, sowohl hohe Populationsdichten als auch Zuwachsraten beim Europäischen Feldhasen vorzufinden sind (Pegel, 1986; Kalchreuter, 2003). Außerdem soll der Prädationsdruck durch Rotfuchse auf Feldhasen mit der Habitatdiversität in Verbindung stehen. In einer polnischen Studie wurde belegt, dass

I. Einleitung

bei zunehmender Habitatdiversität der Prädationsdruck auf den Feldhasen durch *Vulpes vulpes* abnimmt (Panek, 2009). Allerdings gibt es auch Autoren, die der Meinung sind, der Rotfuchs hätte keine signifikante Beteiligung an der Regulierung der Feldhasenbestände (Schneider, 1978; Engelhardt et al., 1985; Boye, 1996).

Auf Föhr wurden in dem in dieser Arbeit untersuchten Revier seit 1980 bei den jährlich stattfindenden Treibjagden zwischen 190 und 240 Europäische Feldhasen geschossen. Im Jahr 2001 jedoch war ein massiver Einbruch der Jagdstrecke auf der gesamten Insel zu verzeichnen, und es wurden nur 33 Tiere im untersuchten Revier erlegt (Jagdpächter Knudtsen mündliche Mitteilung, 2010). Da das Vorgehen bei dieser Jagd identisch mit den vorausgehenden und folgenden Jahren war und darüber hinaus, zumindest im untersuchten Revier, auch dieselben Flächen bejagt wurden, ist davon auszugehen, dass es in diesem Jahr einem massiven Populationseinbruch gab. Genaue Gründe hierfür sind unbekannt, da keine Kadaver von verendeten Tieren gefunden oder obduziert wurden (Jagdpächter Knudtsen mündliche Mitteilung, 2010).

Auf die jährlich erzielten Jagdstrecken in Deutschland wirkt sich der allgemeine Populationsrückgang selbstverständlich ebenfalls aus. In *Tab. 1* sind die Entwicklungen der Feldhasenstrecken in den Bundesländern und Jagdjahren zusammengestellt, in denen ich Proben untersucht habe. Bezogen auf das Jagdjahr 2009/10 wurden in Bayern 2010/11 4,5 % weniger Feldhasen erlegt; 2011/12 waren es 5,3 % weniger. In Niedersachsen fielen die Strecken in Bezug auf 2009/10 in 2010/11 um 6,6 % und in 2011/12 sogar um 22,6 % geringer aus. In Rheinland-Pfalz waren die Strecken 2010/11 um 3,6 % und in 2011/12 um 5,5 % im Vergleich zu 2009/10 unergiebig. In Schleswig-Holstein wurden 2010/11 4,3 % weniger Feldhasen und 2011/12 18,5 % weniger Feldhasen erlegt als im Jagdjahr 2009/10. Das zeigt, dass der negative Populationstrend, obwohl die Problematik seit langem bekannt ist, noch immer anhält.

Jahr	2009/10	2010/11	2011/12
Bayern	79598	75984	75341
Niedersachsen	94020	87814	72739
Rheinland-Pfalz	9290	8952	8778
Schleswig-Holstein	40445	38711	32944

Tab. 1: Entwicklung der Feldhasen-Strecken in den Jagdjahren 2009/10, 2010/11 und 2011/12 in den beprobten Bundesländern. Die Daten stammen aus dem Handbuch des Deutschen Jagdschutzverbandes 2013. Die Bestandsrückgänge beim Europäischen Feldhasen schreiten immer noch fort.

2. Genetische Variabilität – Eine Form der Biodiversität

"Well, in our country," said Alice, still panting a little, "you'd generally get to somewhere else — if you run very fast for a long time, as we've been doing."

"A slow sort of country!" said the Queen. "Now, here, you see, it takes all the running you can do, to keep in the same place. If you want to get somewhere else, you must run at least twice as fast as that!" (Carroll, 1871, S. 46).

Das obige Zitat aus Lewis Carrolls Werk „Through the looking glass“ beschreibt die Kernaussagen der Red Queen Hypothese. Um sich (im übertragenen Sinne also die eigene Art) erhalten zu können, ist eine permanente Reaktion auf sich verändernde (Lebens-)Umstände unabdingbar. Es findet also ein evolutionäres „Wettrüsten“ z. B. zwischen Wirten und Parasiten statt. Diese Hypothese wurde 1973 von Leigh van Valen postuliert (Van Valen, 1973).

Genetische Variabilität sichert das Überleben von Arten. Wären alle Individuen einer Art genetisch identisch, so wäre ihr Fortbestehen unter wechselnden Umwelteinflüssen stark gefährdet. Existieren jedoch Individuen mit unterschiedlicher

I. Einleitung

genetischer Ausstattung, so erhöht dies die Wahrscheinlichkeit für das Überleben der Art unter wechselnden Anforderungen (Bader, 1998). Die Bedeutsamkeit der genetischen Variabilität bzw. deren Erhalt ist mittlerweile auch ein politisches Thema. Am 20.12.1993 trat die „Convention on Biological Diversity“, ein internationales Umweltabkommen, in Kraft. Ziel dieser Konvention ist unter anderem der Schutz der biologischen Vielfalt, wozu neben der Artenvielfalt auch die genetische Vielfalt von Arten zählt (United Nations, 1992).

Der Mensch macht sich die Vorteile genetischer Variabilität schon lange zunutze. So beschrieb Darwin 1876 bereits einen Hybrideffekt bei Löwenmaul-Pflanzen (*Antirrhinum majus*; Darwin, 1876). Dieses Phänomen wird Heterosis genannt. Man versteht darunter die Überlegenheit hybridisierter Nachkommen im Vergleich zum Durchschnitt ihrer homozygoten Eltern und Geschwister im Hinblick auf ihre Überlebensfähigkeit und Leistungsfähigkeit (Shull, 1908). Es ist das Gegenteil zur Inzuchtdepression (Mitton, 1997). In der Agrarwirtschaft wird das Phänomen der Heterosis ganz bewusst genutzt. Prominentestes Beispiel ist die Nutzpflanze Mais. Sowohl Shull als auch East stellten in ihren Arbeiten bereits zu Beginn des 20. Jahrhunderts die höhere Vitalität von Maispflanzen-Hybriden im Vergleich zu den Inzuchtlinien, aus denen diese Hybriden erzeugt wurden, fest (Shull, 1908; East, 1936). Doch was ist die genetische Grundlage für das Heterosis-Phänomen? Zur möglichen Erklärung werden vier Modelle herangezogen: Die Dominanzhypothese, die Überdominanzhypothese, die Pseudoüberdominanzhypothese und die Epistasis-hypothese.

Laut der Dominanzhypothese kommt es zum Heterosiseffekt, indem negative, z. B. schädliche rezessive Allele durch positive bzw. überlegene dominante Allele komplementiert werden und auf diese Weise besser angepasste Nachkommen entstehen (Davenport, 1908; Bruce, 1910; Keeble & Pellew, 1910; Jones, 1917; Meyer et al., 2006).

Die Überdominanzhypothese erklärt das Phänomen der Heterosis damit, dass eine bestimmte Kombination von Allelen an Schlüsselgenorten bei Heterozygoten zu einem vorteilhaften, synergistischen Effekt führt, der bei Homozygoten eben nicht auftritt (Shull, 1908; East, 1936). Der heterozygote Genotyp ist in seiner

I. Einleitung

phänotypischen Leistung beider entsprechenden homozygoten Genotypen überlegen (Uzarowska et al., 2006).

Bei der Pseudoüberdominanz werden Allele von eng gekoppelten Genen, welche auf entgegengesetzten, homologen Chromosomen liegen, durch vorteilhaftere, dominante Allele kompensiert. Es wird eine Überdominanz vorgetäuscht (Gardner, 1963; Moll et al., 1964).

Die Epistasishypothese besagt, dass der Heterosiseffekt durch positive Interaktionen von überlegenen Genen, die an mehreren Genorten liegen, hervorgerufen wird (Becker, 1993; Stuber, 1994; Goodnight, 1999). Der Nachweis von Heterosiseffekten beim Feldhasen gehört zu den Zielen dieser Arbeit. Zur Ermittlung des individuellen Heterozygotiegrads, also des Grades der genetischen Variabilität, wurden Mikrosatelliten verwendet.

Mikrosatelliten, auch „short tandem repeats“ genannt, sind sich wiederholende, hoch polymorphe DNA-Sequenzen (Goldstein et al., 1995). Mikrosatellitensequenzen bestehen aus zwei bis sechs Nukleotiden. Die Anzahl der Wiederholungen dieser Sequenzen ist individualspezifisch. Pro Mikrosatellitenlocus gibt es in jedem Individuum ein maternales und ein paternales Allel, wobei das Individuum in Bezug auf diese beiden Allele homo- oder heterozygot sein kann (Fickel et al., 1999). Mikrosatelliten beziehen sich auf nicht-kodierende und somit neutrale Abschnitte der DNA, bzw. auf Abschnitte mit unbekannter Funktion. Sie sind Indikatoren für Vorgänge, die das gesamte Genom betreffen (Bergmann & Leinemann, 2000). Die in meiner Arbeit verwendeten Mikrosatelliten sind bereits mit Erfolg in zahlreichen Studien bei Leporiden zum Einsatz gekommen (z. B. SurrIDGE et al., 1997; Kryger et al., 2002; Fickel et al., 2005; Estonba et al., 2006; Ben Slimen et al., 2008) und gelten als etabliert.

2.1 Genetische Variabilität und Fitness

Der Heterozygotiegrad, also der Anteil heterozygoter Genorte an den untersuchten Loci eines Individuums, ist ein Maß für die Ausprägung der genetischen Variabilität. Der Heterozygotiegrad steht in direktem Zusammenhang mit der reduzierten Fitness von Populationen, nämlich über die Inzuchtdepression (Reed & Frankham, 2003), und Zusammenhänge zwischen reduzierter Fitness und genetischer Verarmung sind in zahlreichen Studien nachgewiesen (Reed, 2005; Ficetola et al., 2007; Johansson et al., 2007; Angelone, 2010; Luquet et al., 2011). Fitness beschreibt den Grad der Anpassung eines Organismus an die ihn umgebende Umwelt und manifestiert sich über die Überlebensfähigkeit und den Reproduktionserfolg (Endler, 1986). Fitness kann über die Anzahl fortpflanzungsfähiger Nachkommen gemessen werden oder über den Konditionsfaktor bestimmt werden (Taraschewski, 2006). Außerdem wird Fitness von Stress negativ beeinflusst (Hoffmann & Parsons, 1991; Taraschewski, 2006), welcher z. B. durch Umwelteinflüsse wie Temperatur, Nährstoffmangel und Giftstoffe (Armbruster & Reed, 2005) aber auch Räuber oder Parasiten (Taraschewski, 2006) entstehen kann.

Zersplitterte (Wildtier)Populationen sind deshalb so von Bestandseinbrüchen bedroht, da eine reduzierte Populationsgröße und erhöhte Isolation demographische Stochastizität und genetische Verarmung verursachen können. Durch Inzucht und genetische Drift werden rezessive, schädliche Allele in solchen Populationen fixiert (Hedrick, 2001) was zu einer reduzierten durchschnittlichen Fitness in genetisch verarmten Populationen führt (Luquet et al., 2013). Die Europäischen Feldhasenpopulationen in Deutschland sind potenziell von solchen Effekten bedroht, da die Populationen durch das Verkehrsnetz, z. B. Bundesstrassen, Autobahnen oder Bahnstrecken, fragmentiert wurden (Fickel et al., 1999; Fickel, 2003). Als Ursache für die Bestandsrückgänge bei *Lepus europaeus* in Deutschland kann mangelnde reproduktive Fitness anscheinend ausgeschlossen werden. Dies wurde in diversen Untersuchungen belegt (Bensinger et al., 2000; Blottner et al., 2001; Goeritz et al., 2001). Deshalb war die Frage nach den populationsgenetischen Charakteristika der von mir untersuchten Populationen, die Berechnung der individuellen Heterozygotie und die gleichzeitige Ermittlung der Körperkondition für mich von besonderem Interesse, um eventuell vorhandene Verbindungen zwischen diesen zu ermitteln.

3. Parasitismus

Parasitismus ist eine der unter eukaryotischen Organismen am häufigsten anzutreffenden Lebensweisen (Poulin & Morand, 2004). Parasiten können in vielfältiger Weise auf ihre Wirte einwirken. Dies kann von geringfügigen Veränderungen im Wirtsstoffwechsel, über Gewebeschädigungen (z. B. Lauckner, 1980; Price, 1980; Lauckner, 1983; Laakkonen et al., 2006; Chen et al., 2012) bis hin zu Verhaltensänderungen und phänotypischen Veränderungen bei Wirten führen (z. B. Wesenburg-Lund, 1931; Hindsbo, 1972; Holmes & Bethel, 1972; Bethel & Holmes, 1973; Brown & Thompson, 1986; Cox & Holland, 1998; Poulin & Thomas, 1999; Moore, 2002; Taraschewski, 2006; Webster, 2007; Adamo, 2012; Van Houte et al., 2013). Aber natürlich beeinflusst auch der Wirt den Parasiten. Eine wichtige und oft sehr wirksame Verteidigung von Wirten gegen Parasiten ist die Immunabwehr. Diverse Komponenten des Immunsystems sind auf die Abwehr von Parasiten ausgelegt (Medzhitov, 2007). Die Effektivität, mit der das Immunsystem arbeitet, hängt unter anderem mit der genetischen Ausstattung eines Wirtes zusammen, welche somit auch großen Einfluss auf seine Parasitenzönose nehmen kann (z. B. Gulland et al., 1993; Ferguson & Draushchak, 1990; Mulvey et al., 1987; Penn, 2002).

Darüber hinaus kennt man das Phänomen der anti-parasitischen Sexualpartnerwahl. Weibliche Tiere meiden infizierte Männchen, um sich selbst nicht zu infizieren und um Nachkommen mit möglichst hoher Resistenz gegen Parasiten zu zeugen. Auch hier kommt die Komponente der genetischen Ausstattung wieder zum Tragen (Penn & Potts, 1998).

Außerdem sind Parasiten oft nicht gleichmäßig zwischen den Geschlechtern verteilt, sondern es existiert eine geschlechtsspezifische Verteilung. Geschlechtsreife Männchen beherbergen oft höhere parasitäre Befallsintensitäten als geschlechtsreife Weibchen bzw. als die noch nicht geschlechtsreifen Jungtiere beiderlei Geschlechts (Randolph, 1975; Folstad et al., 1988; Craine et al., 1995). Das männliche Sexualhormon Testosteron supprimiert das Immunsystem, ein Nachteil für männliche Tiere bezüglich der Abwehr von Infektionserregern (Rowsewitt, 1986; Rowsewitt, 1989; Taraschewski, 2006).

I. Einleitung

Eine altersgruppenspezifische Verteilung von Parasiten ist ebenfalls nichts Ungewöhnliches. Prävalenzen und Intensitäten können bei Jungtieren höher ausfallen als bei adulten Tieren. In subadulten Springböcken *Antidorcas marsupialis* fanden sich z. B. signifikant höhere Befallsintensitäten mit einer Parasitenspezies aus der Gattung *Eimeria* (Turner et al., 2012). Vom Europäischen Feldhasen sind ähnliche Befunde dokumentiert. Bei Hasen, die jünger als ein Jahr waren, fiel die *Eimeria* Prävalenz signifikant höher aus als bei Althasen (Kugel, 2000).

Auch die Populationsdichte der Wirtstiere wirkt sich auf deren Parasiten aus (Winternitz et al., 2012). Dies konnte z. B. für Parasiten der Gattung *Eimeria*, die für meine Arbeit ebenfalls von großer Wichtigkeit waren, belegt werden. Je dichter die Wirtspopulation, desto günstiger die Bedingungen für die Parasiten (Pellerdy, 1974; Catchpole et al. 1976; Soulsby, 1982; Tacconi et al., 1995; Bertolino et al., 2003; Hakkarainen et al., 2007).

Soziale, in größeren Gruppen lebende Tierarten sind häufiger von Parasitierung betroffen als einzelgängerische Arten. Als Grund für diese Beobachtungen wird die von der Dichte der Wirtspopulation abhängige Parasitentransmission genannt. Parasitendiversität, Prävalenz und/oder Abundanzen steigen mit zunehmender Gruppengröße (Alexander, 1974; Anderson & May, 1978; Ewald, 1994; Cote & Poulin, 1995; Arneberg et al., 1998; Altizer et al., 2003; Vitone et al., 2004).

Sowohl Wirte als auch Parasiten stehen unter dem Einfluss der sie umgebenden Umwelt. Parasitenprävalenzen und -intensitäten werden neben den oben angesprochenen biotischen auch von abiotischen Faktoren beeinflusst (Taraschewski, 2006; Winternitz et al., 2012). Die Witterungsbedingungen, wie z. B. die Niederschlagsmenge (Taraschewski, 2006) sind ein wichtiger abiotischer Einflussfaktor. Dies zeigt sich auch an der Populationsentwicklung des Europäischen Feldhasen. Für den massiven Streckeneinbruch in den Jahren 1978 und 1979 in Deutschland wurde ein starker Kokzidienbefall verantwortlich gemacht, welcher auf eine höhere Überlebensrate der infektiösen Sporozoiten aufgrund des Fehlens längerer Trockenperioden im Sommerhalbjahr zurückgeführt wurde (Spittler, 1987).

3.1 Biodiversität im Reich der Parasiten

Neben geografischen Ökosystemen, wie z. B. Tümpel oder Fließgewässer, sind natürlich auch Wirte für ihre Parasiten Habitate. Wie bereits erwähnt, ist Parasitismus eines der am häufigsten anzutreffenden Lebensmodelle bei eukaryotischen Organismen (Poulin & Morand, 2004). Diese Tatsache legt den Schluss nahe, dass es im Reich der Parasiten eine hohe Biodiversität gibt. Es wurden zahlreiche Schätzungen mit unterschiedlichen Ansätzen zum Anteil der Parasitenspezies an der Gesamtartenzahl der Erde gemacht. Laut diesen Schätzungen sind zwischen einem Viertel und mehr als der Hälfte aller auf der Erde existierenden Arten Parasiten (Price, 1980; Windsor, 1998; Poulin & Morand, 2000; De Meeûs & Renaud, 2002; Poulin & Morand, 2004). Diese „parasitische Biodiversität“ ist nicht zufällig auf Wirtstierarten verteilt; es lassen sich bestimmte Muster erkennen. Taxonomisch nah verwandte Wirtstierarten beherbergen eher eine ähnliche Parasitenfauna mit vergleichbarem Artenreichtum als weiter entfernt verwandte Wirtstierarten (Poulin, 2014). Die Ausprägung der Biodiversität von Parasiten in Wirten hängt auch mit der Dichte der Wirtspopulationen zusammen. Wirtstierarten mit hohen Populationsdichten beherbergen eine artenreichere Parasitenfauna als Wirtstierarten mit niedrigeren Populationsdichten (Morand & Poulin, 1998; Arneberg, 2002). Aber auch die geographische Ausdehnung eines Lebensraums wirkt sich auf den Artenreichtum aus. Je größer die geographische Ausdehnung eines Gebietes, desto höher ist der Artenreichtum dort; diese Regel sollte nicht nur für Wirtstierarten gelten, sondern sich auf Parasitenspezies ausweiten lassen (He & Legendre, 1996; Lomolino, 2000; Kamiya et al., 2014; Poulin, 2014).

Allgemein für Wirte und Parasiten wäre zu erwarten, dass die Diversität von Wirtstierarten mit der Diversität von Parasitenarten positiv korreliert ist (z. B. Watters, 1992; Krasnov et al., 2004, Hechinger & Lafferty, 2005; Krasnov et al., 2007; Thieltges et al., 2011).

Wie in geografischen Habitaten kann auch die Biodiversität in einem Wirtstier mittels eines Diversitätsindex berechnet werden. Am häufigsten kommt der Shannon-Weaver-Index zum Einsatz (Taraschewski, 2006). In diesen Index fließt nicht nur die

I. Einleitung

Anzahl der Arten, sondern auch die Anzahl der gefundenen Individuen mit ein (Smith & Smith, 2009). Dieser Index wurde auch in der vorliegenden Arbeit verwendet.

Der Shannon-Weaver-Index H_s berechnet sich folgendermaßen:

$$H_s = - \sum_i p_i \cdot \ln(p_i) \quad \text{mit } p_i = \frac{n_i}{N}$$

(Smith & Smith, 2009)

S = Gesamtzahl der Arten

p_i = Relative Häufigkeit des Auftretens der i-ten Art (von 0,0 bis 1,0)

N = Gesamtzahl der Individuen

n_i = Individuenzahl der Art i

3.2 Wirte und Parasiten auf Inseln

Die Diversität der Wirts- und Parasitenspezies ist auf Inseln meist geringer ausgeprägt als auf dem Festland (Taraschewski, 2006). Hierfür gibt es folgende mögliche Erklärungen. Meist bestehen Gründerpopulationen einer Wirtspopulation im Vergleich zur Ursprungspopulation aus wenigen Individuen. Die Wahrscheinlichkeit, dass diese wenigen Wirtstiere alle in der Ursprungspopulation anzutreffenden Parasitenarten mitbringen, ist vergleichsweise gering (Torchin & Mitchell, 2004). Das bedeutet, dass die im Ursprungsgebiet einer Wirtspopulation zugehörigen Parasiten oft nicht mit ihrem Wirt Neuland besiedeln, was letztendlich dazu führt, dass im neu besiedelten Gebiet weniger Parasitenarten anzutreffen sind und weniger Wirte überhaupt infiziert sind (Cornell & Hawkins, 1993; Mitchell & Power, 2003; Torchin et al., 2003). Auch das mögliche Fehlen geeigneter Zwischenwirte bei Parasiten mit mehrwirtigem Entwicklungszyklus stellt eine Hürde bei der Besiedlung neuer Gebiete dar (Torchin & Mitchell, 2004).

Eine andere mögliche Erklärung für die oft geringere Parasitendiversität auf Inseln ist, dass die Individuenzahl der Wirtspopulationen durch Naturkatastrophen so reduziert werden, dass eine Parasitentransmission nicht mehr ohne weiteres

I. Einleitung

stattfinden kann (Taraschewski, 2006). Gerade in der Gründerphase kann ein solcher „Wirts-Bottleneck“ die Parasitenübertragung unterbrechen, und so können Parasitenspezies regional aussterben (Torchin & Mitchell, 2004).

Diese Beobachtungen kann man unter dem Begriff des „Parasite Release“, also der Befreiung von Parasiten, zusammenfassen. Die „Parasite Release“ Hypothese findet ihre Grundlage in der „Enemy Release“ Hypothese. Diese besagt, dass wenn Organismen neue Gebiete besiedeln, sie nicht mehr unter dem Einfluss ihrer natürlichen Feinde stehen, mit denen sie eine Coevolution durchlaufen haben. Dadurch bietet sich ihnen ein Vorteil gegenüber im Neubesiedlungsgebiet angestammten Arten (Keane & Crawley, 2002; Mitchell & Power, 2003; Torchin et al., 2003).

Viele Studien bezüglich Wirten und Parasiten auf Inseln beschäftigten sich mit endemischen Wirtsspezies und deren Parasiten (Fallon et al., 2005; Illera et al., 2008; Valkiunas et al., 2010; Howe et al., 2012) oder mit den Effekten, die durch menschlichen Einfluss eingeschleppte Parasitenspezies auf die angestammte insulare Fauna haben (Atkinson & La Pointe, 2009; Ewen et al., 2012). Studien bezüglich der Beziehung von Säugetier-Wirten und Parasiten auf dem deutschen Festland und den deutschen Inseln sind sehr rar; aktuelle Untersuchungen und Ergebnisse zu diesem Thema sind offensichtlich nicht vorhanden.

Speziell zur Parasitenfauna des Europäischen Feldhasen auf den deutschen Nordseeinseln ist wenig bekannt. Meines Wissens nach existiert nur eine publizierte Studie, die sich mit diesem Thema auseinandersetzt, nämlich die Studie von Böckeler und Kollegen (Böckeler et al., 1994). In dieser Untersuchung wurde die Parasitenfauna des Europäischen Feldhasen unter anderem von der Insel Föhr charakterisiert mit dem Ergebnis, dass auf Föhr in den Untersuchungsjahren 1990 bis 1993, also lange nach der Besiedelung Föhrs durch *Lepus europaeus* (Borkenhagen, 2011) grundsätzlich typische einzellige und mehrzellige Parasitenarten des Feldhasen zu finden waren (Böckeler et al., 1994). Das bedeutet, dass die obige Theorie, dass Parasiten oft nicht mit ihrem Wirt Neuland besiedeln, für den Europäischen Feldhasen auf Föhr nicht zutrifft, denn offensichtlich hatten zahlreiche typische Parasitenarten dieser Tierart die Ansiedlung ihres Wirtes auf Föhr mit

I. Einleitung

begleitet. Es stellte sich aber für mich dennoch die Frage, ob es im Zeitraum von 1993 bis zum Beginn meiner Untersuchungen 2009 Veränderungen der Parasitenfauna des Feldhasen auf Föhr gegeben hat. Auslöser für die Theorie der veränderten Parasitenfauna war die Tatsache, dass es im Jahr 2001 zu einem massiven Einbruch bei den Feldhasenstrecken auf Föhr kam. Die Jagdstrecke war von 190 bis 240 erlegten Hasen auf gerade einmal 33 geschossene Tiere rapide abgefallen (Jagdpächter Knudtsen mündliche Mitteilung, 2010). So lag die Vermutung nahe, dass ein genereller und radikaler Populationseinbruch beim Europäischen Feldhasen auf Föhr stattgefunden hatte mit dem Effekt eines genetischen Flaschenhalseffekts bei den Wirtstieren. Zur Aufspürung solcher Flaschenhalseffekte gibt es molekularbiologische und statistische Herangehensweisen, die auch von mir in dieser Arbeit verwendet wurden.

3.3 Körperkondition des Wirts und deren Beeinflussung durch Parasiten

Wie bereits angesprochen, können Parasiten ihren Wirt z. B. in seinem Verhalten und seinem Aussehen beeinflussen (z. B. Weseburg-Lund, 1931; Hindsbo, 1972; Holmes & Bethel, 1972; Bethel & Holmes, 1973; Brown & Thompson, 1986; Cox & Holland, 1998; Poulin & Thomas, 1999; Moore, 2002; Taraschewski, 2006; Webster, 2007; Adamo, 2012; Van Houte et al., 2013). Außerdem kosten Parasitierungen den Wirt Energie. Dies hat mehrere Gründe: Zum einen beansprucht der Parasit einen Teil der Energie des Wirts für sich; er ist ein „Nährstoffkonkurrent“. Außerdem kostet die Aktivierung des Immunsystems zur Abwehr des Parasiten den Wirt Energie, die im Falle einer nicht stattfindenden Invasion durch den Parasiten eingespart worden wäre. Bei gewebeschädigenden Parasitenarten kostet die Geweberegeneration den Wirt zusätzliche Energie (Delahay et al., 1995; Demas et al., 1997; Kyriazakis et al., 1998; Svensson, 1998). Langfristig wirkt sich dieser Energiefluss vom Wirt zum Parasiten negativ auf die Körperkondition des Wirts und somit auch auf seine Fitness aus. Die negative Beeinflussung der Körperkondition von Wirten durch Parasiten ist bereits in zahlreichen Studien belegt (z. B. Diaz & Alonso, 2003; Vicente et al., 2004; Taraschewski, 2006). Auch Fitness-bezogene Parameter wie z. B. der Reproduktionserfolg (Taraschewski, 2006) können von Parasiten negativ beeinflusst werden. So liegt die Trächtigkeitsquote bei entwurmtten, weiblichen Rentieren *Rangifer*

I. Einleitung

tarandus plathyrynchus signifikant höher als bei nicht entwurmtten weiblichen Tieren (Albon et al., 2002).

Es wurde bereits angesprochen, dass die parasitäre Belastung mit der Größe der Wirtspopulation in positivem Zusammenhang steht (Alexander, 1974; Anderson & May, 1978; Ewald, 1994; Cote & Poulin, 1995; Arneberg et al., 1998; Altizer et al., 2003; Vitone et al., 2004). Interessanterweise kann sich die Gruppengröße sozial lebender Tierarten aber positiv auf die Körperfettreserven auswirken. Dies wurde in einer Studie an Hottentotten-Graumullen (*Cryptomys hottentotus natalensis*) nachgewiesen. Der Körperfettanteil korrelierte positiv mit der Gruppengröße; die Parasitenabundanzen korrelierten aber in den betroffenen Gruppen gleichzeitig negativ mit der Gruppengröße (Lutermann et al., 2013).

Es gibt verschiedene Herangehensweisen für die Ermittlung der Körperkondition; es werden morphologische, biochemische oder physiologische Parameter für deren Ermittlung herangezogen (Stevenson & Woods, 2006). In der Ökologie werden sehr oft Konditionsfaktoren verwendet, die sich aus dem Verhältnis von Körpergewicht und Körperlänge berechnen, z. B. der Fulton-Index K . Er stellt sich folgendermaßen dar:

$$K = \frac{M}{L^3}$$

(Ricker, 1975; Peig & Green, 2010)

M ist das Körpergewicht und L die Körperlänge. Der Fulton-Index wurde auch in dieser Arbeit zur Berechnung der Körperkondition herangezogen.

3.4 Der Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und Parasiten

Gemäß der Red Queen Hypothese liefern sich Wirte und Parasiten ein evolutionäres Wettrüsten (Van Valen, 1973). Auf der Seite der Wirte findet eine Selektion nach Resistenz statt; Parasiten werden nach Infektiosität selektiert (Thompson, 1994). Diese Selektion kann aber nur stattfinden, wenn bei Wirten und Parasiten verschiedene genetische Varianten existieren, andernfalls sind evolutionäre Veränderungen nicht möglich (Carius et al., 2001).

Zusammenhänge zwischen genetischer Variabilität und Parasiten bzw. Pathogenen sind im Focus zahlreicher Forscher und in zahlreichen Studien belegt, so z. B. beim Soay-Schaf (*Ovis aries*), wo Tiere, die homozygot am Adenosin-Deaminase Locus sind, höhere Parasiten-Eizahlen ausscheiden als heterozygote Tiere. Außerdem ist die durch Parasiten verursachte Mortalität bei Tieren mit homozygotem Adenosin-Deaminase Locus höher als bei heterozygoten (Gulland et al., 1993).

Bei der Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*) besteht ein positiver Zusammenhang zwischen Allozymheterozygotie und der Resistenz gegen bakterielle Kiemen-erkrankungen (Ferguson & Draushchak, 1990). Bei Tellerschnecken der Art *Helisoma anceps* ist ein Zusammenhang zwischen Allozym Genotypen und der Infektion mit dem Trematoden *Halipegus occidualis* belegt. Uninfizierte Tiere besaßen eine höhere durchschnittliche Heterozygotie als infizierte Tiere (Mulvey et al., 1987).

Bei stark ingezüchteten Populationen des Galapagosbussards (*Buteo galapagonensis*) wurden höhere Parasitenabundanzen belegt als in ausgezüchteten Populationen (Whiteman et al., 2006). Rötelfalken (*Falco naumanni*) mit höherem Heterozygotiegrad waren mit geringerer Wahrscheinlichkeit mit Federlingen parasitiert als weniger heterozygote Individuen (Ortego et al., 2007).

Beim Europäischen Feldhasen wurde ein Zusammenhang zwischen genetischer Variabilität und der Empfänglichkeit für bestimmte Parasiten, Bakterien und Pilze ermittelt. Für *Mycobacterium*, *Staphylococcus*, *Salmonella* und *Candida* wurde belegt, dass, bei Einteilung der Tiere nach ihrem Infektionsstatus, in der nicht

I. Einleitung

infizierten Gruppe ein Überschuss an heterozygoten Tieren bezüglich Haptoglobin-Genotypen zu detektieren war. Dies traf für die infizierte Gruppe nicht zu (Markowski et al., 1990 a). Außerdem wurde gezeigt, dass es eine Korrelation zwischen dem Anteil der Haptoglobin-Heterozygotie und dem Anteil der Tiere, die nicht mit Parasiten der Gattung *Eimeria* infiziert waren, gibt. Allerdings war der Stichprobenumfang bei dieser Untersuchung mit 12 untersuchten Tieren recht gering (Markowski et al., 1990 b).

Von großem Interesse für Untersuchungen zu Zusammenhängen zwischen genetischer Variabilität von Wirten und ihren Parasiten ist auch der Haupthistokompatibilitätskomplex (Major Histocompatibility Complex; MHC). Im Haupthistokompatibilitätskomplex, der über 200 kodierende Loci enthält, finden sich unter anderem Gene mit extrem hoher Variabilität, die MHC-Klasse I und die MHC-Klasse II Gene. Der Haupthistokompatibilitätskomplex in jedem Individuum besitzt mehrere MHC-Klasse I und II Gene; er ist also polygen. Außerdem existieren innerhalb einer Population für jedes Gen mehrere Allele, d.h. der MHC ist polymorph. Pro Locus soll es in den meisten Arten zwischen 1 und 100 Allelen geben. Der MHC unterliegt einem hohen Selektionsdruck, da er eine zentrale Rolle in der Immunabwehr spielt (Penn, 2002).

Mit den Mikrosatelliten zur Ermittlung der genetischen Variabilität habe ich neutrale Marker eingesetzt, die Indikatoren für Vorgänge, die das gesamte Genom betreffen, sind (Awise, 2000; Bergmann & Leinemann, 2000; Sunnucks, 2000; Lowe et al., 2004). Untersuchungen bezüglich des MHC und Parasiten wurden von mir ebenfalls durchgeführt, konnten aber aus methodischen Gründen bisher nicht zu Ende gebracht werden und können daher in dieser Arbeit nicht gezeigt werden.

4. Spezifische Erreger

Als Wildtier ist der Europäische Feldhase mit zahlreichen Krankheitserregern unterschiedlichster Art konfrontiert. Die Pathogenität variiert erregerspezifisch. In diesem Rahmen werden ausschließlich diejenigen Erreger näher vorgestellt, auf denen der Focus der durchgeführten Untersuchungen lag.

4.1 Parasiten des Europäischen Feldhasen

4.1.1 Einzellige Parasiten

Neben Hühnervögeln und Kaninchen ist auch der Europäische Feldhase Wirt von zahlreichen Arten der Gattung *Eimeria*. Die Gattung ist sehr wirtsspezifisch und durchläuft einen homoxenen Entwicklungszyklus (Fayer, 1980). Die Ansteckung des Wirts erfolgt durch die Aufnahme infektiöser Oozysten über die Maulhöhle. Im Darm werden die in den Oozysten enthaltenen Sporozoiten frei. Diese penetrieren aktiv die Epithelzellen der Darmschleimhaut (Reid & Long, 1979). In den Zellen des Wirts nehmen die Parasiten an Größe zu (Fayer, 1980) und es findet eine mehrfache Kernteilung statt. Die parasitären Stadien werden dann Schizonten genannt; sie enthalten zahlreiche Merozoiten. Durch diesen Vorgang werden die Wirtszellen schließlich zerstört und die frei gewordenen Merozoiten befallen neue Wirtszellen. Dort wird dieser Vorgang, der Schizogonie genannt wird, wiederholt. Es handelt sich dabei um eine ungeschlechtliche Vermehrung (Hammond, 1973; Fayer, 1980; Innes & Vermeulen, 2006). Bei der sich dieser Phase anschließenden Gamogonie, der geschlechtlichen Vermehrung, differenzieren sich Merozoiten in Mikro- und Makrogamonten. Mikrogamonten entwickeln sich zu vielen Mikrogameten, die dann einen Makrogameten befruchten. Die aus der Befruchtung entstehende Oozyste gelangt mit dem Wirtskot ins Freie. Dort differenzieren sich im Inneren vier Sporozysten mit jeweils zwei Sporozoiten (Mehlhorn & Piekarski, 2002) (Abb. 2).

I. Einleitung

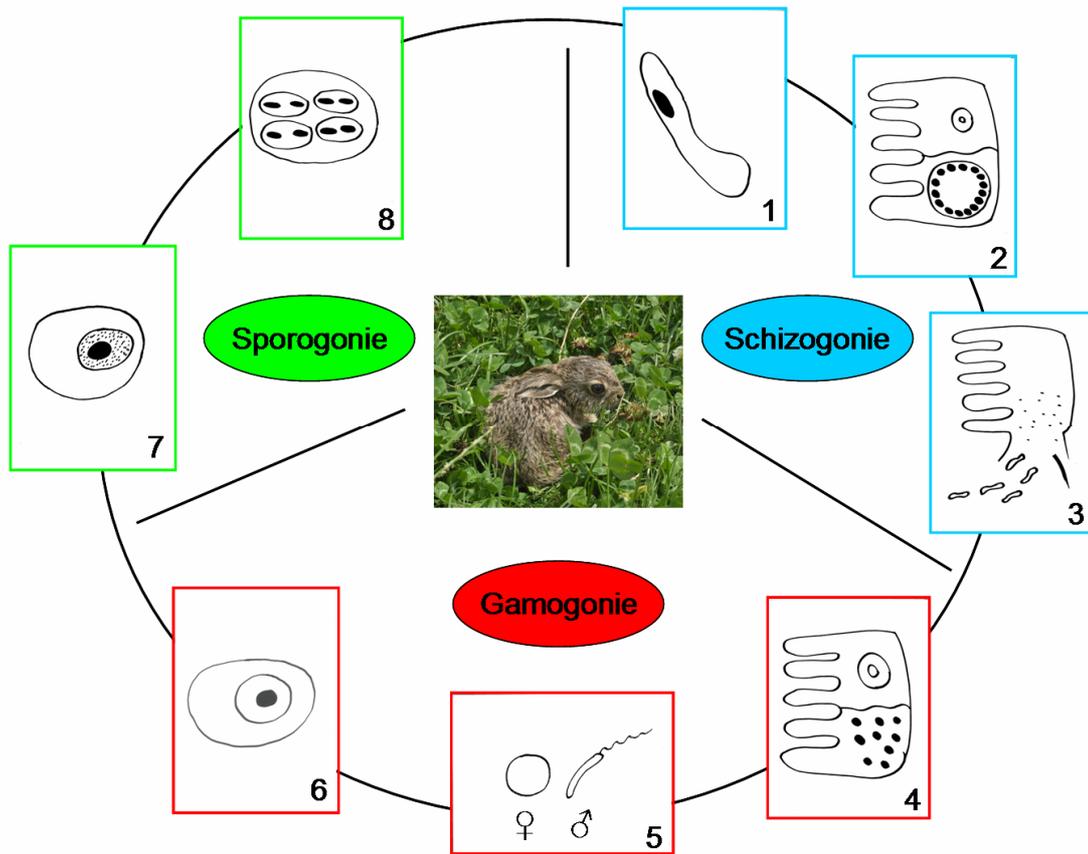


Abb. 2: Entwicklungszyklus von *Eimeria* spp. Verändert nach Mehlhorn & Piekarski, 2002. Dargestellt ist der allgemeine Entwicklungszyklus der Gattung *Eimeria*, der in dieser Form bei den beim Europäischen Feldhasen parasitierenden Arten dieser Gattung verläuft.

Der Hinweis, dass auf Grund seiner Ernährungsweise in Verbindung mit der Aufnahme von Blinddarmkot direkt vom After (Caecotrophie bzw. Autokoprophagie) die (Neu-)Infektion und Beibehaltung der Infektion beim Europäischen Feldhasen besonders einfach ablaufen soll, findet sich wiederholt in der Literatur (Boch & Schneidawind, 1988; Ippen et al., 1995). In wie weit dies korrekt ist, bleibt fraglich; von anderen Autoren wird darauf hingewiesen, dass die Caecotrophie keine bedeutende Infektionsquelle darstellt. Dies ist der Tatsache geschuldet, dass *Eimeria*-Oozysten im Freien sporulieren müssen, um ihre Infektiosität zu erlangen (Kheysin, 1972; Reid & Long, 1979; Eckert et al., 2008). Die bei *Lepus europaeus* parasitierenden *Eimeria*-Arten sporulieren, mit Ausnahme von *E. stefanskii*, im Freien innerhalb von 2 - 9 Tagen. Bei *E. stefanskii* ist die Sporulationsdauer mit 28 - 42 Tagen noch deutlich länger (Boch & Schneidawind, 1988).

I. Einleitung



Abb. 3: *Eimeria*-Oozysten bei *Lepus europaeus*. Form, Größe und Schalenstruktur dienen der Artbestimmung. Von links nach rechts *E. europaea*, *E. hungarica* und *E. leporis*. Bildautor Liane Kartes

Zur Artdifferenzierung werden Form, Größe und Schalenstruktur der Oozysten herangezogen (Abb. 3). In Europa finden sich beim Europäischen Feldhasen potenziell die im Darm lokalisierten Arten *E. europaea* Pellerdy, 1956 (Abb. 3), *E. hungarica* Pellerdy, 1956 (Abb. 3), *E. leporis* Nieschulz, 1923 (Abb. 3), *E. robertsoni* Madsen, 1938, *E. semisculpta* Madsen, 1938, *E. septentrionalis* Yakimoff et al., 1936, *E. stefanskii* Pastuszko, 1961 und *E. townsendi* Carvalho, 1943.

Eimerien-Befall kann die Durchfallerkrankung Kokzidiose verursachen (Tyzzer, 1929; Spiecker, 1966; Ippen et al., 1995; Stockdale et al., 1981; Ernst & Benz, 1986; Lin, 2011; Bangoura et al., 2012), welche für Jungtiere besonders fatal sein soll. So schreiben Ippen und Kollegen (1995): „Der Kokzidienbefall verursacht beim Wild vorwiegend unter den Jungtieren Verluste.“ (Ippen et al., 1995, S. 113). Spiecker (1966) führt aus: „Der Hasenbestand ist einem Massenwechsel unterworfen, wie er von den meisten Kleinsäugetern her bekannt ist. So gibt es neben ausgesprochen guten auch schlechte Hasenjahren. Einer der wesentlichen Umstände, durch den der Hasenbesatz schwankt, ist das Auftreten der Kokzidiose.“ (Spiecker, 1966, S. 176). Auch er weist auf die große Bedeutung der Kokzidiose für die Junghasensterblichkeit hin (Spiecker, 1966). Schon eine 1956 veröffentlichte Untersuchung an aufgefundenem Fallwild brachte das Ergebnis, dass 78 % der untersuchten Europäischen Feldhasen Opfer der Durchfallerkrankung wurden (Rieck, 1956). Das Ausbrechen der Kokzidiose wird mit feuchter Witterung in Verbindung gebracht (Majuro & Dipeolu, 1981; Zörner, 1981).

I. Einleitung

Beim Feldhasen findet sich eine hohe Befallshäufigkeit mit *Eimeria*-Spezies. So diagnostizierten Kutzer und Frey (1976) bei 89,6 % ihrer untersuchten Europäischen Feldhasen eine Infektion mit Eimerien. Allgöwer (1992) stellte bei 94 % der untersuchten Tiere eine Infektion fest. In einer Studie, bei der Europäische Feldhasen aus Spanien untersucht wurden, lag die *Eimeria spp.* Prävalenz bei 71 % (Alzaga et al., 2008); eine Studie in der Slowakei ergab eine Prävalenz von 91,89 % für *Eimeria spp.* (Dubinsky et al., 2010). In einer aktuellen Untersuchung aus Polen war die *Eimeria spp.* Prävalenz unter adulten Feldhasen mit 6,7 % sehr gering; für Jungtiere wurde in der Studie eine *Eimeria spp.* Prävalenz von 50 % ermittelt (Kornas et al., 2014).

Aus der Literatur bekannte *Eimeria spp.* Prävalenzen in Deutschland liegen zwischen 63,3 % (Haupt & Hartung, 1977) und 94 % (Allgöwer, 1992). Teilweise liegen auch artspezifische Prävalenzangaben vor, z. B. aus Ungarn. Diese betragen für *E. europaea* 14 %, für *E. leporis* 33 % und für *E. semisculpta* 23,4 % (Sugar et al., 1978). Auch aus einer slowakischen Studie finden sich Angaben zu artspezifischen Prävalenzen: 74,35 % für *E. semisculpta*, 61,54 % für *E. leporis*, 15,38 % für *E. robertsoni*, 12,82 % für *E. europaea*, 5,13 % für *E. hungarica* und 2,56 % für *E. townsendi* (Dubinsky et al., 2010).

4.1.2 Mehrzellige Parasiten

Die mehrzelligen Parasiten des Feldhasen gehören den Taxa der Trematoda, Cestoda und der Nematoda an.

Trematoda

Beim Europäischen Feldhasen finden sich der Kleine Leberegel *Dicrocoelium dendriticum* und der Große Leberegel *Fasciola hepatica* (z. B. Tropilo, 1964; Grabner & Lebrette, 1971; Gottschalk, 1973; Yanchew, 1973; Kutzer & Frey, 1976; Nickel & Gottwald, 1979; Soveri & Valtonen, 1983; Frölich et al., 2001b; Rondelaud et al., 2001; Kleiman et al., 2004; Alzaga et al., 2009).

1) *Dicrocoelium dendriticum*

Der Kleine Leberegel parasitiert als Adultus in den Gallengängen seiner Endwirte (Malek, 1980; Mohamed & Mummery, 1990; Cordero et al., 1994). Seine Entwicklung erfolgt über zwei Zwischenwirte: Als erste Zwischenwirte dienen dem Parasiten verschiedene Landschneckenarten, z. B. aus der Familie der Helicidae (Manga-Gonzales, 1987; Manga-Gonzales, 1992), als zweite Zwischenwirte Ameisen der Gattung *Formica* (Krull & Mappes, 1952; Manga-Gonzales, 2001). Bis heute wurden über 100 verschiedene Pulmonata-Arten als potenzielle Zwischenwirte von *D. dendriticum* identifiziert (Manga-Gonzales, 2001). Wird die parasitierte Ameise beim Äsen vom Endwirt aufgenommen, wandern die Parasiten in seine Gallengänge und beginnen mit der Eiabgabe (Krull & Mappes, 1952; Krull & Mappes, 1953; Del Rio, 1967).

Die Prävalenzen für diesen Parasiten sind in Deutschland beim Europäischen Feldhasen sehr niedrig, z. B. 2,8 % in Thüringen (Gottschalk, 1973). In einer neueren Studie, bei der Europäische Feldhasen aus Österreich und Tschechien parasitologisch untersucht wurden, war kein Befall mit *D. dendriticum* festgestellt worden (Chroust et al., 2012); zum gleichen Ergebnis kam auch eine aktuelle polnische Studie (Kornas et al., 2014).

2) *Fasciola hepatica*

Auch der Große Leberegel parasitiert in den Gallengängen seiner Endwirte (Andrews, 1999). Im Unterschied zum Kleinen Leberegel hat der Entwicklungszyklus von *Fasciola hepatica* nur einen Zwischenwirt (Andrews, 1999). Als Zwischenwirte dienen zahlreiche Schneckenarten aus der Gattung *Lymnaea* (z. B. Hubendick, 1951; Ponder, 1975; Harris & Charleston, 1976; Boray, 1978; McKown & Ridley, 1995; Dunkel et al., 1996; Rognlie et al., 1996; Jabbour-Zahab et al., 1997; Malone et al., 1998; Torgerson & Claxton, 1999; Vigo et al., 2000; Meunier et al., 2001; Rondelaud et al., 2001; Pereira de Souza et al., 2002; Bargues et al., 2003; Belfaiza et al., 2004; Canete et al., 2004; Cruz-Mendoza et al., 2004; Kleiman et al., 2004; Mekroud et al., 2004; Moghaddam et al., 2004).

I. Einleitung

Über die Pathogenität von *F. hepatica* u. a. beim Europäischen Feldhasen schreiben Ippen et al. (1995): „Aufgrund eines nur schwach reagierenden Abwehrmechanismus können wohl einzelne Leberegel recht lange im Wirtstier leben und produktiv sein, stärkere Infektionen werden nicht kompensiert und führen relativ schnell zum Tode der Parasitenträger“ (zitiert aus Ippen et al., 1995, S. 139). Für diesen Parasiten finden sich noch geringere Prävalenzen, z. B. 0,34 % bei untersuchten Feldhasen aus Österreich (Kutzer & Frey, 1976). Eine aktuelle Studie an *Lepus europaeus* aus Österreich und Tschechien wies überhaupt keinen Befall mit *F. hepatica* nach (Chroust et al., 2012); gleiches gilt für eine kürzlich veröffentlichte Untersuchung an Feldhasen aus Polen (Kornas et al., 2014).

Cestoda

Der Europäische Feldhase kann sowohl als End- als auch Zwischenwirt für zahlreiche Bandwurmartarten fungieren (Nickel & Gottwald, 1979; Kötsche & Gottschalk, 1990). *Lepus europaeus* ist z. B. Zwischenwirt für die als Zoonosen für den Menschen pathogenen Arten *Echinococcus granulosus* und *E. multilocularis* (Kötsche & Gottschalk, 1990) und Endwirt für z. B. *Andrya cuniculi*, *Andrya rhopalocephala*, *Cittotaenia denticulata* und *Cittotaenia pectinata* (Nickel & Gottwald, 1979). Zwischenwirte für diese Cestodenarten sind Moosmilben, die der Unterordnung Oribatida angehören (Nickel & Gottwald, 1979; Gräfner, 1986). Die adulten Parasiten sind weißlich bis gelb gefärbt (Nickel & Gottwald, 1979).

Der Grad der Pathogenität variiert und es kommt darauf an, ob der Feldhase Zwischen- oder Endwirt für die ihn parasitierende Cestodenart ist. Befall mit *Taenia pisiformis* soll bei *Lepus europaeus* zu Leberentzündungen und bei Massenbefall zum Tod des Wirts führen (Sugar et al., 1978).

In der Literatur finden sich die unterschiedlichsten Prävalenzen, z. B. 4,4 % für *Cittotaenia* spp. bei Feldhasen aus Thüringen (Gottschalk, 1973) und 10,5 % für *Andrya cuniculi* in Europäischen Feldhasen aus Italien (Poglayen et al., 1994). Eine tschechische Studie ergab eine sehr geringe Cestoda Prävalenz von 0,87 %

I. Einleitung

(Lukesova et al., 2012); in der aktuellen polnischen Untersuchung zur Parasitenfauna von *Lepus europaeus* wurden keine Cestoden gefunden (Kornas et al., 2014).

Nematoda

Lepus europaeus ist Wirt für eine Reihe von Nematodenarten, die im Darm, in der Lunge und im Magen parasitieren.

1) *Trichuris leporis* (Familie Trichuridae)

T. leporis, der Hasen-Peitschenwurm, parasitiert im Blinddarm (Caecum) seiner Wirte, bei höherer Befallsintensität ist der Parasit auch im Grimmdarm (Colon) anzutreffen (Forstner & Ilg, 1982). Neben dem Europäischen Feldhasen dienen ihm auch Europäische Wildkaninchen als Wirte (Foronda et al., 2003). *T. leporis* entwickelt sich ohne Zwischenwirt, macht aber einen Wirtswechsel. Nicht embryonierte Parasiteneier werden mit dem Kot des Wirtstiers ausgeschieden, embryonisieren im Freien innerhalb von ungefähr drei Wochen und werden bei der Äsung von einem neuen Wirtstier aufgenommen (Schoeb et al., 2007). Im Darm des neuen Wirtstiers schlüpft die L3-Larve aus dem Ei, wandert dann bis in den Blinddarm, wo sie sich mit ihrem Vorderende in die Schleimhaut einbohrt und in etwa vier Wochen zum geschlechtsreifen, weißlich gefärbten Wurm heranwächst (Beer, 1973; Bundy & Cooper, 1988; Bundy & Cooper, 1989; Schoeb et al., 2007).

Die Prävalenzen sind in der Literatur z. B. mit 6 % (Poglayen et al., 1994), 7,7 % (Kozakiewicz et al., 1982), 54,3 % (Kutzer & Frey, 1976), 66,7 % (Haupt & Hartung, 1977) und 68,9 % (Gottschalk, 1973) angegeben, variieren also stark. Der Parasit war auf der Insel Föhr im Rahmen einer früheren Studie von Böckeler und Kollegen nachweisbar (Böckeler et al., 1994). Aktuelle Studien aus Polen bzw. Tschechien ergaben Prävalenzen von 40,6 % bei adulten Feldhasen aus Polen und 39,2 % bei juvenilen, polnischen Tieren (Kornas et al., 2014) bzw. 39,8 % Prävalenz in *Lepus europaeus* aus Tschechien (Lukesova et al., 2012).

2) *Trichostrongylus retortaeformis* (Familie Trichostrongylidae)

T. retortaeformis parasitiert im Dünndarm seiner Wirte, dem Europäischen Wildkaninchen und dem Europäischen Feldhasen. Die Parasiten sind weißlich gefärbt (Boch et al., 2006). Die Eier des Parasiten werden mit dem Wirtskot ausgeschieden. Aus den Eiern schlüpft die L1-Larve, welche sich im Freien zur für den Wirt infektiösen L3-Larve entwickelt. Diese L3-Larve wird vom Wirt mit der Äsung aufgenommen, gelangt in den Darm und entwickelt sich über die L4-Larve zum adulten Parasiten (Mehlhorn & Piekarski, 2002). Beim Europäischen Wildkaninchen *Oryctolagus cuniculi* konnte gezeigt werden, dass *T. retortaeformis* Befall eine starke Reaktion des erworbenen Immunsystems auslöst, was sich darin äußert, dass bei adulten Kaninchen der Parasit nahezu nicht mehr nachweisbar war (Cattadori et al., 2005, Cattadori et al., 2007, Cattadori et al., 2008, Cornell et al., 2008).

In der Literatur finden sich zu diesem Parasiten fast ausnahmslos sehr hohe Prävalenzen. Forstner & Ilg (1982) geben eine Prävalenz von 96,5 % an; Haupt & Stubbe (1990) ermittelten eine Prävalenz von 84,6 % und auch bei Barth & Brüll (1975) war die Prävalenz mit 93,0 % sehr hoch. Auch dieser Parasit wurde im Rahmen einer früheren Studie bei Europäischen Feldhasen von der Insel Föhr nachgewiesen (Böckeler et al., 1994). Eine aktuelle Studie an Europäischen Feldhasen aus Österreich und Tschechien ergab ebenfalls sehr hohe Prävalenzen für diese Parasitenart, 82,7 % in *Lepus europaeus* aus Österreich und 83,2 % in Feldhasen aus Tschechien (Chroust et al., 2012). Eine ähnlich hohe Prävalenz ergab sich auch aus einer tschechischen Studie; hier betrug die Prävalenz für *T. retortaeformis* 75,8 % (Lukesova et al., 2012). Bei Europäischen Feldhasen in Polen dokumentierten die Autoren deutlich niedrigere Prävalenzen. Diese betragen nur 25,5 % in juvenilen Tieren und 43,7 % in adulten Hasen (Kornas et al., 2014).

3) *Graphidium strigosum* (Familie Trichostrongylidae)

G. strigosum, der rote Magenwurm, parasitiert im Magen seiner Wirte (Abb. 4). Ippen und Kollegen (1995) bezeichnen ihn als „eine Trichostrongylidenart, die im mitteleuropäischen Raum eine starke Verbreitung bei Feldhasen und Wildkaninchen gefunden hat und auch beim Hauskaninchen vorkommt“ (Ippen et al., 1995, S. 163). Der als adultes Tier rot gefärbte Parasit hat einen homoxenen Entwicklungszyklus. Die Entwicklung verläuft ähnlich wie bei *T. retortaeformis*. Aus den mit dem Wirtskot ausgeschiedenen Parasiteneiern schlüpfen unter geeigneten Witterungsbedingungen — bei 20 °C innerhalb von drei bis vier Tagen (Bauer, 2006) — L1-Larven, welche über L2- zu infektiösen L3-Larven heranwachsen. Auch hier werden diese L3-Larven mit der Äsung aufgenommen. L3-Larven dringen im Magen in die Fundusdrüsen dieses Organs ein, entwickeln sich zur L4-Larve, verlassen als L4-Larve die Fundusdrüsen und wachsen zum adulten Parasiten heran (Boch et al., 2006). Ein Befall mit *G. strigosum* kann pathogene Effekte auf den Wirt haben und soll keine erworbene Immunantwort auslösen. Irvin beobachtete Magengeschwüre in einem mit diesem Parasiten befallenen Europäischen Feldhasen und führte deren Auftreten auf den Befall mit *G. strigosum* zurück (Irvin, 1970). Studien an *Oryctolagus cuniculi*, dem Europäischen Wildkaninchen, bezüglich der Reaktion des Immunsystems des Wirts auf *G. strigosum* kamen zu dem Ergebnis, dass der Parasit keine Reaktion der erworbenen Immunität hervorruft (Cattadori et al. 2005, Cattadori et al. 2007, Cattadori et al. 2008, Cornell et al. 2008).

Die Prävalenzen sind stark variabel. In einigen Arbeiten wurde der Parasit nicht gefunden (von Seck-Lanzendorf, 1997; Haupt & Stubbe, 1990); andere Autoren dokumentierten Prävalenzen von 42 - 60 % (Boch & Schneidawind, 1988), 59,9 % (Hannemann, 1971), 4,4 % (Gottschalk, 1973), 0,34 % (Kutzer & Frey, 1976), 7,3 % (Lukesova et al., 2012) sowie 44,9 % (Kozakiewics et al., 1982). Nach Altersklassen unterteilt ergab sich in Österreich für subadulte Hasen eine Prävalenz von 25,0 %. Diese war signifikant höher als die nur 1,2 % betragende Prävalenz der adulten Tiere. In tschechischen Feldhasen machten die Autoren eine ähnliche Entdeckung. Hier fiel die Prävalenz in der Altersklasse der subadulten Tiere mit 18,2 % wieder signifikant höher aus als bei den adulten Hasen mit 1,2 % (Chroust et al., 2012). Bäckeler und Mitarbeiter wiesen in ihrer Arbeit *G. strigosum* beim Europäischen

I. Einleitung

Feldhasen von der Insel Föhr mit einer Prävalenz von unter 10 % nach (Böckeler et al., 1994).



Abb. 4: Lepus europaeus; Innenansicht des eröffneten Magens mit G. strigosum Befall. Die Parasiten und der Mageninhalt wurden entfernt. Deutlich zu erkennen sind einzelne Läsionen der Magenschleimhaut, welche sich als Rötungsherde darstellen. Bildautor Liane Kartes

4) *Protostrongylus pulmonalis* (Familie Protostrongylidae)

Die braun gefärbte Lungenwurmart *P. pulmonalis* (Syn. *P. commutatus*) ist unter anderem beim Europäischen Feldhasen und beim Europäischen Wildkaninchen zu finden (Babos, 1955; Babos, 1961; Babos, 1962; Jakšić & Cvetkoviv, 1960; Nickel & Gottwald, 1979; Battisti et al., 2000; Frölich et al., 2001b; Laakkonen et al., 2006; Chroust et al., 2012).

P. pulmonalis hat einen obligat zweiwirtigen Entwicklungszyklus und parasitiert als adultes Tier in den Bronchien seiner Endwirte. Zwischenwirte sind Nackt- und Gehäuseschnecken. Die Infektion der Endwirte erfolgt beim Grasen mit der Aufnahme infizierter Schnecken. Nach der Aufnahme der Larven wandern diese aus dem Darm in die Lungen. Dort erfolgt ihre Reifung zum adulten Parasiten. Die Larven schlüpfen bereits im Darm des Wirtstiers (Joyeux & Gaud, 1946; Grewal et al., 2003; Boch et al., 2006).

In der Literatur finden sich Hinweise auf eine beträchtliche Gefahr durch den Befall mit *P. pulmonalis* für seine Wirtstiere. Jakšić & Cvetkoviv (1960) zitieren Olt & Ströse (1914, S. 334), die „auf schwere Folgen der Lungenstrongylose bei Hasen hingewiesen haben“. Laut Jakšić & Cvetkoviv (1960) postulierten Olt & Ströse (1914, S. 334), „dass bei keiner anderen Wildart die Lungenstrongylose so schwere Veränderungen wie beim Hasen hervorruft.“ Der Befall führt zu Lungenentzündungen; darüber hinaus verursachen die Parasiten Läsionen im Lungengewebe (Battisti et al., 2000). Umfangreiche Läsionen im Lungengewebe beeinflussen die Lungenfunktion, wodurch sich die allgemeine Kondition und der Gesundheitsstatus verschlechtern. Die betroffenen Tiere werden in ihrer Fähigkeit zur Flucht vor Beutegreifern beeinträchtigt. Außerdem begünstigt der Lungenwurmbefall bakterielle Sekundärinfektionen (Kralka & Samuel, 1984; Keith et al., 1986; Pajersky et al., 1992 a; Pajersky et al., 1992 b; Murray et al., 1998; Battisti et al., 2000).

Auch für diesen Parasiten variieren die Prävalenzangaben stark. In einer älteren Arbeit aus Ungarn wurde eine Prävalenz von 60 % festgestellt (Babos, 1962); Haupt & Stubbe (1990) fanden bei ihren Untersuchungen überhaupt keine Lungenwürmer,

I. Einleitung

genau so wenig wie Böckeler et al. (1994) auf Föhr und Haupt et al. (1996) in Sachsen-Anhalt. Auch bei Sektionstieren und bei auf Jagden erlegten Tieren aus Österreich wurden von den Mitarbeitern des Forschungsinstituts für Wildtierkunde und Ökologie in Wien noch nie Lungenwürmer gefunden (Suchentrunk & Posautz mündliche Mitteilung, 2013). Eine aktuelle Studie an *Lepus europaeus* aus Polen verzeichnete eine *P. pulmonalis* Prävalenz von 4,8 % (Kornas et al., 2014); in einer tschechischen Studie ergab sich eine *Protostrongylus* spp. Prävalenz von 25,7 % (Lukesova et al., 2012). Chroust et al. (2012) fanden bei Feldhasen aus Österreich eine Gesamtprävalenz von 37,3 % für *P. pulmonalis*; nach Altersklassen beleuchtet ergab sich bei adulten Hasen eine mit 51,7 % signifikant höhere Prävalenz als bei subadulten Tieren mit 16,7 %. Bei in derselben Studie untersuchten Feldhasen aus Tschechien lag eine Prävalenz von 4,5 % bei subadulten Hasen und von 33,8 % bei adulten Tieren vor. Die Gesamtprävalenz ist mit 18,2 % angegeben.

4.2 Viren

Viren zeichnen sich in den meisten Fällen durch ihre hohe Wirtsspezifität aus. Der Europäische Feldhase kann an diversen durch Viren verursachte Erkrankungen leiden wie z.B. Tollwut (Bouvier et al., 1954; Kerschagl, 1965; Brömel & Zettl, 1976; Kötsche & Gottschalk, 1990), Myxomatose (Kötsche & Gottschalk, 1990) und Leukose (Lutz, 1991). Tollwut ist eine im Gegensatz zu Myxomatose und Leukose eine Zoonose; als Reservoirwirte dienen verschiedene Säugetierarten. Eine unbehandelte Infektion führt beim Menschen in den meisten Fällen zum Tod (Warrell & Warrell, 2004; Bleck & Rupprecht, 2009).

In dieser Arbeit wird allerdings nur auf die häufigste beim Europäischen Feldhasen anzutreffende Viruserkrankung, das European Brown Hare Syndrome Virus (EBHSV) ausführlicher eingegangen.

1) European Brown Hare Syndrome Virus

Das European Brown Hare Syndrome Virus (EBHSV) wurde 1980 in Schweden erstmals nachgewiesen, breitete sich von dort aus in ganz Europa aus und führte zu zahlreichen Todesfällen beim Europäischen Feldhasen (Portejoie et al., 2009). Zunächst war der Erreger unbekannt. Intensive Forschung führte zu der Erkenntnis, dass es sich bei dem Erreger um ein Virus handelt (Lavazza & Vecchi, 1989), genauer gesagt um ein Calicivirus (Ohlinger & Thiel, 1991; Wirblich et al., 1994). EBHSV hat eine Größe von 30 - 35 nm und die Form eines Ikosaeders. Das Virus besitzt keine Virushülle. Es führt zur Agglutination von Erythrozyten (Frölich et al., 2001a). Neben dem Europäischen Feldhasen ist auch der Schneehase, *Lepus timidus*, empfänglich für die Erkrankung (Frölich et al., 2001a).

Die beim Europäischen Feldhasen durch EBHS verursachten Symptome ähneln denen, die das Rabbit Haemorrhagic Disease (RHD) Virus beim Europäischen Wildkaninchen auslöst (Lutz et al., 1998). Beide Viren sind nah miteinander verwandt und stehen sich untereinander phylogenetisch näher als zu anderen Caliciviren. Dies ergaben genetische Analysen der Sequenzen beider Viren (Ohlinger & Thiel, 1991; Nowotny et al., 1997).

Das EBHSV verursacht unter anderem akute Lebernekrosen (Portejoie et al., 2009). Die Infektion kann bei Hasenartigen sowohl auf direktem Weg von Individuum zu Individuum, als auch auf indirektem Weg über Vektoren wie Insekten, Vögel und den Menschen erfolgen. Darüber hinaus ist das Virus außerhalb seiner Wirte sehr widerstandsfähig (Portejoie et al., 2009). Bei dieser Erkrankung können sowohl eine perakute als auch eine akute Form auftreten. Bei der perakuten Form sterben die betroffenen Tiere, ohne klinische Symptome gezeigt zu haben. Symptome der akuten Form sind neurologische Störungen wie Sich-im-Kreis-drehen, Umfallen, Erblindung, Lähmungen der Hinterläufe und tödlich verlaufende Krämpfe. Außerdem fallen die Tiere durch weitere Verhaltensänderungen auf. Sie zeigen keine oder eine verminderte Angst vor Raubtieren bzw. dem Menschen (Gavier-Widen & Mörner, 1991).

I. Einleitung

Das Virus führt in betroffenen Populationen bei ungefähr der Hälfte der infizierten adulten Hasen zum Tod; bei juvenilen Tieren, die jünger als 40 bis 50 Tage alt sind, kommt es zu keinen Verlusten. Diese jüngeren Individuen entwickeln nach erfolgter Infektion eine lang anhaltende Immunität, ohne klinische Symptome zu zeigen (Zanni et al., 1993; Scicluna et al., 1994).

Es kommt immer wieder zu dokumentierten, von EBHSV verursachten Krankheitsausbrüchen, z. B. im März 2009 bei einer in Gefangenschaft gehaltenen Population von *Lepus europaeus* (Drews et al., 2011).

5. Ziele dieser Arbeit

Der in unserer Kultur tief verwurzelte Europäische Feldhase (*Lepus europaeus*) muss in Deutschland seit vielen Jahren teilweise starke Populationsrückgänge verkraften. Der Erhalt der Artenvielfalt und auch die Bewahrung genetischer Variabilität sind ein erstrebenswertes Ziel, welches auch von den Vereinten Nationen als solches erkannt worden ist (United Nations, 1992). Um dieses Ziel zu erreichen, ist es jedoch unabdingbar, den Status quo der Populationsstrukturen und genetischen Variabilität zu erfassen und die vielfältigen potenziellen Einflussfaktoren, wie z. B. Parasiten, mit denen Wildtierpopulationen konfrontiert sind, zu ergründen. Meine Arbeit soll dazu einen Beitrag leisten.

Schwerpunkte in meinen Untersuchungen sind:

- 1) Charakterisierung der genetischen Variabilität und der Populationsgenetik des Europäischen Feldhasen vom deutschen Festland und von der Insel Föhr. Die Insel Pellworm wurde als Vergleichshabitat für Teilaspekte herangezogen.
- 2) Qualitative und quantitative Charakterisierung der Parasitenfauna des Europäischen Feldhasen vom deutschen Festland und der Insel Föhr.

Fast alle Arbeiten zur Parasitenfauna des Europäischen Feldhasen in Deutschland spiegeln die Situation im letzten Jahrhundert wider (z. B. Kutzer et al., 1976;

I. Einleitung

Allgöwer, 1992). Die bislang aktuellste Arbeit zur Parasitenfauna des Europäischen Feldhasen auf der Insel Föhr wurde in den Jahren 1990 bis 1993 durchgeführt (Böckeler et al., 1994). Zwischenzeitliche Veränderungen der Parasitenfauna des Wirts sind daher nicht erfasst und dokumentiert. Darüber hinaus sollte meine Studie auch einen zusätzlichen Erkenntnisgewinn für bisher noch nicht beprobte Regionen in Deutschland liefern.

Spezifische Fragestellungen waren:

1) Gibt es populationsgenetische Unterschiede zwischen den ausgewählten Populationen?

Besondere Schwerpunkte hierbei waren die Fragen nach der Homo- bzw. Heterogenität der Festlandpopulationen, nach dem Allelreichtum und in wie weit die Inselpopulationen sich von den Festlandpopulationen und voneinander abgrenzen lassen. Diese Fragestellungen wurden mittels verschiedener Ansätze untersucht:

- Der Analyse der Allelfrequenzen, Berechnung der durchschnittlichen Anzahl von Allelen und Berechnung von beobachteter und erwarteter Heterozygotie
- Der Berechnung der populationsspezifischen und locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten
- Der Factorial Correspondance Analyse auf Populations- und Individuen-ebene
- Der Analyse der genetischen Zugehörigkeit von Individuen zu ihrer Herkunftspopulation
- Der Analyse der genetischen Struktur der einzelnen Populationen
- Der Analyse der relativen genetischen Fixierung der einzelnen Populationen.

I. Einleitung

2) Wie setzt sich die Parasitenfauna in den einzelnen Wirtspopulationen zusammen?

Alle von mir beprobten Gebiete, mit Ausnahme der Insel Föhr, waren bis dahin parasitologisches Niemandsland.

Mit Hilfe der Ergebnisse der populationsgenetischen und parasitologischen Analysen wurde die dritte Frage beantwortet, nämlich:

3) Gibt es parasitologische und populationsgenetische Hinweise auf einen Verlust ehemals vorhandener Parasitenarten beim Wirt *Lepus europaeus*, einen sog. „Parasite Release“ (Keane & Crawley, 2002; Mitchell & Power, 2003; Torchin et al., 2003) auf der Insel Föhr?

Populationsgenetisch wurden deshalb alle Populationen auf einen genetischen Flaschenhals untersucht; parasitologisch lag eine frühere Studie zum Vergleich mit den von mir erhobenen Daten vor (Böckeler et al., 1994). Darüber hinaus war ein Populationseinbruch in diesem Revier im Jahr 2001, ausgedrückt durch eine stark reduzierte Jagdstrecke, bekannt.

4) Mittels der erhobenen individuenspezifischen Daten zu Körpergröße und Gewicht und der parasitologischen Befunde wurde untersucht, ob diese Parasiten die Körperkondition der Feldhasen beeinflussen und somit als mögliche Einflussfaktoren auf die Populationen wirken.

5) Gibt es Hinweise auf ein „Wettrüsten“ zwischen Wirten und Parasiten in den von mir untersuchten Populationen?

Um diese Frage zu beantworten, war die Bearbeitung der folgenden spezifischen Fragestellungen notwendig:

I. Einleitung

- Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Parasitenabundanz und dem Heterozygotiegrad der Wirte?
- Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Parasiten Diversität und dem Heterozygotiegrad der Wirte?

II. Material und Methoden

1. Material

1.1 Chemikalien

Alle in dieser Arbeit verwendeten Chemikalien (s. *Tab. 2*) besaßen die höchst mögliche Reinheitsstufe. Wässrige Lösungen wurden mit entsalztem Wasser hergestellt, welches über ein Milli-Q Reinstwassersystem der Firma Millipore gewonnen wurde.

Chemikalie	Bezugsquelle
Agarose	Roth, Karlsruhe
Ammoniumpersulfat	Sigma-Aldrich, Taufkirchen
Borsäure	Sigma-Aldrich, Taufkirchen
Bromphenolblau	Sigma-Aldrich, Taufkirchen
EDTA	Sigma-Aldrich, Taufkirchen
Ethanol 100 %	Roth, Karlsruhe
Ethanol 70 %	Roth, Karlsruhe
Formaldehyd	Roth, Karlsruhe
Formalin 2 %	Roth, Karlsruhe
Formalin 4 %	Roth, Karlsruhe
Gel Red	Biotherm, Düsseldorf
Harnstoff	Fluka, Taufkirchen
Hi-Di Formamid	Applied Biosystems, Darmstadt
H ₂ O für PCR	Sigma-Aldrich, Taufkirchen
Loading Dye	Fermentas, St. Leon-Rot
Long Ranger 50 % Gel Lösung	Lonza, Rockland USA
Methylenblaulösung 0,1 %	ABCR GmbH & Co. KG, Karlsruhe
Methylenblaulösung 1 %	ABCR GmbH & Co. KG, Karlsruhe
MgCl ₂ 25 mM	Qiagen, Hilden
NaCl	Merk, Darmstadt
NaCl, gesättigte Lösung	Merk, Darmstadt

II. Material und Methoden

Chemikalie	Bezugsquelle
NaOH	Merk, Darmstadt
N,N,N',N'- tetramethylenethyldiamin	Sigma-Aldrich, Taufkirchen
RNA later RNA Stabilization Reagent	Qiagen, Hilden
Trizma Base	Sigma-Aldrich, Taufkirchen

Tab. 2: Verwendete Chemikalien und ihre Bezugsquellen.

1.2 Pufferlösungen

Die Aufstellung (s. Tab. 3) beinhaltet lediglich Pufferlösungen, welche einzeln erworben oder hergestellt wurden. Auf z. B. in Kits enthaltene und verwendete Pufferlösungen wurde nicht gesondert eingegangen.

Bezeichnung und Zusammensetzung	Verwendung	Bezugsquelle
10 x Puffer mit 15 mM MgCl ₂	Pufferlösung für Mikrosatelliten-PCRs	Biotherm, Düsseldorf
10 x Puffer mit 25 mM MgCl ₂	Pufferlösung für EBHS und Cytochrom B PCRs	Qiagen, Hilden
Probenladepuffer: 4,75 ml Formamid, 1ml EDTA, 50 µl NaOH 1 M, 30 µl Bromphenolblau 5 %	Ladepuffer für Proben zum Auftragen auf Polyacrylamidgele	s. Chemikalien
TBE-Puffer, 1 x, EV 1000 ml: 5,4 g Trizma Base, 2,75 g Borsäure, 2 ml EDTA pH 8	Befüllung Laufkammer Polyacrylamidgel	s. Chemikalien
TBE-Puffer, 10 x, EV 500 ml: 54 g Trizma Base, 27,5 g Borsäure, 20 ml EDTA pH 8	Pufferlösung für Polyacrylamidgele	s. Chemikalien

Tab. 3: Eingesetzte Pufferlösungen sowie deren Zusammensetzungen, Bezugsquellen und Verwendungen.

1.3 Enzyme

Verwendete Enzyme sind in *Tab. 4* zusammengefasst.

Bezeichnung	Verwendung	Bezugsquelle
M-MLV Reverse Transkriptase	Reverse Transkriptase PCR	Promega GmbH, Mannheim
Proteinase K	DNA Isolierung	Roth, Karlsruhe
RNAasin Plus RNase Inhibitor	Reverse Transkriptase PCR	Promega GmbH, Mannheim
Taq DNA Polymerase	EBHS und Cytochrom B PCR	Qiagen, Hilden
Taq DNA Polymerase	Mikrosatelliten PCR	Biotherm, Düsseldorf

Tab. 4: Verwendete Enzyme, deren Bezugsquellen und Verwendungen.

1.4 Nukleotide

Die eingesetzten Nukleotide finden sich in *Tab. 5*.

Bezeichnung	Verwendung	Bezugsquelle
dNTP Set 2 mM	Mikrosatelliten-PCRs	Genexpress, Wiener Neudorf, Österreich
dNTP Set 10 mM	EBHS und Cytochrom B PCR	Promega GmbH, Mannheim
dNTP Set 25 mM	Reverse Transkriptase PCR	Promega GmbH, Mannheim
Random Hexamer Primers	cDNA Synthese Virologie	Promega GmbH, Mannheim

Tab. 5: Verwendete Nukleotide, ihre Bezugsquellen und der Verwendungszwecke.

II. Material und Methoden

1.5 Kits

Die eingesetzten Kits sind *Tab. 6* zu entnehmen.

Bezeichnung	Bezugsquelle
GenElute TM Mammalian Genomic DNA Miniprep Kit	Sigma-Aldrich, Steinheim
Precellys Keramik-Kit 1,4 mm	Peqlab, Erlangen
RNeasy Mini Kit	Qiagen, Hilden

Tab. 6: Verwendete Kits und ihre Bezugsquellen.

1.6 Größenstandards

Die verwendeten Größenstandards finden sich in *Tab. 7*.

Bezeichnung	Bezugsquelle
50 - 350 bp DNA Sizing Standard 4200- 44 IRDye 700	Li-Cor Biosciences, Lincoln Nebraska USA
50 - 350 bp DNA Sizing Standard 4000- 44B IRDye 800	Li-Cor Biosciences, Lincoln Nebraska USA
Gene Ruler 100 bp Plus DNA Ladder	Fermentas, St. Leon-Rot

Tab. 7: Verwendete Größenstandards und ihre Bezugsquellen.

1.7 Oligonukleotide

Die bei den verschiedenen PCRs eingesetzten Oligonukleotide sind in *Tab. 8 – 10* zusammengestellt.

Oligonukleotide für Cytochrom B-PCR

Bezeichnung	Sequenz
Cytochrom B; BioTeZ Berlin-Buch GmbH, Berlin	CB1L-fwd5`-CCA TCC AAC ATC TCA GCA TGA TGA AA-3`
	CB2H-rev5`-CCC TCA GAA TGA TAT TTG TCC TCA -3`

Tab. 8: Verwendetes Oligonukleotid für Cytochrom B-PCR mit Sequenzen der Vorwärts- und Rückwärtsstränge sowie der Bezugsquelle.

Oligonukleotide für EBHS-PCR

Bezeichnung	Sequenz
EBHS; BioTeZ Berlin-Buch GmbH, Berlin	HEF-fwd5`-CCG TCC AGC ATT CGT CCT GTC AC-3`
	HEB-rev5`-CAT CAC CAG TCC TCC GCA CCA C-3`

Tab. 9: Verwendetes Oligonukleotid für EBHS-PCR mit Sequenzen der Vorwärts- und Rückwärtsstränge sowie der Bezugsquelle.

II. Material und Methoden

Oligonukleotide für Mikrosatelliten-PCR

Bezeichnung	Sequenz
Ccddv1	Ccddv1-fwd5`-CAT TCG CTG TCT CAA TCC AA-3` Ccddv1-rev5`-ACA TGG GTA CAT GCC AAC TG-3`
Lsa1	Lsa1-fwd5`-CCT TGC AGG TTT TCA GCC TC-3` Lsa1-rev5`-GCT GTA GAA AAT GAG AGG GAC-3`
Lsa2	Lsa2-fwd5`-GGT ACT CTA TTA GGG AAC CCG-3` Lsa2-rev5`-GCT AGT TGC CAT TAG CTC CC-3`
Lsa3	Lsa3-fwd5`-TGC CTT AAA GGC TGA TTC TG-3` Lsa3-rev5`-GGA TAT CAA AGA ACA TGC CC-3`
Lsa6	Lsa6-fwd5`-CCT AAG ATG AAA TGG ATA AGT-3` Lsa6-rev5`-CTC TTC TGT TTT CTG GAG CA-3`
Lsa8	Lsa8-fwd5`-AAG GTA TTA AAT TGG GCA CTC-3` Lsa8-rev5`-GAC TGA AAT TGA TGT GCT ACC-3`
Sat2	Sat2-fwd5`-GCT CTC CTT TGG CAT ACT CC-3` Sat2-rev5`-GCT TTG GAT AGG CCC AGA TC-3`
Sat5	Sat5-fwd5`-GCT TCT GGC TTC AAC CTG AC-3` Sat5-rev5`-CTT AGG GTG CAG AAT TAT AAG AG-3`
Sat8	Sat8-fwd5`-CAG ACC CGG CAG TTG CAG AG-3` Sat8-rev5`-GGG AGA GAG GGA TGG AGG TAT G-3`
Sat12	Sat12-fwd5`-CTT GAG TTT TAA ATT CGG GC-3` Sat12-rev5`-GTT TGG ATG CTA TCT CAG TCC-3`

II. Material und Methoden

Bezeichnung	Sequenz
Sol8	Sol8-fwd5`-GGA TTG GGC CCT TTG CTC ACA CTT G-3` Sol8-rev5`-ATC GCA GCC ATA TCT GAG AGA ACT C-3`
Sol28	Sol28-fwd5`-ATT GCG GCC CTG GGG AAT GAA CC-3` Sol28-rev5`-TTG GGG GGA TAT CTT CAA TTT CAG A-3`
Sol30	Sol30-fwd5`-CCC GAG CCC CAG ATA TTG TTA CCA-3` Sol30-rev5`-TGC AGT ACT TCA TAG TCT CAG GTC-3`
Sol33	Sol33-fwd5`-GAA GGC TCT GAG ATC TAG AT-3` Sol33-rev5`-GGG CCA ATA GGT ACT GAT CCA TGT-3`

Tab. 10: Verwendete Oligonukleotide der einzelnen Mikrosatelliten mit Bezeichnung und Sequenzen der Vorwärts- und Rückwärtsstränge. Bezugsquelle: MWG Biotech, Ebersberg.

1.8 Fluoreszenzfarbstoffe

Die Fluoreszenzfarbstoffe IRD 700 und IRD 800 (s. *Tab. 11*) dienen zum Markieren der Forward Primer der Mikrosatelliten. Die Forward Primer von Sat2, Sat12, Sol8, Sol30, Sol33, Lsa1, Lsa2 und Lsa3 waren mit IRD 700 markiert, die Forward Primer von Sat5, Sat8, Sol28, Lsa6, Lsa8 und Ccddv1 mit IRD 800.

Bezeichnung	Beschreibung	Absorptionsmaximum
IRD 700	Heptamethin-Cyanin Farbstoff	795 nm
IRD 800	Pentamethin-Carbocyanin Farbstoff	685 nm

Tab. 11: Bezeichnung und Beschreibung der Fluoreszenzfarbstoffe zur Markierung der Forward Primer. Bezugsquelle: Li-Cor Biosciences, Lincoln Nebraska USA.

1.9 Gewebe für molekularbiologische Untersuchungen

Für die Mikrosatellitenuntersuchung wurde Ohrknorpelgewebe oder Lebergewebe verwendet. Für die EBHS-Untersuchung wurde ausschließlich Lebergewebe eingesetzt.

1.10 Geräte, Verbrauchsmaterialien und Glaswaren

Die Übersicht der eingesetzten Geräte, Verbrauchsmaterialien und Glaswaren findet sich in *Tab. 12*.

Bezeichnung	Bezugsquelle
Bechergläser 250 ml	Vit Lab, Großostheim
Bechergläser 1000 ml	Schott Duran, Wertheim
Binocular Zeiss Stemi 2000	Carl Zeiss, Jena
Deckgläser 18 x 18 mm	VWR, Darmstadt
Digitalhandwaage	T.E.L.L. Steuerungssysteme, Vreden
Falcons 15 ml	Sarstedt, Nümbrecht
Federstahlpinzette spitz, 130mm	Roth, Karlsruhe
Feinwaage Kern EMB 600- 2	Kern & Sohn GmbH, Balingen-Frommern
Feinwaage PM 4000	Mettler, Giessen
Gefrierbeutel Profissimo 6 l	dm-Drogeriemarkt, Karlsruhe
Heizblock Techne DRI Block DB2D	Schoeller Pharma, Wien Österreich
Latexhandschuhe	VWR, Darmstadt
Magnetrührer Ikamag RH	IKA Labortechnik, Staufen
Magnetrührer KMO2 BASIC	IKA Labortechnik, Staufen
Magnetrührstab KOMET 30	Roth, Karlsruhe
Maßband	Hornbach, Karlsruhe
Mikrozentrifugensammelgefäß 2 ml	Sigma-Aldrich, Steinheim
Messzylinder 250 ml	SCHOTT DURAN, Wertheim
Messzylinder 1000 ml	SCHOTT DURAN, Wertheim
Mikroskopierschere spitz, 130 mm	Roth, Karlsruhe
Mikroskopierschere stumpf, 130 mm	Roth, Karlsruhe
Nanodrop 1000 Spektrophotometer	Thermo Fisher Scientific, Wilmington USA
Objektträger	VWR, Darmstadt
Objektiv 3,2 x 0,07 160 / -	Carl Zeiss, Jena
Objektiv 10 x 0,22 160 / -	Carl Zeiss, Jena

II. Material und Methoden

Bezeichnung	Bezugsquelle
Objektiv 40 x 0,65 160 / 0,17	Carl Zeiss, Jena
Okular 464027 01 KF 10 x / 18	Carl Zeiss, Jena
PCR 96- Loch Platte ABGene Thermo Fast	VWR, Darmstadt
Petrischale 13,5 x 2,5 cm	Roth, Karlsruhe
Peqlab Quantum Videodokumentations- system Modell 3000	Peqlab, Erlangen
Pipette 2 µl	Eppendorf, Hamburg
Pipette 20 µl	Eppendorf, Hamburg
Pipette 200 µl	Eppendorf, Hamburg
Pipette 1000 µl	Eppendorf, Hamburg
Pipette 5 ml, steril	VWR, Darmstadt
Pipettierhilfe Pipetboy comfort	IBC Integra Biosciences, Fernwald
Plattensequenziergerät DNA Analyzer Gene Readir 4200	MWG-Biotech, Ebersberg
Reagiergefäß 1,5 ml	Sarstedt, Nümbrecht
Reagiergefäß 2 ml	Eppendorf, Hamburg
Schraubdeckelgefäß 60 ml	VWR, Darmstadt
Schraubdeckelflasche 1000 ml	Roth, Karlsruhe
Sequenziergerät DNA Analyzer Gene Readir 4200	Li-Cor Biosciences, Lincoln Nebraska USA
Stuhlröhrchen 76 x 20 mm	Sarstedt, Nümbrecht
Sezierwanne, beschichtet	Klüver & Schulz, Schenefeld
Thermocycler Biometra T Gradient	Biometra, Göttingen
Thermocycler Stratagene Robo Cycler 96	Agilent Technologies, Waldbronn
Vortex Vortex-Genie	Bender & Hobein, Zürich Schweiz
Wärmeschrank Heraeus	Heraeus Instruments, Hanau
Zählkammer nach McMaster mit 2 Zählfeldern	Glaswarenfabrik Karl Hecht GmbH & Co KG, Sondheim
Zentrifuge Centrifuge 5415 C	Eppendorf, Hamburg
Zentrifuge Heraeus Function Line	Heraeus Instruments, Hanau

II. Material und Methoden

Bezeichnung	Bezugsquelle
Zentrifuge Heraeus pico	Heraeus Instruments, Hanau
Zentrifuge Universal 15 R	Hettich, Tuttlingen

Tab. 12: Übersicht der verwendeten Geräte, Verbrauchsmaterialien und Glaswaren.

1.11 Software

Eine Übersicht der verwendeten Software ist in Tab. 13 zusammengestellt.

Bezeichnung	Verwendung
BOTTLENECK 1.2.02	Analyse auf genetischen Flaschenhalseffekt
FSTAT 2.9.3.2	Analyse des locusspezifischen Allelreichtums
GENE CLASS 2	Analyse der genetischen Zugehörigkeit von Individuen zu ihrer Population
GENEPOP 3.4	Analyse auf Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht und Analyse auf Kopplungsungleichgewicht
GENETIX 4.05	Analyse von Allelfrequenzen, durchschnittliche Anzahl von Allelen, beobachtete und erwartete Heterozygotie
MICRO-CHECKER 2.2	Analyse der MS-Loci auf 0-Allele
ND-1000 V3.5.2	Messung der cDNA-Konzentration
Quantum-CAPT Steuerungs- und Analysesoftware	Auswertung und Fotografie des Agarosegels für die virologische Untersuchung
S-Plus 3.3	Explorative statistische Auswertung

Bezeichnung	Verwendung
SPSS 1.0	Deskriptive und explorative statistische Auswertung
STRUCTURE 2.3.4	Analyse der genetischen Struktur der einzelnen Populationen

Tab. 13: Übersicht über die verwendete Software und deren Einsatzgebiete.

2. Methoden

2.1 Auswahl der beprobten Reviere:

Die Auswahl der Probengebiete wurde durch drei wesentliche Faktoren beeinflusst:

- Die Lokalisation der Reviere
- Die zu erwartenden Hasenstrecken
- Die Kooperationsbereitschaft der beteiligten Jagdpächter und Jäger.

Die Gebiete wurden so ausgewählt, dass eine Nord-Süd-Abdeckung mit teilweise großer geographischer Entfernung innerhalb Deutschlands untersucht werden konnte, um festzustellen, ob es regionale Unterschiede im Bezug auf Erkrankungen, Parasiten und genetische Variabilität innerhalb Deutschlands gibt.

Die Inselreviere auf Föhr und Pellworm als zweiter und dritter Standort in Norddeutschland wurden insbesondere auf Grund ihrer Isolation vom Festland im Hinblick auf eine möglicherweise abweichende Zusammensetzung der Parasitözönose und genetischen Variabilität ausgewählt.

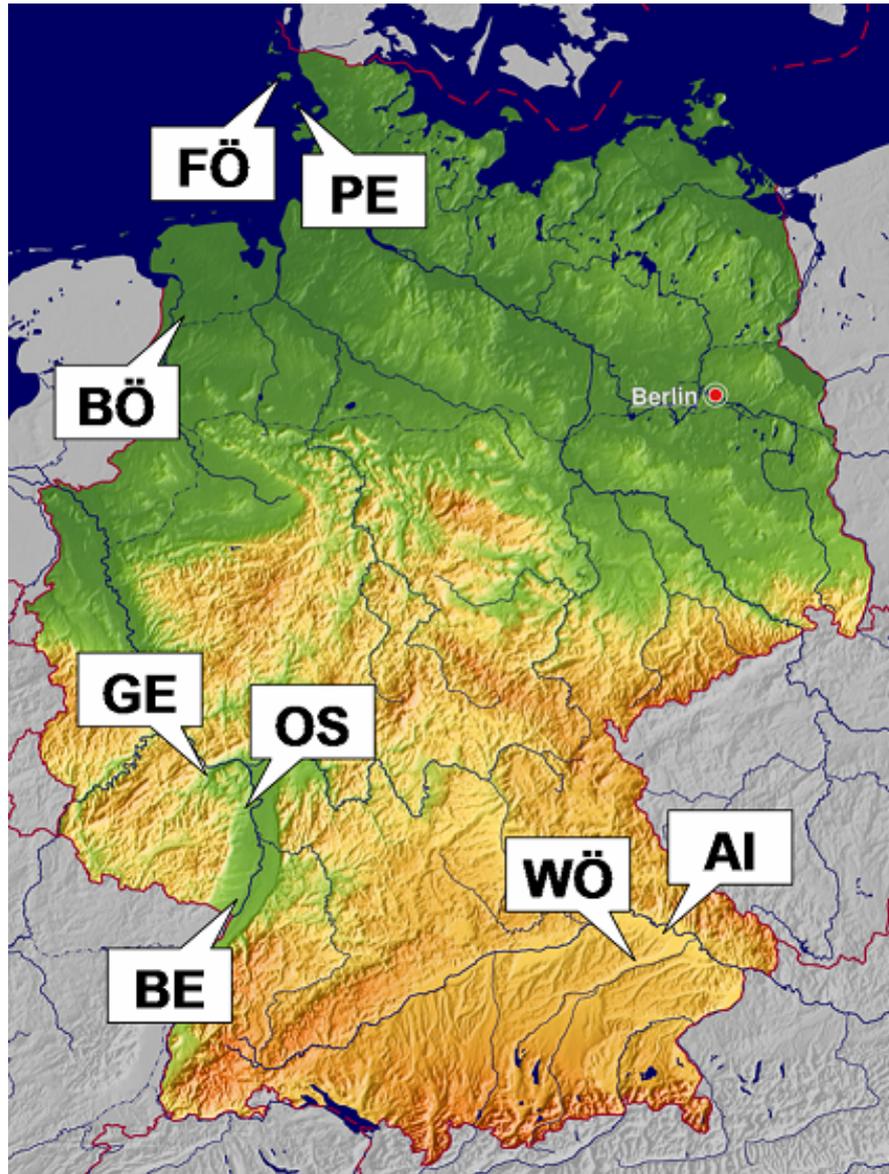


Abb. 5: Landkarte von Deutschland mit Gesamtüberblick über die beprobten Gebiete: Die Abkürzungen stehen für BE = Bellheim, OS = Osthofen, GE = Gensingen, WÖ = Wörth a. d. I., AI = Aiterhofen, BÖ = Börger, FÖ = Föhr und PE = Pellworm.

Verändert nach:

http://www.ginkgomaps.com/landkarten_deutschland.html

2.2 Zeitpunkt der Probennahme

Die Probennahme erfolgte jeweils innerhalb der für den Europäischen Feldhasen vorgegebenen Jagdsaison.

Bundesland	Jagdsaison-Beginn	Jagdsaison-Ende
Bayern	16.10.	31.12.
Niedersachsen	01.10.	15.01.
Rheinland-Pfalz	01.10.	31.12.
Schleswig-Holstein	01.10.	31.12.

Tab. 14: Übersicht der Jagdzeiten für den Europäischen Feldhasen in den beprobten Bundesländern. Quelle: www.schonzeiten.de.

2.3 Beschreibung der beprobten Reviere

2.3.1 Untersuchte Reviere in Rheinland-Pfalz

Revier Bellheim (BE)

Die beiden – zwei unterschiedlichen Jagdpächtern zugehörigen – Reviere wurden wegen ihrer räumlichen Nähe in der Auswertung zu dem Revier BE zusammengefasst. Das erste Revier heißt Hördt 2 und liegt zwischen Bellheim und Hördt. Es hat eine Fläche von 540 ha, von der bei den Treibjagden nur ein Teilgebiet von ca. 280 ha bejagt wurde. Das zweite Revier heißt Bogen 1, liegt zwischen Bellheim und Knittelsheim und hat eine Größe von 733 ha. Beide Reviere ähneln sich landschaftlich stark und sind von intensiver landwirtschaftlicher Nutzung gekennzeichnet, wobei hauptsächlich Mais, Rüben, Weizen, Tabak und Spargel angebaut werden. In beiden Revieren kommen neben dem Europäischen Feldhasen noch Europäische Wildkaninchen vor; Rotfuchse sind ebenfalls vorhanden. BE wurde

II. Material und Methoden

in den Jahren 2009, 2010 und 2011 beprobt. Die genauen Daten waren: 18.10.2009, 24.10.2009, 03.10.2010, 02.10.2011 und 15.10.2011.

Revier Osthofen (OS)

Das Revier OS heißt Osthofen Süd und ist 750 ha groß. Es grenzt an die Stadt Osthofen an und wird intensiv mit Weinreben, Gemüse, Kartoffeln und Zwiebeln bewirtschaftet. Im Revier finden sich außerdem Europäische Wildkaninchen und Rotfüchse. OS wurde nur im Jahr 2009, und zwar am 28.11.2009, beprobt. In den Jahren 2010 und 2011 wurden vom verantwortlichen Jagdpächter keine Treibjagden mehr veranstaltet, da die Anzahl der Europäischen Feldhasen in diesem Gebiet zu gering war.

Revier Gensingen (GE)

GE hat eine Größe von 680 ha und grenzt an die Stadt Gensingen an. Auf rund einem Viertel der Fläche wird Wein angebaut; etwa drei Viertel werden mit Mais, Weizen, Gerste, Roggen und Rüben bewirtschaftet. Im Revier sind außerdem Europäische Wildkaninchen und Füchse beheimatet. GE wurde in den Jahren 2009, 2010 und 2011 beprobt. Die genauen Daten waren 05.12.2009, 11.12.2010 und 18.11.2011.

2.3.2 Untersuchte Reviere in Bayern

Revier Wörth an der Isar (WÖ)

WÖ wurde in den Jahren 2009, 2010 und 2011 beprobt. Das Revier grenzt an die Stadt Wörth a. d. I. an. Es hat eine Größe von 300 ha. Europäische Wildkaninchen sind in diesem Revier vorhanden; ebenso findet sich der Fuchs. Das Revier ist durch intensive landwirtschaftliche Nutzung gekennzeichnet; es wird hauptsächlich Mais angebaut. Die Beprobungsdaten waren 11.12.2009, 11.12.2010 und 10.12.2011.

Revier Aiterhofen (AI)

AI bezeichnet das Gemeinschaftsrevier Aiterhofen II und wurde in den Jahren 2009 und 2011 beprobt. Es hat eine Größe von 650 ha, wobei nur eine Fläche von ca. 500 ha bei den Treibjagden bejagt wurde. Es grenzt an die Stadt Aiterhofen an. Auch in diesem Revier finden sich Europäische Wildkaninchen und Füchse. Auf den landwirtschaftlichen Nutzflächen im Revier werden größtenteils Rüben und Weizen angebaut, Mais nur auf ca. 5 % der Flächen. Es wurden am 12.12.2009 und 11.12.2011 Proben gesammelt.

2.3.3 Untersuchtes Revier in Niedersachsen

Revier Börger (BÖ)

BÖ steht für das Revier Börger 3b, grenzt an die Stadt Börger an und hat eine Größe von 400 ha. In diesem Gebiet werden hauptsächlich Mais und Kartoffeln sowie diverse Getreidearten angebaut. Im Revier wird eine Biogasanlage betrieben. Neben Europäischen Wildkaninchen finden sich in diesem Revier auch Füchse und Marderhunde. BÖ wurde in den Jahren 2010 und 2011 beprobt. Die Probennahmen erfolgten am 05.11.2010 und 12.11.2011.

2.3.4 Untersuchte Reviere in Schleswig-Holstein auf den Inseln Föhr und Pellworm

Revier Föhr (FÖ)

Das Revier FÖ hat eine Größe von 750 ha. Es liegt angrenzend an die Gemeinde Midlum. Das Gebiet wird hauptsächlich als Schaf-, Kuh- und Pferdeweiden genutzt. Ungefähr 20 ha werden mit Mais bewirtschaftet. Europäische Wildkaninchen kommen vor; Füchse gibt es dort nicht. FÖ wurde in den Jahren 2010 und 2011 beprobt und zwar am 04.12.2010, 29.10.2011 und 03.12.2011.

II. Material und Methoden

Revier Pellworm (PE)

Auf Pellworm wurden Proben auf der kompletten Insel gesammelt, nicht nur auf ein bestimmtes Revier begrenzt. Die Proben haben Frau Diplomtierärztin Annika Possautz und ihr Team gesammelt; ich war an dieser Probennahme nicht beteiligt. Von der landwirtschaftlichen Nutzung ähnelt Pellworm seiner Nachbarinsel Föhr. Auch hier werden die Flächen vorwiegend als Schaf-, Kuh- und Pferdeweiden genutzt. Europäische Wildkaninchen sind vorhanden, Füchse nicht. PE wurde in den Jahren 2010 und 2011 beprobt, am 30.09.2010 und 12.11.2011.



Abb. 6: Vorbereitung zur Probennahme während einer Treibjagd: Das bejagte Wild wird bei einer Treibjagd durch die sich vorwärtsbewegende Menschenkette aufgescheucht und bei der Flucht von den Schützen erlegt.

Bildautor Michael Schmid

2.4 Gewinnung der Proben

Alle Proben wurden bei Treibjagden (s. *Abb. 6*) in den oben beschriebenen Gebieten gewonnen. Die Tiere wurden von den beteiligten Jägern mit Schrot geschossen und von mir, meinem Jagdhelfer oder einem Treiber geborgen. Die Blase der Tiere wurde mechanisch entleert und jedem Tier wurde mittels eines Schildes an den Hinterläufen eine Nummer für die weiteren Untersuchungen zugeordnet.

2.5 Ermittlungen von Körpergewicht, Körpergröße und Geschlechtsbestimmung

Die Tiere wurden mittels einer an den Hinterläufen befestigten Seilschleife an einer Digitalhandwaage aufgehängt und gewogen. Die Masse bei entleerter Harnblase wurde in kg auf zwei Nachkommastellen genau bestimmt. Anschließend wurde die Körperlänge der Tiere im hängenden Zustand von der Nasenspitze bis zur Schwanzwurzel in einer geraden Linie mit Hilfe eines Maßbandes auf 0,5 cm genau ermittelt (s. *Abb. 7*).

Die Geschlechtsbestimmung erfolgte durch äußere Adspektion der Geschlechtsorgane. Der Anogenitalabstand eignet sich als zuverlässiges Unterscheidungsmerkmal und ist beim Rammler deutlicher größer als bei der Häsin. Es besteht beim Europäischen Feldhasen zwar auch ein Sexualdimorphismus im Hinblick auf Körpergröße und Gewicht; allerdings eignen sich diese Merkmale nicht zur eindeutigen Geschlechtsbestimmung. Die Hoden der Rammler waren oft äußerlich nicht zu erkennen, denn diese liegen außerhalb der Paarungszeit in der Bauchhöhle oder im Leistenkanal (Zörner, 1981).



Abb. 7: Ermittlung von Körpergröße und Körpergewicht. Die Tiere wurden nach Entleerung der Harnblase gewogen. Die Masse wurde in kg auf zwei Nachkommastellen genau bestimmt. Die Messung der Körperlänge erfolgte am hängenden Tier. Es wurde von der Nasenspitze bis zur Schwanzwurzel in einer geraden Linie mit Hilfe eines Maßbandes auf 5 mm genau gemessen.

Bildautor Michael Schmid

2.6 Berechnung der Körperkondition mittels Fulton-Index

Die Berechnung der Körperkondition erfolgte über den Fulton-Index K (Ricker, 1975) mittels der Formel:

$$K = \frac{M}{L^3}$$

M entspricht der Körpermasse und L der Körperlänge.

2.7 Altersbestimmung

Das Alter der erlegten Tiere wurde durch Abtasten eines Vorderlaufs festgestellt (so genanntes „Strohsches Zeichen“). Die Methode basiert auf der Verknöcherung des Ephysenknorpels der Ulna. Ist der Knorpel noch elastisch, so sind die Tiere jünger als 6 bis 8 Monate; ist er bereits verknöchert, so sind die Tiere älter (Stroh, 1931; Rieck, 1967; Walhovd, 1966). Die Tiere wurden in zwei Altersklassen eingeteilt. Tiere

II. Material und Methoden

mit elastischem Knorpel wurden als subadult bezeichnet, Tiere mit bereits verknöchertem Knorpel als adult.

2.8 Äußere Untersuchung

Bei der äußeren Untersuchung wurden die Tiere nach Zecken abgesucht sowie auf sonstige Auffälligkeiten wie z. B. Verletzungen oder Missbildungen. Wegen der ungünstigen zeitlichen Bedingungen während den Treibjagden musste auf eine weiterführende Untersuchung bezüglich anderer Ektoparasiten verzichtet werden. Die Mitnahme kompletter Kadaver war aus finanziellen Gründen nicht möglich.

2.9 Organentnahme und Kotprobengewinnung

Die Bauchhöhle der Tiere wurde eröffnet und Magen, Darm, Leber, Nieren und Blase entnommen. Anschließend wurden das Zwerchfell, die Lunge und das Herz entfernt (s. *Abb. 8*). Zwei Leberproben pro Tier wurden in je ein 1,5 ml Eppendorf Reagiergefäß befüllt mit RNA later für die virologischen und genetischen Untersuchungen konserviert. Außerdem wurde für die genetische Untersuchung zusätzlich ein Stück Ohrgewebe entnommen. Aus dem Enddarm wurde Kot in eine Stuhlröhre gepresst. Alle entfernten Organe wurden in einen Gefrierbeutel überführt, mittels Kühllakkus gekühlt und nach der Rückkehr im Institut bei -20 °C bis zur weiteren Untersuchung eingefroren, ebenso wie Kot- und Gewebeproben.



Abb. 8: Organentnahme. Es wurden alle inneren Organe entnommen und bis zur weiteren Untersuchung zunächst gekühlt und später bei -20 °C eingefroren.

Bildautor Michael Schmid

2.10 Parasitologische Untersuchungen der Organe

Die Proben wurden einen Tag vor der geplanten Untersuchung aufgetaut und zunächst von außen inspiziert, um eventuelle Auffälligkeiten an den Organen feststellen zu können.

Herz und Nieren

Die Oberflächen von Herz und Nieren wurden zunächst optisch auf eventuell vorhandene Auffälligkeiten untersucht, anschließend wurden die Organe mittels eines Skalpells eröffnet und auch hier durch Adspektion nach möglichen Veränderungen gesucht.

II. Material und Methoden

Lunge

Die Lunge wurde in eine mit Wasser gefüllte Petrischale überführt. Unter dem Binokular wurde die Lunge von der Luftröhre aus bis in die Kapillaren mittels einer spitzen Schere aufgeschnitten. Gefundene Parasiten wurden mit Hilfe einer Federstahlpinzette in ein 60 ml Schraubdeckelgefäß, befüllt mit 70 %igem Ethanol, eingebracht und so konserviert.

Magen

Der Magen wurde vom restlichen Verdauungstrakt abgetrennt und mittels einer spitzen Mikroskopierschere eröffnet. Der Mageninhalt wurde in einer Petrischale unter dem Binokular auf enthaltene Parasiten untersucht. Anschließend wurde der Magen auf der Petrischale ausgebreitet und die Magenschleimhaut und später das darunter liegende Gewebe auf Parasiten untersucht. Gefundene Parasiten wurden mit einer Federstahlpinzette in ein 60 ml Schraubdeckelgefäß befüllt mit 70 %igem Ethanol zur Konservierung überführt.

Darm

Der Darm wurde in einer Sezierwanne bogenförmig ausgebreitet. Die Darmabschnitte Dünndarm, Blinddarm und Dickdarm wurden mittels einer spitzen Mikroskopierschere voneinander getrennt. Der Dün- und der Dickdarm wurden anschließend mit einer stumpfen Mikroskopierschere der Länge nach aufgeschnitten. Der Darminhalt wurde optisch auf Parasitenvorkommen durchsucht. Gefundene Nematoden wurden in einem 60 ml Schraubdeckelgefäß befüllt mit 70 %igem Ethanol konserviert. Cestoden wurden in ein 60 ml Schraubdeckelgefäß überführt und bei -20 °C eingefroren. Der Inhalt des Blinddarm wurde mit Wasser ausgeschwemmt und aufgefangen. Die Kotsuspension wurde durch ein Teesieb dekantiert. Vorhandene Nematoden wurden in einem 60 ml Schraubdeckelgefäß befüllt mit 70 %igem Ethanol konserviert.

2.11 Artbestimmung und Quantifizierung von mehrzelligen Parasiten

Die Artbestimmung erfolgte an Hand morphologischer Merkmale. Es wurden nur adulte Parasiten quantifiziert.

2.12 Koproskopische Untersuchungen

Die Kotproben wurden am Tag der Untersuchung aufgetaut.

Quantitative Kotuntersuchung nach McMaster zum Nachweis von *Eimeria*-Arten

Bei diesem Verfahren bedient man sich des Prinzips der Flotation. Die Flotation ist ein Anreicherungsverfahren, bei dem man sich die im Verhältnis zum Untersuchungsobjekt größere Dichte gesättigter Kochsalzlösung zu Nutze macht. Bestimmte parasitäre Stadien wie Eimerienoozysten, Nematodeneier und Nematodenlarven steigen nach einer gewissen Zeit in der gesättigten Salzlösung nach oben.

Die in einer definierten Kotmenge vorhandenen parasitären Stadien werden in einer Zählkammer nach McMaster zur Flotation gebracht und unter einem Deckglas in einem Zählfeld mikroskopisch ausgezählt. Die ausgezählte Anzahl wird auf eine Kotmenge von 1 g umgerechnet und als Oozystenzahl pro g Kot – OpG – bezeichnet (Eckert et al., 2008).

Hierfür wurden je Individuum 2 g Kot auf einer Feinwaage abgewogen, mit 60 ml gesättigter NaCl-Lösung aufgefüllt und 10 min bei RT auf einem Magnetrührer durchmischt. Anschließend wurde mit einer 1 ml Eppendorf-Pipette, deren Spitze abgeschnitten war, unter ständigem Rühren Flüssigkeit aus dem Becherglas entnommen und die 2 Kammern der McMaster Zählkammer damit befüllt. Nach einer Wartezeit von 10 min erfolgte die Auszählung unter dem Mikroskop bei 200facher Vergrößerung. Die Artbestimmung erfolgte an Hand der in *Tab. 15* beschriebenen morphologischen Merkmale für die angegebenen Arten der Gattung *Eimeria*. Auf den

II. Material und Methoden

Nachweis von *E. stiedae* – diese Art parasitiert in den Epithelzellen der Gallengänge in der Leber (Cam et al., 2008) – wurde verzichtet.

Art	Merkmale	Länge	Breite	Quellen
<i>E. europaea</i> PELLERDY, 1956	Birnenförmige, schlanke Oozysten mit farbloser Wand; charakteristische Verlängerungen („Ohren“) der Oozystenwand um die Mikropyle	26 – 34 µm	15 – 21 µm	Boch & Schneidawind, 1988; Eissner & Lugmayr, 2008; Gräfner & Graubmann, 1967; Kötsche & Gottschalk, 1972; Pellerdy, 1956
<i>E. hungarica</i> PELLERDY, 1956	Runde bis subsphärische Oozysten; kleinste Art beim Feldhasen	13 – 15 µm	12 – 14 µm	Boch & Schneidawind, 1988; Gräfner & Graubmann, 1967; Kötsche & Gottschalk, 1972; Pellerdy, 1956
<i>E. leporis</i> NIESCHULZ, 1923	Schlanke, elliptisch bis längsovale, z.T. niereförmige Oozysten mit farbloser Wand	23 – 38 µm	12 – 20 µm	Boch & Schneidawind, 1988; Eissner & Lugmayr, 2008; Gräfner & Graubmann, 1967; Kötsche & Gottschalk, 1972; Kutzer & Frey, 1976; Nieschulz, 1923; Pellerdy et al., 1974
<i>E. robertsoni</i> MADSEN, 1938	Ei- bis birnenförmige Oozysten mit gelber bis brauner Wand	34 – 52 µm	20 – 32 µm	Boch & Schneidawind, 1988; Eissner & Lugmayr, 2008; Gräfner & Graubmann, 1967; Kötsche & Gottschalk, 1972; Kutzer & Frey, 1976; Pellerdy, 1956, Madsen, 1938
<i>E. semisculpta</i> MADSEN, 1938	Breit-elliptische Oozysten mit gelbbraunen Wänden u. fast parallelen Seitenwände	35 – 46 µm	22 – 25 µm	Boch & Schneidawind, 1988; Eissner & Lugmayr, 2008; Gräfner & Graubmann, 1967; Kötsche & Gottschalk, 1972; Kutzer & Frey, 1976; Pellerdy, 1956

II. Material und Methoden

Art	Merkmale	Länge	Breite	Quellen
<i>E. septentrionalis</i> YAKIMOFF et al., 1936	Eiförmige, teilweise kugelige Oozysten mit farblosen bis gelblichen Wänden	20 – 32 µm	16 – 23 µm	Boch & Schneidawind, 1988; Eissner & Lugmayr, 2008; Kutzer & Frey, 1976; Pellerdy, 1956; Yakimoff et al., 1936
<i>E. stefanskii</i> PASTUSZKO, 1961	Breit-elliptische Oozysten mit gelben bis dunkelbraunen Wänden; größte Art beim Feldhasen	59 – 69 µm	32 – 38 µm	Boch & Schneidawind, 1988; Eissner & Lugmayr, 2008; Kötsche & Gottschalk, 1972, Pastuszko, 1961
<i>E. townsendi</i> CARVALHO, 1943	Eiförmige Oozysten mit gelben bis braunen Wänden	37 – 46 µm	20 – 31 µm	Boch & Schneidawind, 1988; Eissner & Lugmayr, 2008; Gräfner & Graubmann, 1967; Kötschke & Gottschalk, 1972; Pellerdy, 1956, Carvalho, 1943

Tab. 15: Bestimmungsschlüssel für die gefundenen *Eimeria*-Arten. Verändert nach Eissner & Lugmayr, 2008.

Sedimentationsverfahren

Das Sedimentationsverfahren ist ein Anreicherungsverfahren für schwere parasitäre Stadien. Es handelt sich um ein qualitatives Verfahren und basiert auf folgendem Prinzip: In einer Kot-Wasser-Suspension sinken spezifisch schwerere parasitäre Stadien rasch ab, z. B. Trematodeneier. Nach mehrmaligem Auswaschen leichter Partikel im Kot können die Eier im Sediment nachgewiesen werden (Eckert et al., 2008).

In einem Becherglas wurde 1 g Kot abgewogen und mit einem Magnetrührer 15 min mit 100 ml Wasser vermischt. Die Probe wurde dann für 1 h ruhen gelassen und anschließend der Überstand dekantiert. Dem Sediment wurden erneut 100 ml Wasser zugeführt. Danach ruhte die Probe wieder für 1 h. Nach erneutem

II. Material und Methoden

Dekantieren des Überstandes wurde das Sediment mit einem Spatel vermischt und drei Tropfen davon auf einen Objektträger aufgetragen. Durch Zugabe von 1 %iger Methyleneblaulösung wurden die im Sediment enthaltenen Pflanzen- und Erdpartikel dunkelblau bis schwarz angefärbt. Eventuell vorhandene Trematodeneier färben sich durch die Methyleneblaulösung gelb bis braun (Berghoff, 1989).

2.13 Berechnung der *Eimeria*-Diversität

Die Berechnung erfolgte mittels Shannon-Weaver-Index H_s nach folgender Formel:

$$H_s = - \sum_i p_i \cdot \ln(p_i) \quad \text{mit } p_i = \frac{n_i}{N}$$

S = Gesamtzahl der Arten

p_i = Relative Häufigkeit des Auftretens der i-ten Art (von 0,0 bis 1,0)

N = Gesamtzahl der Individuen

n_i = Individuenzahl der Art i

2.14 Virologische Untersuchung

RNA Isolierung aus Lebergewebe

Die RNA-Isolierung erfolgte mittels des RNeasy Mini Kits der Firma Qiagen nach Anweisung im RNeasy Mini Handbuch. Die im Kit enthaltenen Puffer wurden wie im Handbuch beschrieben vorbereitet, d.h. 10 μ l beta-Mercaptoethanol pro 1 ml RLT-Puffer wurden zum RLT-Puffer zugegeben; der als Konzentrat vorliegende RPE-Puffer wurde mit 4 Volumeneinheiten 100 % Ethanol verdünnt. Zur RNA-Isolierung waren die Proben stets mit Eis gekühlt; alle Zentrifugationsschritte erfolgten bei 4 °C in einer Heraeus Kühlzentrifuge.

II. Material und Methoden

Von den zu untersuchenden und bei -20 °C eingefrorenen Proben wurde im gefrorenen Zustand ein 0,3 g schweres Stück mittels Skalpell abgeschnitten und in ein 2 ml Schraubdeckelgefäß, befüllt mit Precellys Keramikkügelchen (Durchmesser 1,4 mm), gegeben. Zu jeder Probe wurden 600 µl des RLT-Puffers pipettiert. Dieser Puffer diente der Lyse des Gewebes. Nun wurden die Proben zweimal für 15 s bei 6000 rpm im Precellys 24 Homogenisator homogenisiert. Anschließend wurden die Lysate 3 min bei 13000 rpm zentrifugiert; vom Überstand, in dem sich die RNA befand, wurden 600 µl abpipettiert und in ein 2 ml Eppendorfgefäß überführt, in welchem bereits 600 µl 70 % Ethanol vorgelegt waren.

Die nun folgenden Schritte dienten der Reinigung der RNA. Nach einer Resuspendierung kamen 700 µl des Gemischs auf ein RNeasy Spin Column, welches in ein 2 ml Eppendorfgefäß eingesteckt war. Es wurde 15 s bei 10000 rpm abzentrifugiert. Die abzentrifugierte Flüssigkeit im 2 ml Eppendorfgefäß wurde verworfen und der Filter, auf dem die RNA gebunden war, wurde wieder in das 2 ml Eppendorfgefäß eingesteckt. Dann wurden 700 µl RW1-Puffer zupipettiert und erneut 15 s bei 10000 rpm zentrifugiert. Die abzentrifugierte Flüssigkeit wurde verworfen und es wurden 500 µl RPE-Puffer dazupipettiert. Nach erneutem Abzentrifugieren wurde wieder 15 s bei 10000 rpm zentrifugiert und die abzentrifugierte Flüssigkeit nochmals verworfen. Ein weiteres Mal wurden 500 µl RPE-Puffer hinzupipettiert und 2 min bei 10000 rpm zentrifugiert. Der Filter wurde in ein neues 1,5 ml Eppendorfgefäß eingesteckt. Zum Schluss wurden 40 µl RNase-freies Wasser auf jeden Filter pipettiert und 1 min bei 10000 rpm abzentrifugiert, um die RNA zu eluieren. Nun wurde die RNA bis zur weiteren Verwendung bei -20 °C eingefroren.

Reverse-Transkriptase-Polymerase-Kettenreaktion

In ein 0,5 µl Eppendorfgefäß wurden 1 µl Random Hexamer Primer vorgelegt und 10 µl RNA-Probe zupipettiert. Das Gemisch wurde im PCR-Block 10 min bei 68 °C inkubiert. Anschließend wurde der Master Mix hergestellt. Für jede Probe wurden dabei folgende Volumen eingesetzt:

II. Material und Methoden

5,5 µl H₂O, Sigma-Aldrich
5 µl 5 x Puffer, Promega
2 µl dNTPs 25 mM, Promega
0,5 µl RNasin Plus RNase Inhibitor, Promega
1 µl M-MLV Reverse Transkriptase, Promega

Von diesem Master Mix wurden 14 µl pro Probe zugegeben und alles gut vermischt.

Die Reverse-Transkriptase-PCR wurde unter folgenden Bedingungen durchgeführt:

37 °C 15 min
42 °C 30 min
99 °C 5 min

Anschließend wurden die Proben im Kühlschrank bis zur weiteren Verwendung gelagert.

Messen der cDNA-Konzentration

Die cDNA-Konzentration wurde mittels des Nanodrop 1000 Spektrophotometers gemessen. Die verwendete Software war das Programm ND-1000 V3.5.2. Die für die nachfolgende EHBS-PCR gewünschte cDNA-Konzentration lag bei 50 ng/µl. War die Konzentration zu hoch, wurde die Probe mittels Wasser auf die gewünschte Konzentration verdünnt. Anschließend wurden die Proben bis zur Weiterverarbeitung bei -20 °C eingefroren.

II. Material und Methoden

EBHS-PCR

Die Proben wurden aufgetaut. Es wurde für die EBHS-PCR je Probe folgender Master Mix hergestellt:

18,1 µl H₂O, Sigma Aldrich
2,5 µl 10 x Puffer, Qiagen
1,1 µl MgCl₂ 25 mM, Qiagen
1 µl dNTP 10 mM, Promega
0,1 µl Taq DNA Polymerase, Qiagen
0,1 µl EBHS-Primer HEF
0,1 µl EBHS-Primer HEB

Von der Proben-cDNA wurden jeweils 2 µl eingesetzt.

Die EBHS-PCR erfolgte unter folgenden Bedingungen im PCR-Block Biometra T-Gradient:

Nach dem Vorheizen des PCR-Blocks auf 60 °C wurden die Proben in den PCR-Block überführt und die PCR-Reaktion gestartet.

94 °C für 5 min
94 °C für 45 s
50 °C für 30 s
72 °C für 60 s über 35 Zyklen
72 °C für 7 min
Herunterkühlen auf 8 °C.

II. Material und Methoden

Cytochrom B-PCR

Diese PCR diente als Kontrolle, um sicherzustellen, dass die PCR-Reaktion erfolgreich war und keine falsch negativen Ergebnisse produziert wurden. Für die Cytochrom B-PCR wurde je Probe dieser Master Mix hergestellt:

15,3 µl H₂O, Sigma Aldrich
2,5 µl 10x Puffer, Qiagen
1,1 µl MgCl₂ 25 mM Qiagen
2 µl dNTP 10 mM, Promega
0,1 µl Taq DNA Polymerase, Qiagen
1 µl Cytochrom B Primer CB 1L 10 pmol
1 µl Cytochrom B Primer 2 CB 2H 10 pmol

Von der Proben-cDNA wurden jeweils 2 µl eingesetzt.

Die Cytochrom B-PCR erfolgte ebenfalls im PCR-Block Biometra T-Gradient unter folgenden Bedingungen:

Nach dem Vorheizen des PCR-Blocks auf 60 °C wurden die Proben in diesen überführt und die PCR-Reaktion gestartet.

94 °C für 4 min
94 °C für 30 s
50 °C für 30 s
72 °C für 30 s über 35 Zyklen
72 °C 5 min
Herunterkühlen auf 8 °C.

Die Proben wurden bis zur weiteren Verwendung im Kühlschrank aufbewahrt.

Agarosegel-Elektrophorese

Es wurde ein 2 %iges Agarosegel hergestellt. Gel Red der Firma Biotherm und Loading Dye der Firma Fermentas wurden im Verhältnis 6:1 vermischt. Von den zu untersuchenden Proben wurden je 10 µl mit je 2,6 µl des Gel Red-Loading Dye Gemischs in eine Geltasche pipettiert. Als Marker wurde der Gene Ruler 100 bp Plus DNA Ladder der Firma Fermentas verwendet. Die Agarosegel-Elektrophorese erfolgte bei 100 V bei RT.

Die Auswertung und Fotografie erfolgte am Peqlab Quantum Videodokumentationssystem Modell 3000 mittels der Quantum-CAPT Steuerungs- und Analysesoftware.

2.15 Genetische Variabilität und Populationsgenetik

DNA Isolierung

Zur Isolierung der genomischen DNA wurde entweder Ohrknorpel oder Lebergewebe verwendet. Die Isolation erfolgte mittels des DNA Präparations Kits Gen „Elute Mammalian Genomic DNA Miniprep Kit“ der Firma Sigma Aldrich.

Die betreffenden Proben wurden aufgetaut. Sodann wurde pro Probe ein ca. 5 x 5 mm großes Stück mit Hilfe eines Skalpell abgetrennt und mit Hilfe einer spitzen Pinzette in ein 2 ml Eppendorf Reagiergefäß überführt. Nach jedem Schnitt wurden sowohl Pinzette als auch Skalpell gereinigt und desinfiziert, um Verunreinigungen mit Fremd-DNA zu verhindern. Zur Lyse der Proben wurde zu jeder Probe 180 µl Lysislösung und anschließend 20 µl Proteinase K gegeben. Anschließend wurden die Proben gevortext und für 24 h bei 60 °C in einem Wärmeschrank inkubiert. Am nächsten Tag wurden die Proben erneut gevortext, dann wurden pro Probe je 20 µl RNase A hinzugefügt und für 2 min bei RT inkubiert. Anschließend wurden pro Probe 200 µl Lysis C Puffer zugegeben und die Proben für 10 min bei 70 °C auf einem Heizblock inkubiert. Währenddessen wurden die Gefäße für die DNA Isolierung vorbereitet. Hierbei handelte es sich um im Kit enthaltene Reagiergefäße mit eingestecktem Filter zur Nukleinsäurebindung. Es wurden zu jedem Gefäß 500 µl Column

II. Material und Methoden

Preparation Lösung zugegeben; die Flüssigkeit wurde 1 min bei 12000 rpm abzentrifugiert und verworfen.

Nach der 10-minütigen Inkubationszeit wurden zu jeder Probe 200 µl 100 % Ethanol pipettiert, für 10 s gevortext und 1 min bei 130000 rpm abzentrifugiert. Danach wurde der Überstand in die vorbereiteten Gefäße überführt. Das Bodenpellet wurde verworfen. Nun wurde die Flüssigkeit für 1 min bei 12000 rpm abzentrifugiert. Die abzentrifugierte Flüssigkeit wurde danach verworfen; die DNA war an den Filter im Probengefäß gebunden. Anschließend wurde den Proben je 500 µl Waschpufferlösung zupipettiert und erneut für 1 min bei 12000 rpm abzentrifugiert; die Flüssigkeit wurde verworfen. Der Waschschrift wurde nochmal wiederholt; diesmal wurde 3 min bei 14000 rpm abzentrifugiert. Daraufhin wurden die Filter mit der gebundenen DNA in neue Reaktionsgefäße überführt und erneut für 1 min bei 14000 rpm abzentrifugiert. Mit Hilfe der Elutionspufferlösung wurde die DNA im nun folgenden Schritt eluiert. Hierfür wurden 200 µl der Pufferlösung auf jeden Filter gegeben, für 5 min bei RT inkubiert und anschließend 1 min bei 14000 rpm abzentrifugiert. Der Filter wurde verworfen und die DNA bis zur Weiterverwendung bei -20 °C eingefroren.

Polymerase Kettenreaktion für Mikrosatelliten

Die isolierte DNA wurde aufgetaut. Anschließend wurde der Master Mix für die PCR hergestellt, pro Probe bestehend aus:

19,25 µl H₂O für PCR, Quiagen

2,5 µl 10 x Puffer, Biotherm

2 µl dNTP 2mM, Finnzymes

0,075 µl Forward Primer des jeweiligen Mikrosatelliten

0,075 µl Reverse Primer des jeweiligen Mikrosatelliten

0,1 µl Taq DNA Polymerase, Biotherm

II. Material und Methoden

Je 1 µl Proben-DNA und 14 µl Master Mix wurden zusammen in eine neue PCR 96-Loch-Platte ABGene Thermo Fast pipettiert und gut vermischt. Anschließend wurde die PCR-Reaktion gestartet.

Für jeden Mikrosatelliten wurde eine separate PCR durchgeführt. Der Forward Primer war jeweils mit einem Fluoreszenzfarbstoff markiert, damit er später vom Sequenziergerät erkannt werden konnte.

Die PCR-Bedingungen wurden am Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie in Wien etabliert.

PCR-Bedingungen für die Mikrosatelliten Sat2 und Sat12

4 min bei 95 °C

30 s bei 95 °C

30 s bei 55 °C

30 s bei 72 °C

für 30 Zyklen

10 min bei 72 °C

PCR-Bedingungen für die Mikrosatelliten Sat5 und Sat8

5 min bei 95 °C

30 s bei 95 °C

30 s bei 60 °C

30 s bei 72 °C

für 30 Zyklen

10 min bei 72 °C

II. Material und Methoden

PCR-Bedingungen für die Mikrosatelliten Sol 28 und Sol 30

5 min bei 95 °C

40 s bei 95 °C

40 s bei 57 °C

1 min bei 72 °C

für 35 Zyklen

10 min bei 72 °C

PCR-Bedingungen für die Mikrosatelliten Sol 8, Sol33, Ccddv1, Lsa2, Lsa3, Lsa6 und Lsa8

3 min bei 95 °C

40 s bei 95 °C

40 s bei 53 °C

1 min 20 s bei 72 °C

für 30 Zyklen

10 min bei 72 °C

Nach Beendigung der PCR-Reaktion wurden die Proben entweder direkt weiter verarbeitet oder bei -20 °C eingefroren.

II. Material und Methoden

Herstellung des Polyacrylamid-Gel

7,7 g Harnstoff, Fluka

2,9 ml Long Ranger (Long Ranger 50 %ige Gel Lösung, Lonza (Rockland, USA))

1,8 ml 10 x TBE-Puffer

7,4 ml H₂O dest.

wurden in einem Becherglas mittels Magnetrührer so lange vermischt, bis alle Bestandteile gelöst waren.

Anschließend wurden 122 µl APS (0,1 g/ml Aqua dest.) und 12,2 µl TEMED zu dem Gemisch hinzugefügt und mit Hilfe des Magnetrührers vermischt. Die Lösung wurde mittels Spritze in den vorbereiteten Gelstand zwischen zwei Glasplatten überführt. Es wurde gewartet, bis das Gel polymerisiert war.

Polyakrylamid-Gelelektrophorese

Die Polyakrylamid-Gelelektrophorese wurde im Plattensequenziergerät DNA Analyzer Gene Reader 4200 durchgeführt, weil dieses Gerät mittels seines Lasers die mit einem Fluoreszenzfarbstoff markierten Forward-Primerbanden detektieren kann. Die Laufkammer des Plattensequenziergeräts wurde mit 1x TBE-Puffer befüllt und das Gel wurde in diese überführt. Während des Vorheizens der Laufkammer auf 45 °C wurden die Proben für die Gelelektrophorese vorbereitet. Hierzu wurde jede Probe im Verhältnis 1:10 mit H₂O dest. verdünnt. Danach wurde jeder Probe 3 µl Ladepuffer zugegeben. Der Ladepuffer setzte sich wie folgt zusammen: 4,75 ml Formamid, 1ml EDTA, 50 µl NaOH (1M), 30 µl 5 %iges Bromphenolblau. Die Proben wurden 4 min bei 95 °C denaturiert, kurz abzentrifugiert und von jeder Probe 0,5 µl in die Geltaschen pipettiert. Es wurden die Marker 50 - 350 bp DNA Sizing Standard 4200-44 (IRDye700) und 4000-44B (IRDye800) verwendet. Von diesen Markern wurden auch jeweils 0,5 µl eingesetzt. Die nun folgende Polyakrylamid-Gelelektrophorese erfolgte bei 1000 Volt, 45 °C und 40 mA für ca. 3 h. Die Auswertung erfolgte mittels der Software OS2 Data Collection.

2.16 Statistische Auswertung

2.16.1 Populationsgenetische Statistik und Mikrosatelliten-Datenanalyse

Berechnung des individuellen Heterozygotiegrades

Bei der Auswertung der Mikrosatellitenloci lieferten nicht alle Loci auswertbare Daten. Nur Individuen, bei denen mindestens sechs Loci verwendbare Ergebnisse lieferten, wurden in die Berechnung des Heterozygotiegrades einbezogen. Es wurde jeweils der Anteil der heterozygoten Mikrosatellitenloci, bezogen auf die auswertbaren Loci, berechnet.

Prüfung auf das Vorliegen von 0-Allelen, Stotterbanden und Verlust von großen Allelen

Das Programm MICRO-CHECKER Version 2.2 (Van Oosterhout et al., 2004) testet die vorliegenden Allelfrequenzen auf Abweichungen von den zu erwartenden Allelfrequenzen mittels Maximum-Likelihood-Analyse, basierend auf der Genotypverteilung und der Allellängenverteilung. Das Programm wurde eingesetzt, um Fehler im Datensatz, ausgelöst durch das Auftreten von 0-Allelen, Stotterbanden oder Verlust von großen Allelen, aufzuspüren. Bei diesen Fehlern handelt es sich um Genotypisierungsfehler die zu einer Verzerrung der Ergebnisse führen können. Unter 0-Allelen versteht man im Zusammenhang mit Mikrosatelliten Allele, die nicht amplifiziert wurden (Shaw et al., 1999). Stotterbanden können durch ein Verrutschen von Matrixstrang und Komplementärstrang während der PCR entstehen (Shinde et al., 2003). Der Verlust von großen Allelen bei der Genotypisierung kann durch die vorrangige Amplifizierung von kleineren Allelen zu Stande kommen (Wattier et al., 1998).

II. Material und Methoden

Prüfung auf Kopplungsungleichgewicht

Die Prüfung der Mikrosatellitenloci auf das Auftreten eines Kopplungsungleichgewichts wurde mit Hilfe der Markov-Ketten-Methode im Programm GENEPOP Version 3.4 durchgeführt. Ein solches Kopplungsungleichgewicht kann vorkommen, wenn Loci in enger räumlicher Nähe zueinander vorliegen (Raymond & Rousset, 1995). Die vorgenommenen Parametereinstellungen betragen 1000 Dememorisationen, 100 Batches und 1000 Wiederholungen pro Batch für Markov Schätzer. Signifikanzlevel wurden mittels der Bonferroni Korrektur für Mehrfachtests erstellt (Rice, 1989). Es wurden jeweils paarweise Vergleiche der Loci innerhalb jeder Population durchgeführt.

Prüfung auf Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Das Hardy-Weinberg-Gesetz besagt, dass in einer idealen unendlich großen Population, d. h. unter anderem in einer Population, in der keine Selektion, keine Mutation und keine Migration stattfindet und in der alle Genotypen gleichwertig im Hinblick auf Überlebensfähigkeit und Fruchtbarkeit sind, die Frequenz der Allele gleich bleibt. Die Population befindet sich dann im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (Nicholas, 1996). Die Analyse auf Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurde mittels der Markov-Ketten-Methode im Programm GENEPOP Version 3.4 durchgeführt. Es wurde als erstes auf das Vorhandensein eines Heterozygoten Defizits in der Gesamtstichprobe getestet, anschließend auf das Vorhandensein eines Heterozygoten Defizits Locus für Locus für jede einzelne Population.

Die vorgenommenen Parametereinstellungen betragen auch hier 1000 Dememorisationen, 100 Batches und 1000 Wiederholungen pro Batch für Markov Schätzer. Signifikanzlevel wurden mittels der Bonferroni Korrektur für Mehrfachtests erstellt (Rice, 1989).

II. Material und Methoden

Analyse der Allel-Frequenzen, Berechnung der durchschnittlichen Anzahl von Allelen und Berechnung von beobachteter und erwarteter Heterozygotie

Die Analyse der Allel-Frequenzen, die Berechnung der durchschnittliche Anzahl von Allelen und die Berechnung von beobachteter und erwarteter Heterozygotie wurden mittels des Programms GENETIX (Belkhir et al., 2004) für jeden Locus und jede Population durchgeführt. Außerdem wurde die Anzahl der privaten Allele – falls vorhanden – jeder Population ermittelt. Das sind Allele, die nur in einer einzigen Population aus einem bestimmten Fundus an Populationen vorkommen (Szpiech & Rosenberg, 2011).

Berechnung der populations- und locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten

Mit Hilfe des Programms GENETIX wurde der gesamte und die jeweils populations- und locusspezifischen Weir- und Cockerham-Schätzer (Weir & Cockerham, 1984) für den Inzuchtkoeffizienten F_{IS} und die jeweiligen Signifikanzlevel für Abweichungen von 0 mittels des Permutationstests (10000 Permutationen, Bonferroni-Korrektur, $\alpha < 0,05$) errechnet.

Durch Bestimmung der Inzuchtkoeffizienten auf Populationsebene lassen sich Substrukturierungen innerhalb einer Population aufdecken. Dieser Substrukturierung kann Inzucht zu Grunde liegen; es kann aber auch sein, dass zufällig viele miteinander verwandte Tiere erfasst wurden. Um festzustellen, ob eine echte Inzucht in einer Population vorliegt, wurden zusätzlich die locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten bestimmt.

F_{IS} berechnet sich wie folgt:

$$F_{IS} = \frac{\text{erwartete Heterozygotie} - \text{beobachtete Heterozygotie}}{\text{erwartete Heterozygotie}}$$

Die F_{IS} Werte liegen zwischen -1 und 1. Liegt der Wert bei 0, so ist die Population oder der Locus im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht. Bei Werten kleiner 0 liegt ein Überschuss an heterozygoten Tieren in der Population bzw. für den Locus vor; bei

II. Material und Methoden

Werten größer 0 besteht ein Überschuss an homozygoten Tieren in der Population bzw. für den Locus. Ein Überschuss an homozygoten Tieren in der Population bzw. für den Locus ist ein Hinweis auf eine Substrukturierung oder Inzucht (Hartl & Clark, 1997).

Analyse des Allelreichtums

Das Programm FSTAT Version 2.9.3.2 wurde zur Berechnung des locus-spezifischen Allel-Reichtums verwendet. Bei diesem Ansatz wird zur Beurteilung des Allel-Reichtums eine identische Stichprobenanzahl für alle Populationen simuliert.

Ein Linear mixed Effects Modell Ansatz im Programm S-PLUS 3.3 wurde herangezogen, um festzustellen, ob es signifikante Einflüsse der unterschiedlichen Populationen auf den Allel-Reichtum gab.

Analyse auf das Vorliegen eines genetischen Flaschenhalseffekts

Diese Analyse wurde mittels des Programms BOTTLENECK Version 1.2.02 durchgeführt, welches für das Aufspüren rezenter Bestandsrückgänge konzipiert worden ist (Cornuet & Luikart, 1996). Das Programm testet mittels drei verschiedener mathematischer Modelle den Datensatz auf das Vorliegen eines genetischen Flaschenhalses.

Das „Infinite Allel Model“ (IAM; Kimura & Crow, 1964) stellt laut Cornuet und Luikart das beste Modell dar, um die Beobachtungen zu erklären, die sich beim Auftreten eines genetischen Flaschenhalses an neutralen Markern wie den Mikrosatelliten machen lassen (Cornuet & Luikart, 1996). Rezente Bestandsrückgänge sind daran zu erkennen, dass sich im Vergleich zu einer stabilen Population die Anzahl der Allele innerhalb der Population reduziert. Dies führt letztendlich dazu, dass die betroffene Population nach einiger Zeit weniger heterozygote Individuen besitzt, als es sich aus dem Hardy-Weinberg-Gesetz ergeben würde. Allerdings laufen die Reduktion der Anzahl der Allele und der Rückgang der genetischen Vielfalt nicht mit

II. Material und Methoden

gleicher evolutionärer Geschwindigkeit ab, sondern die Reduktion der Allele geschieht schneller als der Verlust an Heterozygotie. Hieraus ergibt sich ein Überschuss an heterozygoten Individuen (Maruyama & Fuerst, 1985), welcher von diesem Programm detektiert wird (Cornuet & Luikart, 1996).

Factorial Correspondance Analysis (FCA-Analyse) auf Populations- und Individuenebene

Mittels der FCA-Analyse wurde eine 10-faktorielle, multivariate Analyse der Allel-Frequenzen auf Populations- und Individuenebene durchgeführt, um festzustellen wie sich die Populationen bzw. die Individuen im Hinblick auf ihre Allel-Frequenzen gruppieren. Die Allel-Frequenz ist die Häufigkeit, mit der ein bestimmtes Allel in einer Stichprobe vorgefunden wird. Das für diese Analyse verwendete Programm war GENETIX (Belkhir et al., 2004).

Analyse der genetischen Zugehörigkeit von Individuen zu ihrer Population

Die Analyse der genetischen Zugehörigkeit von Individuen zu ihrer Population wurde mittels des Programms GENE CLASS 2 durchgeführt. Das Programm führt eine Bayes'sche statistische Zuordnungsanalyse mit Criterion nach Rannala und Mountain (Rannala & Mountain, 1997) und einen Simulationsalgorithmus nach Paetkau et al. (2004) mit einer Anzahl von 10000 simulierten Individuen durch.

Analyse der genetischen Struktur der einzelnen Populationen

Die Analyse der genetischen Struktur der einzelnen Populationen wurde mittels der Software STRUCTURE 2.3.4 vorgenommen. Die Software arbeitet mit einer Bayes'schen statistischen Zuordnung. Es wurden insgesamt 10 Simulationsläufe vorgenommen. Durch diese Analyse zeigt sich, aus wie vielen genetischen Clustern sich die Populationen zusammensetzen.

Analyse des Fixierungsindex für jede Population

Der Fixierungsindex F_{ST} ist ein Maß, mit dem die genetische Differenzierung zwischen Populationen bestimmt werden kann (Wright, 1951). Er wurde ebenfalls mittels des Programms GENETIX bestimmt.

Er berechnet sich wie folgt:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

Hierbei stellt H_S die durchschnittliche Heterozygotie für einen Locus in den einzelnen Populationen dar und H_T die theoretisch mögliche Heterozygotie.

2.16.2 Deskriptive und explorative statistische Auswertung der parasitologischen, genetischen und konditionellen Daten

Die Berechnung der Prävalenzen, Intensitäten und Abundanzen für alle gefundenen Parasitenspezies wurde mittels des Programms SPSS Version 1.0 durchgeführt.

Bei der Berechnung der explorativen Statistik kamen zwei Programme zum Einsatz: Logistische Regressionsmodelle und generalisierte lineare Modelle wurden mit SPSS 1.0 berechnet. Für Generalized Least Squares (Modelle nach der Methode der kleinsten Quadrate) und Linear Mixed Effects Modelle erfolgte die Berechnung mittels S-PLUS 3.3. Bei den Generalized Least Squares und Linear Mixed Effects Modellen wurde das wahrscheinlichste Modell nach AIC mittels eingeschränkter schrittweiser Modellprüfung verwendet. Welches Modell verwendet wurde, findet sich jeweils bei den entsprechenden Ergebnissen. Chi-Quadrat-Tests wurden mit SPSS 1.0 berechnet. Wenn für den jeweiligen verwendeten Test eine Normalverteilung nötig war, wurden die Daten \ln -transformiert bzw. $\ln(-1)$ -transformiert. Scheffé-Tests wurden mit SPSS berechnet.

III. Ergebnisse

Der Ergebnisteil ist in verschiedene Abschnitte untergliedert. Im ersten Teil stehen die populationsgenetischen Resultate im Vordergrund. Es folgen die Ergebnisse des Zusammenhangs zwischen individuellem Heterozygotiegrad und Körperkondition der Feldhasen, daran schließen sich die parasitologischen Auswertungen an. Anschließend werden die Resultate der Zusammenhänge zwischen Infektionsintensitäten mit den gefundenen Parasitenarten und der Körperkondition der Wirtstiere dargestellt. Hierauf folgen die Ergebnisse der Analysen von Zusammenhängen zwischen Parasitenabundanz und Heterozygotiegrad und *Eimeria*-Diversität und Heterozygotiegrad; den Schluss machen die Ergebnisse der Auswertung der virologischen Untersuchung.

1. Populationsgenetik

Es wurden Europäische Feldhasen aus acht deutschen Revieren populationsgenetisch mittels Mikrosatelliten untersucht. Diese Reviere waren in Süddeutschland die in Rheinland-Pfalz gelegenen Jagdgebiete Bellheim, Osthofen und Gensingen und zwei bayrische Reviere in Wörth a. d. I. und Aiterhofen. Außerdem wurden im Norden Deutschlands ein Revier im niedersächsischen Börger untersucht sowie die zwei zum Bundesland Schleswig-Holstein gehörenden Inselreviere auf den Nordseeinseln Föhr und Pellworm.

Die nun folgenden Ergebnisse beziehen sich auf die populationsgenetischen Charakterisierungen der einzelnen Populationen aus den unterschiedlichen Revieren.

1.1 Prüfung auf das Vorliegen von 0-Allelen, Stotterbanden und Verlust von großen Allelen

Diese Prüfungen waren nötig, um festzustellen, welche Loci für die weiterführenden Untersuchungen verwendungsfähig waren. Sie erfolgten mittels des Programms MICRO-CHECKER 2.2.

Die Überprüfung der 14 Loci ergab bei den vier Loci Sat 5, Sol 33, Lsa 3 und Lsa 8 Hinweise auf 0-Allele mit einer Wahrscheinlichkeit von über 20 %. Für die weitere Auswertung wurden nur Loci berücksichtigt, für welche die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von 0-Allelen bei weniger als 20 % lag. Diese Entscheidung erfolgte in Anlehnung an Chapuis und Estoup (Chapuis & Estoup, 2007).

1.2 Prüfung auf Kopplungsungleichgewicht und auf Abweichung vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Beide Analysen wurden mittels des Programms GENEPOP Version 3.4 durchgeführt. Die Prüfung auf ein mögliches Kopplungsungleichgewicht war nötig, um festzustellen, ob eine Kopplung von Allelen verschiedener Loci vorlag. Dies kann z. B. der Fall sein, wenn Loci in enger räumlicher Nähe zueinander vorliegen. Die Analyse der 10 Loci unter Berücksichtigung der korrigierten Signifikanzniveaus bei Mehrfachtests auf ein mögliches Kopplungsungleichgewicht zeigte keine Hinweise auf ein Vorliegen eines solchen. Es lag also Unabhängigkeit der Loci vor.

Die Gesamtstichprobe befand sich nicht im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht. Die Abweichung war hoch signifikant ($p = 0,00010$), d. h. in der Gesamtstichprobe lag ein Heterozygoten-Defizit vor. Der Test auf Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht einzeln für jede Population ergab signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht in den Populationen Osthofen ($p = 0,0056$), Aiterhofen ($p = 0,0006$), Föhr ($p = 0,0013$) und Pellworm ($p = 0,0013$). In diesen Populationen gab es demnach weniger heterozygote Tiere, als aus dem Hardy-Weinberg-Gleichgewicht abzuleiten gewesen wären.

1.3 Analyse der Allelfrequenzen, Berechnung der durchschnittlichen Anzahl von Allelen und Berechnung von beobachteter und erwarteter Heterozygotie

Die Analyse der Allelfrequenzen, die Berechnung der durchschnittlichen Anzahl von Allelen und die Berechnung von beobachteter und erwarteter Heterozygotie wurden mittels des Programms GENETIX 4.05 (Belkhir, 2004) für jeden Locus und für jede Population berechnet. Bei diesen Resultaten handelt es sich um allgemeine populationsgenetische Charakterisierungen. Diese populationspezifischen Daten finden sich in *Tab. 16 - 23* inklusive der Anzahl der privaten Allele ausführlich zusammengestellt.

III. Ergebnisse

Population Bellheim (BE)

Anzahl der privaten Allele: 7

Locus	Anzahl Allele / Locus	Allel-Größenklasse in bp	Frequenz des häufigsten Allels	Häufigstes Allel	Erwartete Heterozygotie	Beobachtete Heterozygotie
Sol8	10	102-126	0,4219	122	0,78	0,75
Sol28	6	157-195	0,4423	175	0,70	0,81
Sol30	6	172-184	0,3654	180 und 184	0,72	0,65
Sat2	8	223-259	0,2222	237	0,69	0,41
Sat8	4	101-197	0,6563	97	0,52	0,56
Sat12	6	110-134	0,2742	134	0,78	0,84
Lsa1	5	160-168	0,2593	162	0,76	0,74
Lsa2	6	237-249	0,5000	249	0,68	0,44
Lsa6	2	166-168	0,9815	168	0,04	0,04
Ccddv1	3	202-206	0,9000	202	0,19	0,13
∅	5,6				0,59	0,54

Tab. 16: Deskriptive Populationsgenetik der Population Bellheim (BE). Dargestellt ist für jeden Locus die Anzahl der gefundenen Allele, die Allel-Größenklassen, die Frequenz des häufigsten Allels, das häufigste Allel, sowie die erwartete und beobachtete Heterozygotie. Außerdem sind die durchschnittliche Anzahl der gefundenen Allele und die durchschnittliche erwartete und beobachtete Heterozygotie gezeigt.

III. Ergebnisse

Population Osthofen (OS)

Anzahl der privaten Allele: 0

Locus	Anzahl Allele / Locus	Allel-Größenklasse in bp	Frequenz des häufigsten Allels	Häufigstes Allel	Erwartete Heterozygotie	Beobachtete Heterozygotie
Sol8	5	108-124	0,3929	122	0,74	0,86
Sol28	4	157-181	0,5000	179	0,60	0,58
Sol30	6	170-184	0,4091	184	0,75	0,46
Sat2	5	229-257	0,6538	237	0,55	0,31
Sat8	2	101-197	0,5357	101	0,52	0,50
Sat12	7	114-138	0,2857	126 und 130	0,82	0,57
Lsa1	3	162-166	0,4231	162	0,66	0,69
Lsa2	3	241-249	0,7500	249	0,42	0,30
Lsa6	1	168	1,000	168	0,00	0,00
Ccddv1	4	202-208	0,6250	202	0,56	0,42
Ø	4,0				0,56	0,47

Tab. 17: Deskriptive Populationsgenetik der Population Osthofen (OS). Dargestellt ist für jeden Locus die Anzahl der gefundenen Allele, die Allel-Größenklassen, die Frequenz des häufigsten Allels, das häufigste Allel, sowie die erwartete und beobachtete Heterozygotie. Außerdem sind die durchschnittliche Anzahl der gefundenen Allele und die durchschnittliche erwartete und beobachtete Heterozygotie gezeigt.

III. Ergebnisse

Population Gensingen (GE)

Anzahl der privaten Allele: 3

Locus	Anzahl Allele / Locus	Allel-Größenklasse in bp	Frequenz des häufigsten Allels	Häufigstes Allel	Erwartete Heterozygotie	Beobachtete Heterozygotie
Sol8	5	106-124	0,3667	122	0,74	0,76
Sol28	4	157-179	0,6548	157	0,52	0,43
Sol30	5	158-184	0,6500	180	0,53	0,35
Sat2	13	227-261	0,4125	237	0,80	0,65
Sat8	6	101-199	0,5122	97	0,57	0,81
Sat12	7	114-138	0,2444	126	0,85	0,87
Lsa1	4	160-166	0,3222	162	0,74	0,78
Lsa2	4	241-249	0,7750	249	0,38	0,28
Lsa6	2	166-168	0,9457	168	0,10	0,11
Ccddv1	5	202-210	0,8068	202	0,34	0,30
∅	5,5				0,56	0,53

Tab. 18: Deskriptive Populationsgenetik der Population Gensingen (GE). Dargestellt ist für jeden Locus die Anzahl der gefundenen Allele, die Allel-Größenklassen, die Frequenz des häufigsten Allels, das häufigste Allel, sowie die erwartete und beobachtete Heterozygotie. Außerdem sind die durchschnittliche Anzahl der gefundenen Allele und die durchschnittliche erwartete und beobachtete Heterozygotie gezeigt.

III. Ergebnisse

Population Wörth a. d. I. (WÖ)

Anzahl der privaten Allele: 0

Locus	Anzahl Allele / Locus	Allel-Größenklasse in bp	Frequenz des häufigsten Allels	Häufigstes Allel	Erwartete Heterozygotie	Beobachtete Heterozygotie
Sol8	5	108-124	0,5862	122	0,60	0,59
Sol28	5	157-179	0,3913	179	0,71	0,78
Sol30	6	160-184	0,5263	180	0,63	0,58
Sat2	9	223-253	0,6000	237	0,62	0,40
Sat8	3	101-197	0,6379	97	0,49	0,45
Sat12	8	110-138	0,3448	130	0,76	0,76
Lsa1	4	160-166	0,4000	162	0,72	0,73
Lsa2	4	239-249	0,7292	249	0,45	0,29
Lsa6	2	166-168	0,9828	168	0,035	0,035
Ccddv1	3	202-206	0,8148	202	0,32	0,30
∅	4,9				0,53	0,49

Tab. 19: Deskriptive Populationsgenetik der Population Wörth a. d. I. (WÖ). Dargestellt ist für jeden Locus die Anzahl der gefundenen Allele, die Allel-Größenklassen, die Frequenz des häufigsten Allels, das häufigste Allel, sowie die erwartete und beobachtete Heterozygotie. Außerdem sind die durchschnittliche Anzahl der gefundenen Allele und die durchschnittliche erwartete und beobachtete Heterozygotie gezeigt.

III. Ergebnisse

Population Aiterhofen (AI)

Anzahl der privaten Allele: 2

Locus	Anzahl Allele / Locus	Allel-Größenklasse in bp	Frequenz des häufigsten Allels	Häufigstes Allel	Erwartete Heterozygotie	Beobachtete Heterozygotie
Sol8	5	108-124	0,4722	122	0,70	0,65
Sol28	6	153-179	0,5094	157	0,62	0,64
Sol30	9	168-184	0,4167	180	0,72	0,69
Sat2	13	227-259	0,6146	237	0,60	0,50
Sat8	2	101-197	0,5818	97	0,49	0,36
Sat12	7	110-134	0,4091	130	0,77	0,76
Lsa1	4	160-166	0,3333	162	0,73	0,61
Lsa2	5	239-249	0,7188	249	0,45	0,29
Lsa6	1	168	1,000	168	0	0
Ccddv1	4	200-206	0,7700	203	0,39	0,36
∅	5,6				0,55	0,49

Tab. 20: Deskriptive Populationsgenetik der Population Aiterhofen (AI). Dargestellt ist für jeden Locus die Anzahl der gefundenen Allele, die Allel-Größenklassen, die Frequenz des häufigsten Allels, das häufigste Allel, sowie die erwartete und beobachtete Heterozygotie. Außerdem sind die durchschnittliche Anzahl der gefundenen Allele und die durchschnittliche erwartete und beobachtete Heterozygotie gezeigt.

III. Ergebnisse

Population Börger (BÖ)

Anzahl der privaten Allele: 5

Locus	Anzahl Allele / Locus	Allel-Größen-Klasse in bp	Frequenz des häufigsten Allels	Häufigstes Allel	Erwartete Heterozygotie	Beobachtete Heterozygotie
Sol8	4	108-124	0,4091	122	0,72	0,73
Sol28	8	153-193	0,3750	157	0,79	0,69
Sol30	6	154-184	0,4118	180	0,74	0,77
Sat2	14	223-257	0,2750	237	0,89	0,75
Sat8	3	101-197	0,7619	97	0,40	0,48
Sat12	8	110-138	0,3636	126	0,80	0,77
Lsa1	4	160-166	0,4318	162	0,67	0,59
Lsa2	4	241-249	0,7250	249	0,45	0,30
Lsa6	2	166-168	0,7955	168	0,33	0,41
Ccddv1	2	202-206	0,9211	202	0,15	0,16
Ø	5,5				0,59	0,56

Tab. 21: Deskriptive Populationsgenetik der Population Börger (BÖ). Dargestellt ist für jeden Locus die Anzahl der gefundenen Allele, die Allel-Größenklassen, die Frequenz des häufigsten Allels, das häufigste Allel, sowie die erwartete und beobachtete Heterozygotie. Außerdem sind die durchschnittliche Anzahl der gefundenen Allele und die durchschnittliche erwartete und beobachtete Heterozygotie gezeigt.

III. Ergebnisse

Population Föhr (FÖ)

Anzahl der privaten Allele: 5

Locus	Anzahl Allele / Locus	Allel-Größen-Klasse in bp	Frequenz des häufigsten Allels	Häufigstes Allel	Erwartete Heterozygotie	Beobachtete Heterozygotie
Sol8	6	108-124	0,5952	122	0,55	0,56
Sol28	5	157-179	0,5655	157	0,57	0,48
Sol30	7	156-184	0,4824	180	0,30	0,33
Sat2	20	229-269	0,2000	237	0,77	0,80
Sat8	5	101-197	0,7524	97	0,46	0,31
Sat12	6	110-134	0,5202	126	0,28	0,26
Lsa1	4	160-166	0,4078	162	0,70	0,63
Lsa2	4	241-249	0,6292	249	0,43	0,35
Lsa6	2	166-168	0,5476	168	0,24	0,23
Ccddv1	2	202-206	0,5928	202	0,53	0,48
∅	6,1				0,48	0,44

Tab. 22: Deskriptive Populationsgenetik der Population Föhr (FÖ). Dargestellt ist für jeden Locus die Anzahl der gefundenen Allele, die Allel-Größenklassen, die Frequenz des häufigsten Allels, das häufigste Allel, sowie die erwartete und beobachtete Heterozygotie. Außerdem sind die durchschnittliche Anzahl der gefundenen Allele und die durchschnittliche erwartete und beobachtete Heterozygotie gezeigt.

III. Ergebnisse

Population Pellworm (PE)

Anzahl der privaten Allele: 2

Locus	Anzahl Allele / Locus	Allel-Größen- Klasse in bp	Frequenz des häufigsten Allels	Häufigstes Allel	Erwartete Heterozygotie	Beobachtete Heterozygotie
Sol8	4	108-122	0,6000	116	0,55	0,56
Sol28	4	153-179	0,6076	157	0,57	0,48
Sol30	5	156-186	0,8291	180	0,30	0,33
Sat2	12	221-265	0,4198	237	0,77	0,80
Sat8	4	101-197	0,7063	97	0,46	0,31
Sat12	6	110-134	0,8438	130	0,28	0,26
Lsa1	4	160-166	0,4024	164	0,70	0,63
Lsa2	2	241-249	0,6914	249	0,43	0,35
Lsa6	2	166-168	0,8625	168	0,24	0,23
Ccddv1	3	202-206	0,5494	206	0,53	0,48
∅	4,6				0,48	0,44

Tab. 23: Deskriptive Populationsgenetik der Population Pellworm (PE). Dargestellt ist für jeden Locus die Anzahl der gefundenen Allele, die Allel-Größenklassen, die Frequenz des häufigsten Allels, das häufigste Allel, sowie die erwartete und beobachtete Heterozygotie. Außerdem sind die durchschnittliche Anzahl der gefundenen Allele und die durchschnittliche erwartete und beobachtete Heterozygotie gezeigt.

III. Ergebnisse

Insgesamt fanden sich 100 Allele der untersuchten Mikrosatellitenloci, 24 davon waren private Allele. Die Bellheimer Population hatte mit sieben die meisten privaten Allele, gefolgt von Börger und Föhr mit jeweils fünf. In Gensingen fanden sich drei private Allele, in der Aiterhofener Population und auf Pellworm jeweils zwei. In den Populationen Osthofen und Wörth a. d. I. konnten keine privaten Allele nachgewiesen werden. Die Anzahl der Allele pro Locus lag zwischen eins (Lsa6 in der Population Aiterhofen) und 20 (Sat2 in der Föhrer Population). In allen Populationen war die durchschnittliche beobachtete Heterozygotie niedriger als die durchschnittliche erwartete Heterozygotie.

Der Locus Sat2 besaß populationsübergreifend mit insgesamt 24 Allelen die höchste Anzahl an Allelen. Von Sol28 und Sol30 wurden jeweils 15 Allele detektiert, gefolgt von Sol8 mit 11 Allelen. Sat 12 besaß acht Allele, Sat8 und Lsa2 jeweils sieben. Ccdv1 verzeichnete sechs Allele, Lsa1 fünf und Lsa6 insgesamt nur zwei. Dies ist in *Tab. 24* nochmals zusammengefasst.

Locus	Sol8	Sol28	Sol30	Sat2	Sat8	Sat12	Lsa1	Lsa2	Lsa6	Ccd dv1
Gesamtzahl Allele / Locus	11	15	15	24	7	8	5	7	2	6

Tab. 24: Gesamtzahl der Allele pro Locus einzeln für jeden Locus. Durch Addition der populationspezifischen Werte wurde populationsübergreifend die Gesamtzahl der Allele für jeden Locus errechnet. Diese war mit 24 Allelen bei Sat2 am höchsten. Sol 28 und Sat30 besaßen jeweils 15 Allele, Sol8 hatte 11 Allele. Von Sat12 wurden acht Allele gefunden, von Sat8 und Lsa2 jeweils sieben Allele. Der Locus Ccddv1 hatte sechs Allele; von Lsa6 wurden zwei Allele nachgewiesen.

1.4 Analyse des populationsspezifischen durchschnittlichen Allelreichtums

Es wurde überprüft, ob es signifikante Unterschiede im durchschnittlichen Allelreichtum zwischen den Populationen gab. Hierfür wurde ein Linear Mixed Effects Modell verwendet. In der Population aus Börger fand sich mit 4,6829 Allelen der höchste durchschnittliche Allelreichtum gefolgt von Bellheim mit 4,3634 Allelen und Föhr mit 4,1947 Allelen. Es folgen Gensingen mit einem durchschnittlichen Allelreichtum von 4,1246 Allelen, Aiterhofen mit im Mittel 3,9847 Allelen, Wörth a. d. I. mit 3,8306 Allelen und Osthofen mit durchschnittlich 3,8004 Allelen. Bei den Pellwormer Tieren wurde der geringste durchschnittliche Allelreichtum detektiert. Die dort untersuchten Tiere wiesen im Mittel 3,3201 Allele auf. Diese Unterschiede im durchschnittlichen Allelreichtum waren allerdings nicht signifikant. Die Daten sind für jede Population in *Abb. 9* nochmals dargestellt.

III. Ergebnisse

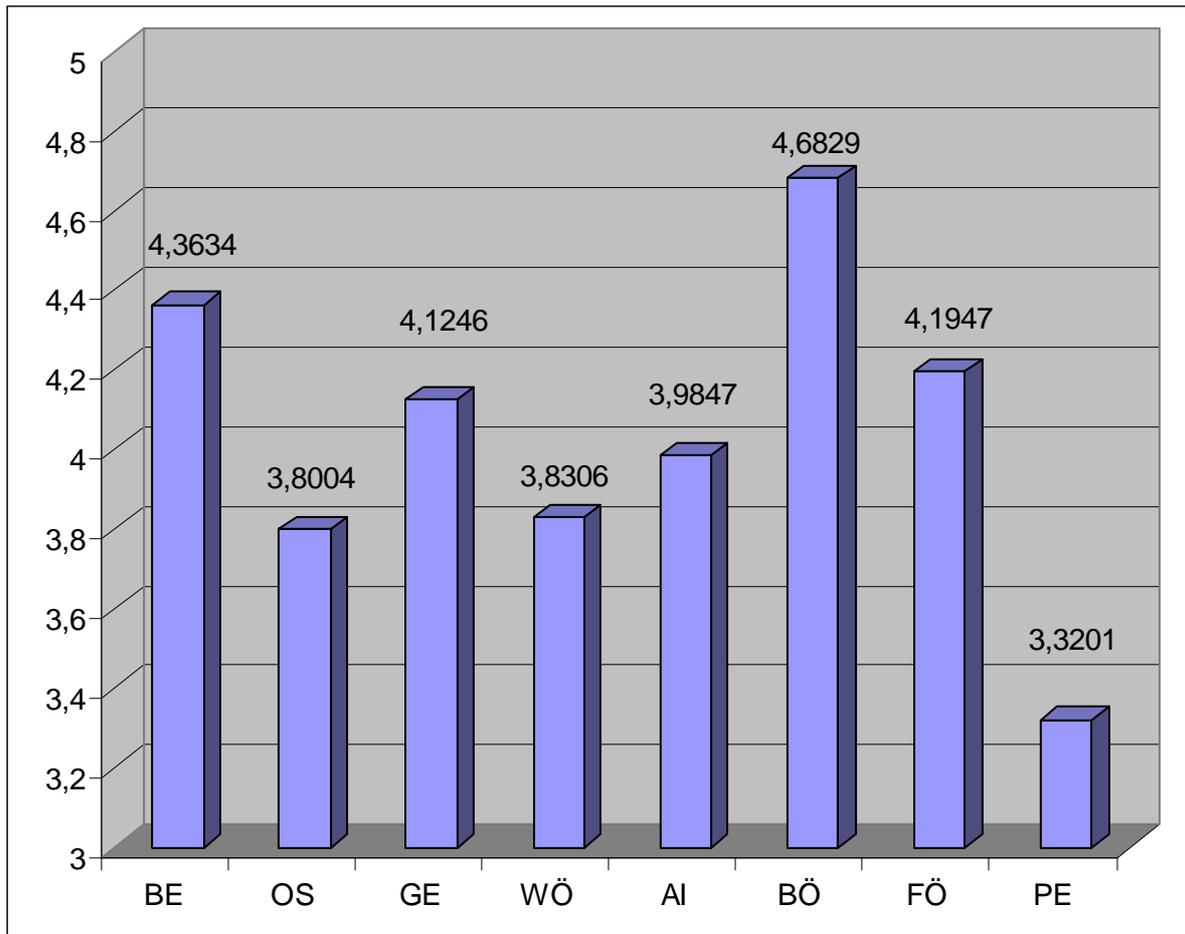


Abb. 9: Durchschnittlicher Allelreichtum jeder Population. Bei Europäischen Feldhasen im niedersächsischen Börger war der durchschnittliche Allelreichtum am höchsten, gefolgt von Tieren aus der rheinland-pfälzischen Population in Bellheim, der Inselform Föhr in Schleswig-Holstein und Hasen aus dem rheinland-pfälzischen Gensingen. Es folgen Tiere aus den beiden bayrischen Revieren Aiterhofen und Wörth a. d. I. Den geringsten mittleren Allelreichtum wiesen die Populationen im rheinland-pfälzischen Osthofen und auf der Insel Pellworm in Schleswig-Holstein auf. Allerdings waren die Unterschiede im durchschnittlichen Allelreichtum nicht signifikant (verwendetes Modell: Linear Mixed Effects Modell).

1.5 Berechnung der populations- und locuspezifischen Inzuchtkoeffizienten

Mittels des Programms GENETIX 4.05 wurden populations- und locuspezifische Inzuchtkoeffizienten nach folgender Formel berechnet:

$$F_{is} = \frac{\text{erwartete Heterozygotie} - \text{beobachtete Heterozygotie}}{\text{erwartete Heterozygotie}}$$

Dies diente dazu, um festzustellen, ob Substrukturierungen bzw. Inzucht innerhalb der Populationen vorlagen. Die Inzuchtkoeffizienten können grundsätzlich Werte zwischen -1 und 1 annehmen. Liegt der Wert bei 0, dann ist die Population oder der Locus im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht. Bei Werten kleiner 0 liegt ein Überschuss an heterozygoten Tieren in der Population bzw. für den Locus vor, bei Werten größer 0 entsprechend ein Überschuss an homozygoten Tieren. Letzteres ist ein Hinweis auf eine Substrukturierung oder Inzucht (Hartl & Clark, 1997).

Population	F_{is}
BE	0,083
OS	0,171 * (p = 0,0056)
GE	0,046
WÖ	0,081
AI	0,112 * (p = 0,0006)
BÖ	0,051
FÖ	0,086 * (p = 0,0013)
PE	0,082 * (p = 0,0013)

Tab. 25: Populationsspezifischer Inzuchtkoeffizient F_{is} für jede Population. Die Berechnung erfolgte mittels GENETIX. Populationen, in denen signifikante Inzuchtkoeffizienten ermittelt wurden, sind mit * markiert. Dies war bei vier von acht Populationen, nämlich in Osthofen, in Aiterhofen, auf Föhr und auf Pellworm der Fall.

III. Ergebnisse

Von den acht untersuchten Populationen wiesen die Hälfte signifikant erhöhte Inzuchtkoeffizienten auf. Dies war in den Festlandpopulationen Osthofen und Aiterhofen sowie bei den Inselpopulationen Föhr und Pellworm der Fall. In *Tab. 25* finden sich die populationsspezifischen Inzuchtkoeffizienten zusammengefasst. Populationen, in denen signifikante Inzuchtkoeffizienten ermittelt wurden, sind mit * markiert.

Als nächstes wurde die Bedeutung der signifikanten populationsspezifischen Inzuchtkoeffizienten näher beleuchtet. Hierzu wurden für die jeweiligen Populationen zusätzlich auch locusspezifische Inzuchtkoeffizienten ermittelt.

Signifikante populationsspezifische Inzuchtkoeffizienten fanden sich in den Populationen Osthofen, Aiterhofen, auf Föhr und auf Pellworm. In der Osthofener Population waren sieben von neun locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten größer als null, wiesen also auf einen Überschuss an Homozygotie hin. Es handelte sich um die locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten von Sol28, Sol30, Sat2, Sat8, Sat12 Lsa2 und Ccddv1. In Aiterhofen lag bei acht von neun auswertbaren locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten ein Homozygotieüberschuss vor. Dies betraf Sol8, Sol30, Sat2, Sat8, Sat12, Lsa1, Lsa2 und Ccddv1. Auf Föhr waren acht von zehn auswertbaren locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten, Sol8, Sol28, Sat2, Sat8, Sat12, Lsa1, Lsa2 und Ccddv1, größer als null, auf Pellworm waren es von zehn auswertbaren locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten die sieben von Sol28, Sat8, Sat12, Lsa1, Lsa2, Lsa6 und Ccddv1. Das bedeutet, dass an allen diesen Loci ein Überschuss an Homozygotie vorlag. Die locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten nach Populationen gegliedert sind *Tab. 26* zu entnehmen. Teilweise konnte wegen zu geringer Datenmenge keine Berechnung durchgeführt werden; diese Loci sind mit „-“ markiert.

III. Ergebnisse

Population	BE	OS	GE	WÖ	AI	BÖ	FÖ	PE
Sol8	0,038	-0,173	-0,024	-0,028	0,070	-0,018	0,200	-0,023
Sol28	-0,158	0,025	0,180	-0,112	-0,030	0,129	0,063	0,157
Sol30	0,092	0,401	0,339	0,085	0,051	-0,040	-0,500	-0,082
Sat2	0,416	0,455	0,186	0,354	0,168	0,164	0,066	-0,041
Sat8	-0,093	0,032	-0,417	0,092	0,261	-0,208	0,172	0,314
Sat12	-0,072	0,309	-0,024	0,400	0,400	0,033	0,039	0,051
Lsa1	0,025	-0,049	-0,051	-0,014	0,174	0,125	0,017	0,097
Lsa2	0,351	0,289	0,281	0,353	0,356	0,343	0,628	0,196
Lsa6	0	—	-0,047	0	—	-0,235	-0,052	0,058
Ccddv1	0,293	0,267	0,131	0,071	0,070	-0,059	0,020	0,098

Tab. 26: Locusspezifischer Inzuchtkoeffizient F_{is} für jede Population. Die locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten waren für die Interpretation der populationsspezifischen Inzuchtkoeffizienten von Bedeutung. Nehmen die Inzuchtkoeffizienten Werte kleiner null an, so herrscht ein Überschuss an Heterozygotie; sind die Werte größer null, so liegt ein Überschuss an Homozygotie vor. Bei Werten gleich null befindet sich der Locus im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht. Teilweise konnte keine Berechnung durchgeführt werden; diese Loci sind mit „—“ markiert.

1.6 Analyse auf das Vorliegen eines genetischen Flaschenhalseffekts

Alle Populationen wurden mittels des Programms BOTTLENECK 1.2.02 auf rezente genetische Flaschenhalseffekte untersucht. Dieses Programm verwendet drei mathematische Modelle zur Aufspürung von Flaschenhalseffekten, unter anderem das „Infinite Allele Model“ (IAM; Kimura & Crow, 1964). Dieses Modell ist am besten geeignet, um die Beobachtungen zu erklären, die sich beim Auftreten eines genetischen Flaschenhalses an Mikrosatelliten machen lassen (Cornuet & Luikart, 1996). Rezente Bestandsrückgänge zeichnen sich dadurch aus, dass sich im Vergleich zu einer stabilen Population die Anzahl der Allele innerhalb der Population reduziert. Die Folge daraus ist der nach einer gewissen Zeit auftretende Mangel an heterozygoten Individuen im Vergleich zu der nach dem Hardy-Weinberg-Gesetz zu

III. Ergebnisse

erwartenden Anzahl an heterozygoten Tieren. Es ist jedoch zu bedenken, dass die Reduktion der Anzahl der Allele und der Rückgang der genetischen Vielfalt nicht mit gleicher evolutionärer Geschwindigkeit stattfinden, sondern die Reduktion der Allele schneller vonstatten geht als der Verlust an Heterozygotie. Hieraus ergibt sich ein Überschuss an heterozygoten Individuen (Maruyama & Fuerst, 1985), welcher von BOTTLENECK 1.2.02 detektiert wird (Cornuet & Luikart, 1996).

Unter dem „Infinite Allele Model“ (IAM) konnte bei der Population auf der Insel Föhr das Auftreten eines rezenter genetischer Flaschenhalseffekts nachgewiesen werden ($p = 0,00098$ signifikant). In dieser Population lag demnach ein Überschuss an heterozygoten Tieren vor. Bei allen anderen Populationen, konnte kein rezenter genetischer Flaschenhalseffekt nachgewiesen werden (s. *Tab. 27*).

Population	Signifikanzwert p
Bellheim	0,16113
Osthofen	0,24410
Gensingen	0,34766
Wörth a. d. I.	0,38477
Aiterhofen	0,50000
Börger	0,16110
Föhr	0,00098
Pellworm	0,11621

Tab. 27: Signifikanzwerte p für das Auftreten eines rezenter genetischer Flaschenhalseffekts in allen untersuchten Populationen. Lediglich für die Föhrer Population konnte ein Flaschenhalseffekt nachgewiesen werden ($p = 0,00098$ signifikant). Dies war in den anderen Populationen nicht der Fall:

Bellheim $p = 0,16113$ nicht signifikant; Osthofen $p = 0,24410$ nicht signifikant; Gensingen $p = 0,34766$ nicht signifikant; Wörth a. d. I. $p = 0,38477$ nicht signifikant; Aiterhofen $p = 0,50000$ nicht signifikant; Börger $p = 0,16110$ nicht signifikant; Pellworm $p = 0,11621$ nicht signifikant

1.7 Factorial Correspondance Analyse (FCA-Analyse) auf Populations- und Individuenebene

Die FCA-Analyse wurde mit dem Programm GENETIX durchgeführt. Es handelte sich dabei um eine 10-faktorielle, multivariate Analyse der Allel-Frequenzen auf Populations- und Individuenebene. Mit Hilfe dieser Analyse sollten die populations- bzw. individuenspezifischen Gruppierungen der Allelfrequenzen ermittelt werden. Nachfolgend sind die Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Populations- und Individuen-Ebene für jede Population gesondert dargestellt und jeweils durch rote Einfärbung markiert. Für jede Achse ist im Diagramm angegeben, zu welchem Prozentsatz sich die Gruppierung der Allelfrequenzen durch die entsprechende Dimension erklärt.

Es ist zu erkennen, dass sich die einzelnen Populationen bezüglich ihrer Allelfrequenzen unterschiedlich gruppieren. Die Festlandpopulationen Bellheim, Osthofen, Gensingen, Wörth a. d. I. und Börger weisen untereinander eine größere Ähnlichkeit auf; sie sind näher beieinander gruppiert als zu den beiden Inselpopulationen Föhr und Pellworm. Außerdem wird die starke Abgrenzung der beiden Inselpopulationen voneinander sehr deutlich, obwohl zwischen diesen beiden Revieren die geringste geographische Entfernung vorliegt (*Abb. 10*).

Aus den individuenspezifischen Gruppierungen der Allelfrequenzen wird deutlich, dass sich die Individuen innerhalb einer Population in ihren Allelfrequenzen oft sehr ähnlich sind. Dies ist aus der Gruppierung in räumlicher Nähe zueinander abzuleiten. Der Grad der Streuung zwischen den Gruppierungen der Allelfrequenzen der Individuen variierte populationsabhängig. So wiesen z. B. Individuen der Bellheimer Population eine größere Streuung auf als Individuen aus der Osthofener oder Gensinger Population bzw. als Tiere aus Börger (*Abb. 11, Abb. 12, Abb. 13 & Abb. 16*). Feldhasen aus den beiden bayrischen Populationen Wörth a. d. I. und Aiterhofen waren sich jeweils in ihren Allelfrequenzen auch sehr ähnlich. In Wörth a. d. I. ist ein einzelnes Tier mit einer abweichenden Allelfrequenz zu erkennen; dieses gruppiert sich mit deutlichem Abstand zu den anderen Individuen seiner Herkunftspopulation (*Abb. 14 & Abb. 15*).

III. Ergebnisse

Beide Inselpopulationen sind durch jeweils charakteristische Allelfrequenzen gekennzeichnet, welche sich deutlich voneinander abgrenzen (Abb. 10). Bei einzelnen Individuen der Inselpopulationen ist aber darüber hinaus ein Bezug zu Allelfrequenzen von Feldhasen vom Festland deutlich zu erkennen (Abb. 17 & Abb. 18).

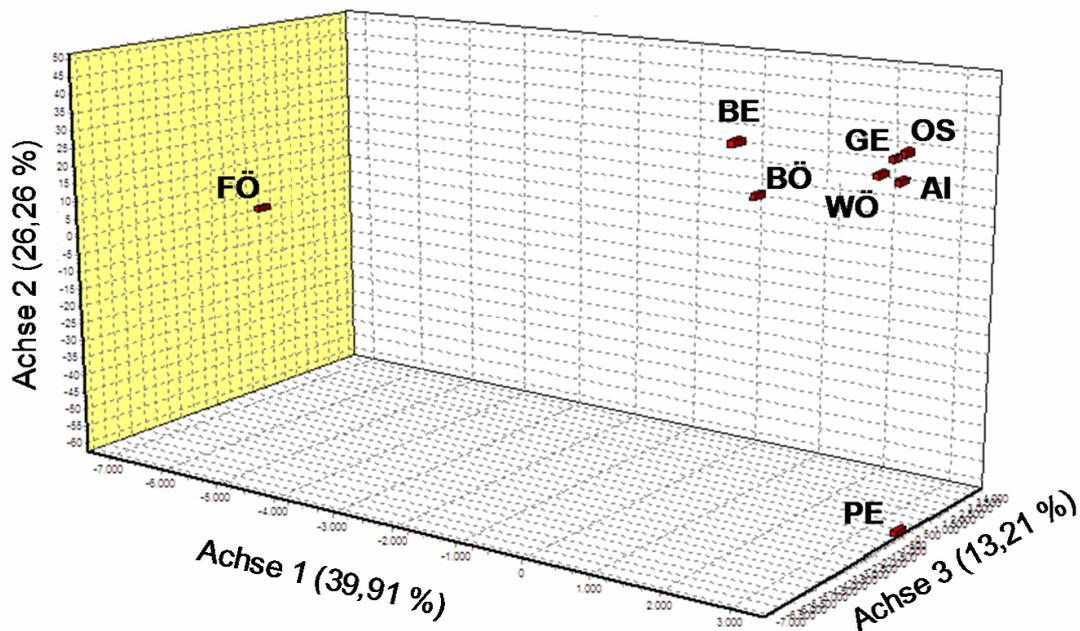


Abb. 10 Gruppierung der Allelfrequenzen auf Populationsebene aller untersuchter Populationen. Aus der FCA-Analyse stellen sich die Gruppierungen der Allelfrequenzen der einzelnen Populationen dar. Die Festlandpopulationen Bellheim (BE), Osthofen (OS), Gensingen (GE), Wörth a. d. I. (WÖ), Aiterhofen (AI) und Börger (BÖ) sind näher beieinander gruppiert als zu den beiden Inselpopulationen Föhr und Pellworm. Die beiden Inselpopulationen gruppieren sich deutlich getrennt voneinander und in deutlichem Abstand zu den Festlandpopulationen.

III. Ergebnisse

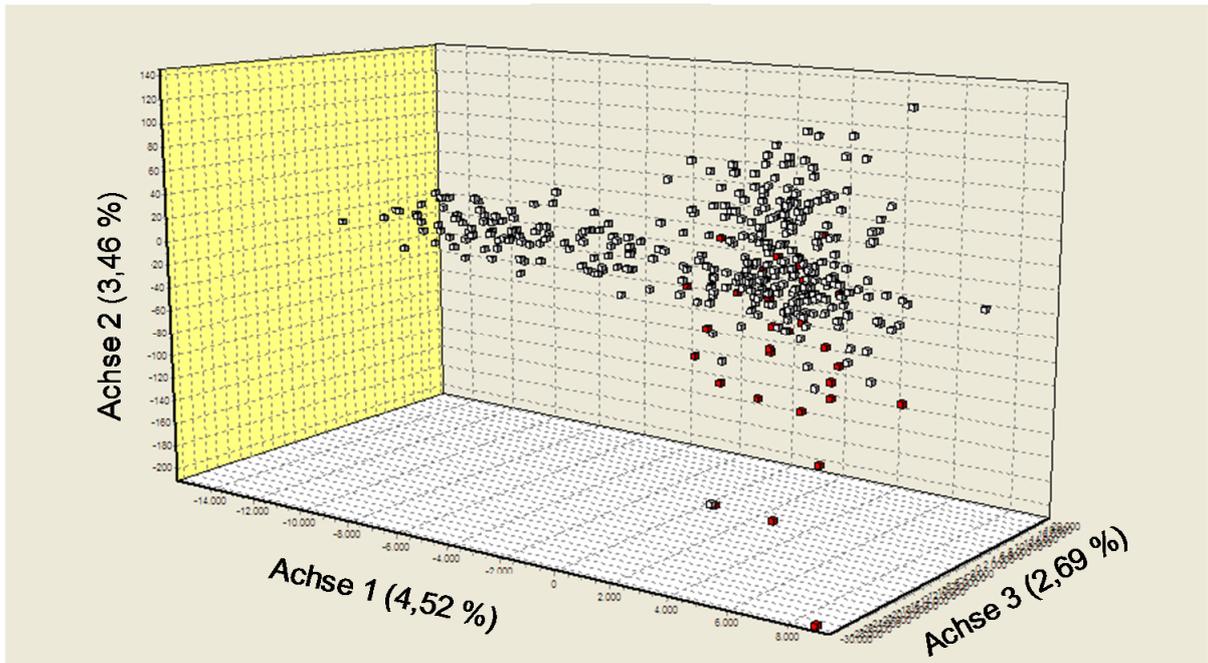


Abb. 11: Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Bellheim (BE). Individuen dieser Population gruppieren sich mit deutlicher Streuung in der FCA-Analyse.

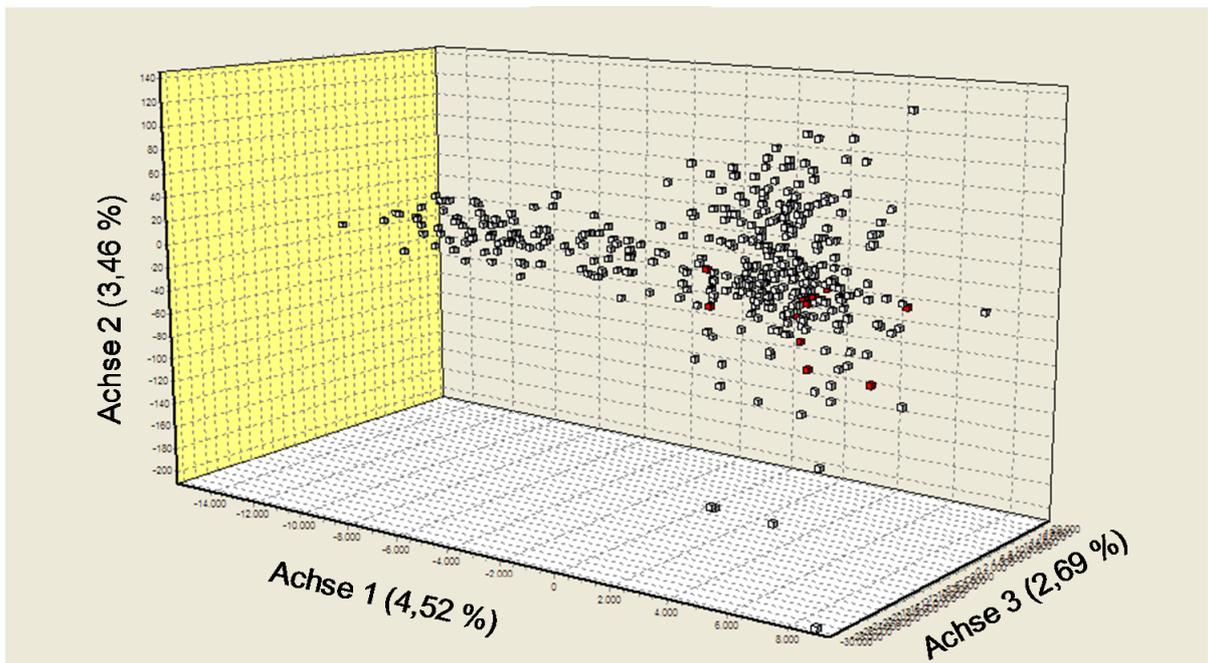


Abb. 12: Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Osthofen (OS). Individuen dieser Population zeigen eine deutlich geringere Streuung in der Gruppierung ihrer Allelfrequenzen als Individuen aus der Bellheimer Population.

III. Ergebnisse

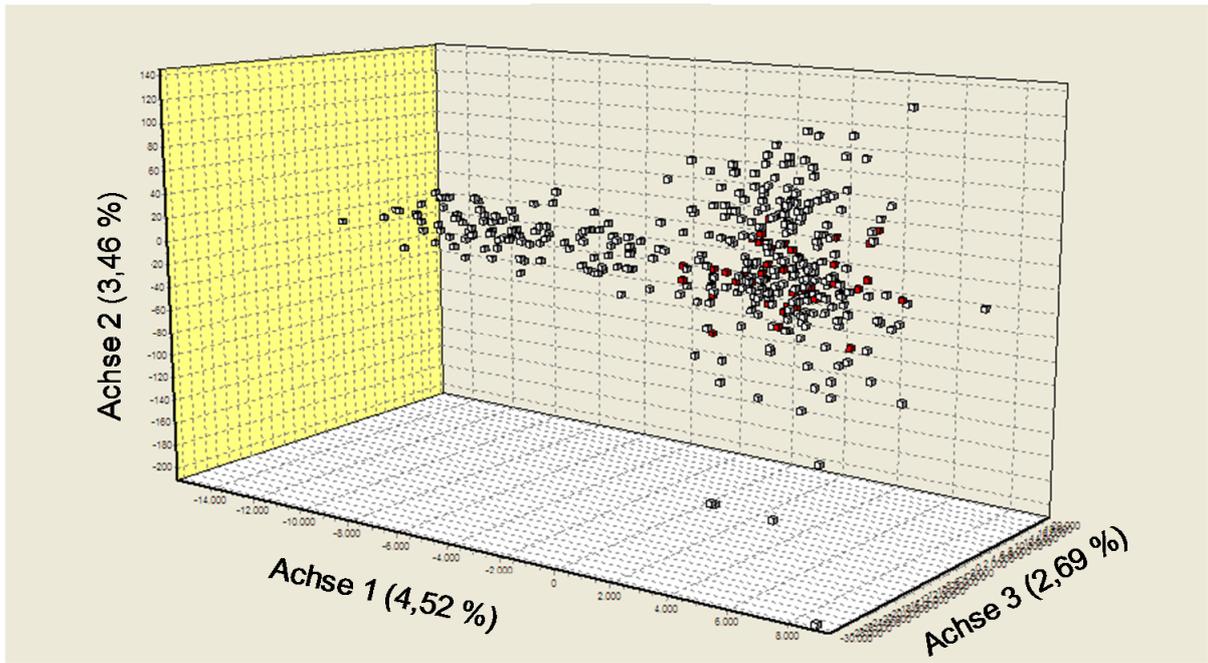


Abb. 13: Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Gensingen (GE). Aus der Gruppierung in räumlicher Nähe zueinander lässt sich die Ähnlichkeit der Allelfrequenzen für Tiere aus der Gensinger Population ableiten.

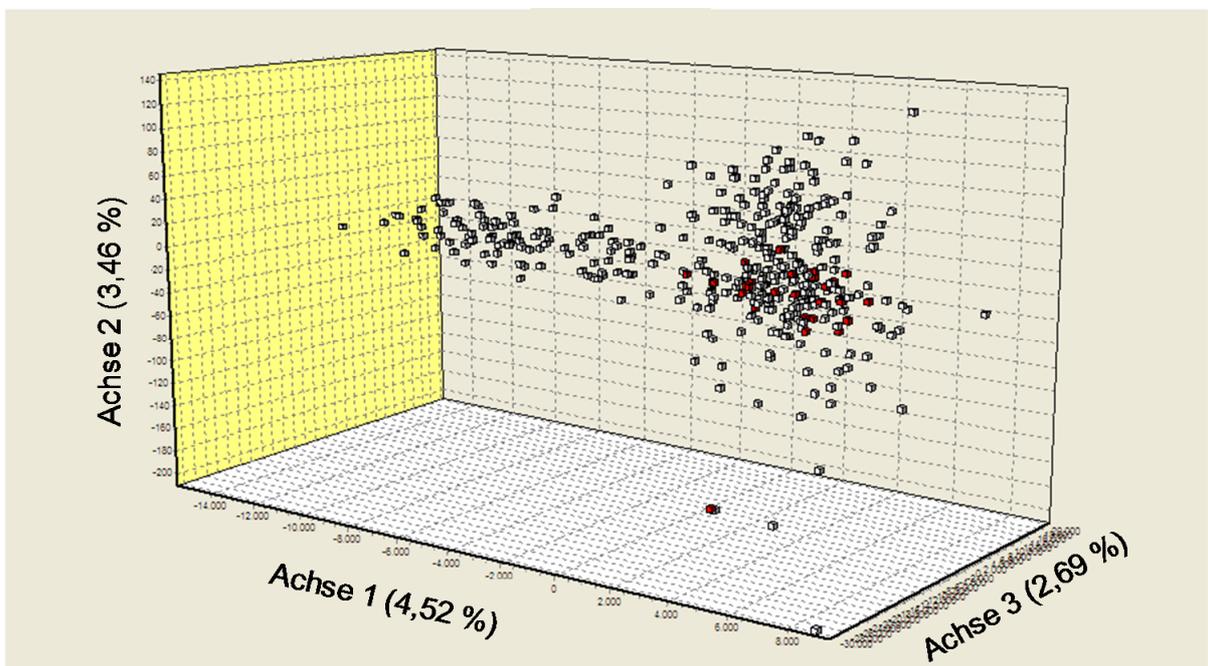


Abb. 14: Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Würth a. d. I. (WÖ). Auch Individuen dieser Population sind in räumlicher Nähe zueinander gruppiert; sie sind sich also in ihren Allelfrequenzen sehr ähnlich. Eine Ausnahme bildet ein sich an deutlich anderer Position gruppierendes Individuum in der unteren Bildhälfte. Die Allelfrequenzen dieses Hasen weichen laut FCA-Analyse stark von denen der anderen Individuen ab.

III. Ergebnisse

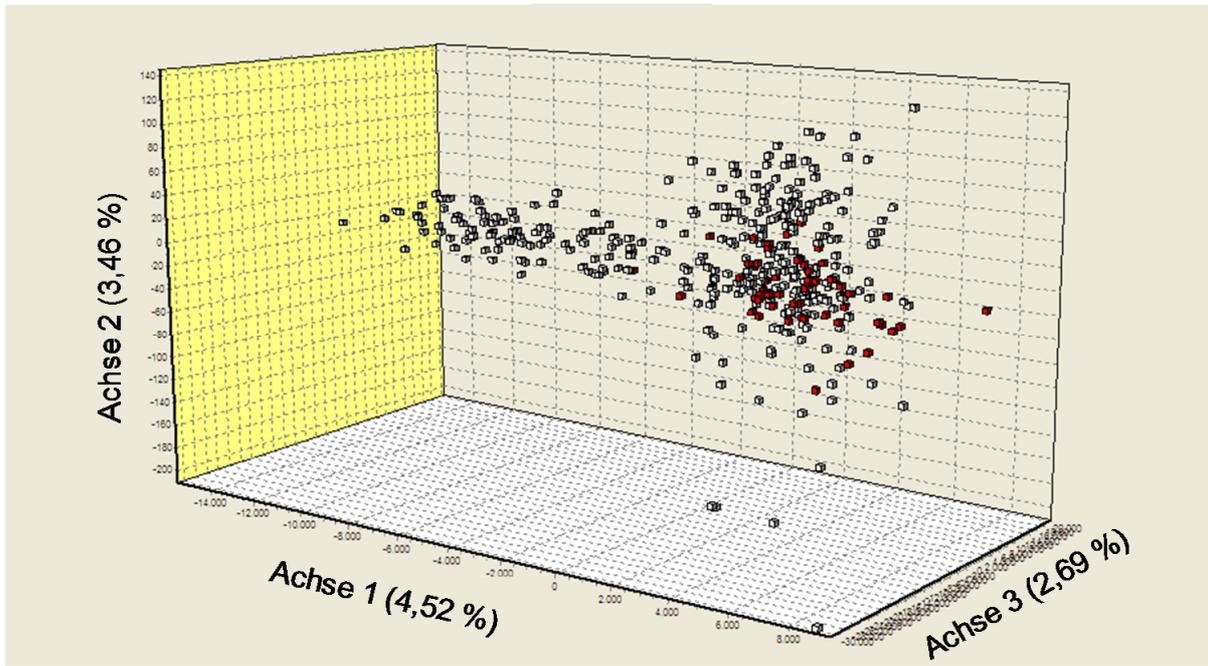


Abb. 15: Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Aiterhofen (AI). Auch in der zweiten bayrischen Population ähneln sich die Allelfrequenzen der meisten Individuen stark. Am rechten und am rechten unteren Bildrand befinden sich einzelne Tiere mit abweichenden Allelfrequenzen.

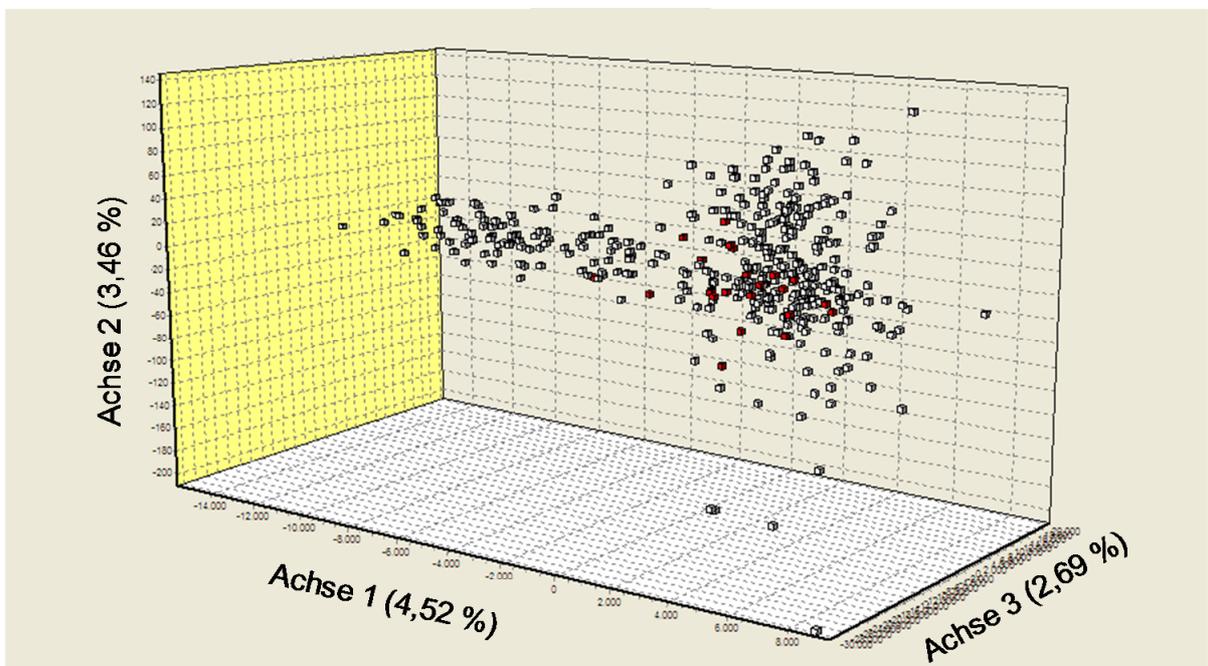


Abb. 16: Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Böttinger (BÖ). Im niedersächsischen Böttinger fiel die Streuung bei der Gruppierung der Allelfrequenzen ebenfalls gering aus, d. h. auch Individuen dieser Population ähnelten sich relativ stark in ihren Allelfrequenzen.

III. Ergebnisse

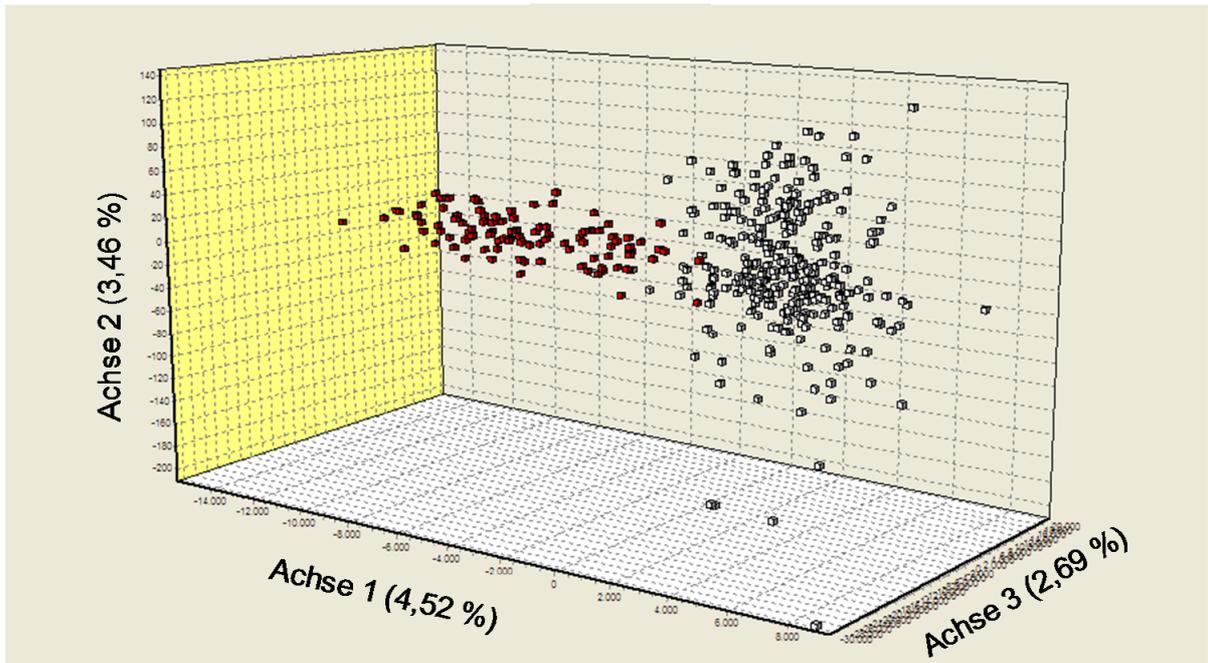


Abb. 17: Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Föhr (FÖ). Föhrer Feldhasen waren sich im Hinblick auf ihre Allelfrequenzen ebenfalls recht ähnlich. Einige Individuen (im rechten Teil der Punktwolke) wiesen allerdings gewisse Ähnlichkeiten bezüglich ihrer Allelfrequenzen zu Tieren vom Festland auf.

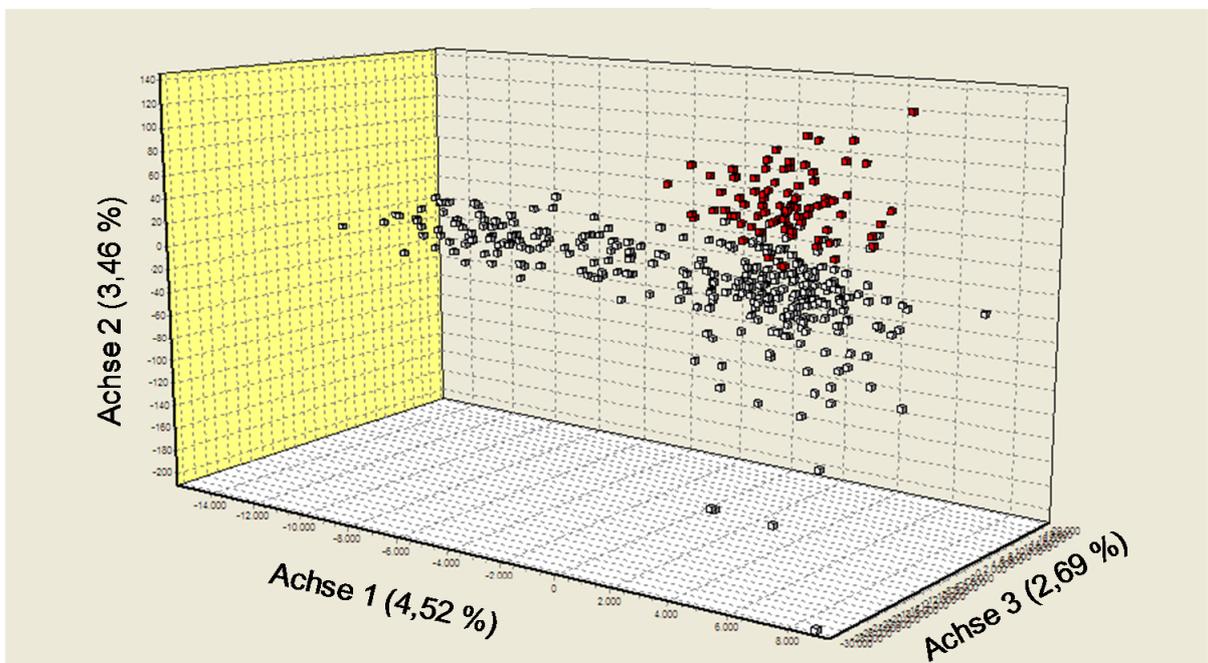


Abb. 18: Gruppierungen der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Pellworm (PE). Auch hier wird deutlich, dass sich die meisten Individuen ähnlich gruppierten. Allerdings sind auch hier in einigen Fällen (am unteren Rand der Punktwolke) Ähnlichkeiten mit Allelfrequenzen von Festlandindividuen zu erkennen.

1.8 Analyse der genetischen Zugehörigkeit von Individuen zu ihrer Herkunftspopulation

Für diese Analyse wurde das Programm GENE CLASS 2 verwendet. Mit Hilfe dieser Analyse kann die genetische Zugehörigkeit von Individuen zu ihrer Herkunftspopulation auf der Basis der mittels der Mikrosatelliten erzielten Daten bestimmt werden.

Individuen von der Insel Föhr besaßen die höchste eindeutige Zuordenbarkeit. Über 99 % der von dort stammenden Tiere waren eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuzuordnen, gefolgt von Bellheim mit über 91 % und Börger mit über 90 % eindeutiger Zuordenbarkeit. Darüber hinaus waren über 78 % der Gensinger Tiere eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuzuordnen, Tiere aus Wörth a. d. I. nur zu 60 %. Feldhasen von der Insel Pellworm waren nur zu 53,6 %, Tiere aus Osthofen sogar nur zu 50 % genetisch eindeutig ihrer Herkunftspopulation zugehörig. Bei Tieren aus Aiterhofen gelang die eindeutige Zuordnung zur Herkunftspopulation sogar nur zu 34,5 %. Je höher die genetische Zuordenbarkeit von Individuen zu ihrer Herkunftspopulation ausfiel, desto typischer war die genetische Signatur der aus ihr stammenden Individuen bzw. desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass die eindeutig zuordenbaren Individuen auch von Tieren dieser Population abstammten. Die genetische Zuordenbarkeit von Individuen zu ihren Herkunftspopulationen ist in *Tab. 28* zusammengefasst.

III. Ergebnisse

Population	Eindeutige Zuordnung möglich [%]	Eindeutige Zuordnung nicht möglich [%]	Anzahl untersuchter Individuen
BE	91,30	8,70	46
OS	50,00	50,00	14
GE	78,26	21,74	46
WÖ	60,00	40,00	30
AI	34,55	65,45	55
BÖ	90,90	9,10	22
FÖ	99,06	0,94	106
PE	53,66	46,34	82
Summe	72,57	27,43	401

Tab. 28: Nach Populationen gegliederter Anteil der genetisch eindeutig und nicht eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuordenbaren Individuen. Auf Föhr waren die meisten Individuen eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuzuordnen (99,06 %), gefolgt von Bellheimer Hasen (91,30 %) und Tieren aus Börger (90,90 %). Individuen aus der Gensinger Population waren zu 78,26 % eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuzuordnen. Bei Feldhasen aus Wörth a. d. I. waren es 60,00 % der Tiere, die eine eindeutige Zuordnungsfähigkeit besaßen; bei Individuen von der Insel Pellworm waren es nur 53,66 %. Feldhasen aus Osthofen und Aiterhofen waren am schlechtesten eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuzuordnen. Denn nur die Hälfte der Osthofener Tiere konnte eindeutig ihrer Herkunftspopulation zugeordnet werden, bei Tieren aus Aiterhofen gelang die eindeutige Zuordnung sogar nur zu 34,55 %.

1.9 Analyse der genetischen Struktur der einzelnen Populationen

Es wurde ermittelt, aus wie vielen genetischen Clustern sich die Populationen zusammensetzen. Diese Analyse wird nachfolgend auch Structure-Analyse genannt. Die verwendete Software war STRUCTURE 2.3.4. Es wurde mit zehn Simulationsläufen gearbeitet. Mittels des Programms wird unter anderem berechnet, wie hoch die Wahrscheinlichkeit ist, dass sich die Populationen aus einer bestimmten Anzahl an genetischen Clustern zusammensetzen. Für die von mir untersuchten Populationen ergaben sich für die Annahme von vier, fünf und sechs genetischen Clustern die höchsten Wahrscheinlichkeiten (Abb. 19).

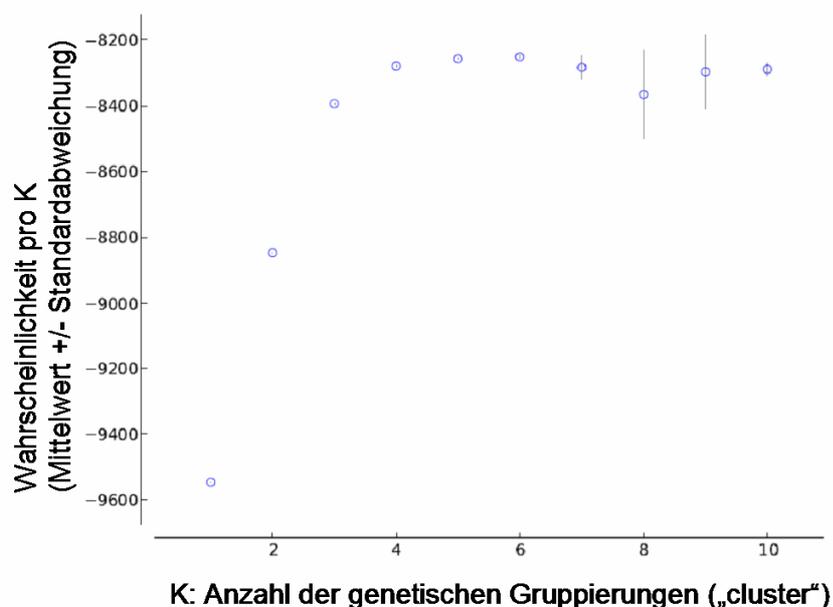


Abb. 19: Wahrscheinlichkeit, mit der sich die Stichprobe in die entsprechende Anzahl an genetische Cluster einteilen lässt: Dargestellt ist die Wahrscheinlichkeit der Bayes'schen Maximum-Likelihood-Analyse mit den Mittelwerten +/- der Standardabweichungen über alle Wiederholungsläufe pro genetische Gruppierung (oder Cluster) K. Insgesamt wurden zehn Wiederholungsläufe durchgeführt.

Für die Annahme der Zusammensetzung der genetischen Struktur der von mir untersuchten Populationen aus vier, fünf und sechs genetischen Clustern lagen die höchsten Wahrscheinlichkeiten vor.

III. Ergebnisse

Da die Wahrscheinlichkeiten für die Annahme, dass sich die Populationen aus vier, fünf oder sechs genetischen Clustern zusammensetzen, am höchsten waren, wurden Abbildungen für die Annahme von vier, fünf und sechs genetischen Clustern generiert. *Abb. 20 - 22* zeigen die Individuen nach Herkunftspopulationen (BE, OS, GE, WÖ, AI, BÖ, FÖ und PE) unterteilt für die Annahme, dass die Populationen aus vier (*Abb. 20*), fünf (*Abb. 21*) bzw. sechs (*Abb. 22*) genetischen Clustern bestehen. Jede Säule repräsentiert ein Individuum, jede Farbe ein genetisches Cluster. Es ist deutlich zu erkennen, dass die beiden Inselfpopulationen sowohl bei der Annahme von vier, fünf als auch sechs genetischen Clustern aus einem jeweils typischen genetischen Cluster bestehen und nur geringe Anteile von genetischen Clustern vom Festland enthalten (*Abb. 20 - Abb. 22*). Die Festlandpopulationen unterteilen sich bei der Annahme von insgesamt vier genetischen Clustern in zwei genetische Cluster (grün und rot gefärbt) (*Abb. 20*). Bei der Annahme von fünf genetischen Clustern lassen sich die Festlandpopulationen in drei genetische Cluster (rot, grün und pink gefärbt) einteilen (*Abb. 21*). Aus der Annahme von insgesamt sechs genetischen Clustern ergeben sich für die Festlandpopulationen vier genetische Cluster (dunkelblau, hellblau, rot und pink; *Abb. 22*).

III. Ergebnisse

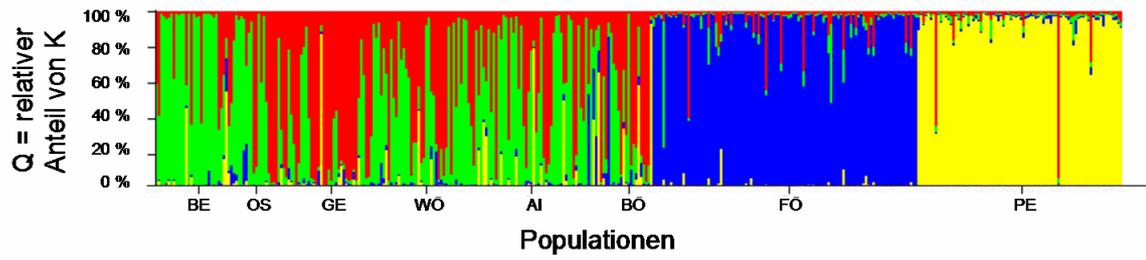


Abb. 20: Einteilung der Stichprobe in vier genetische Cluster.

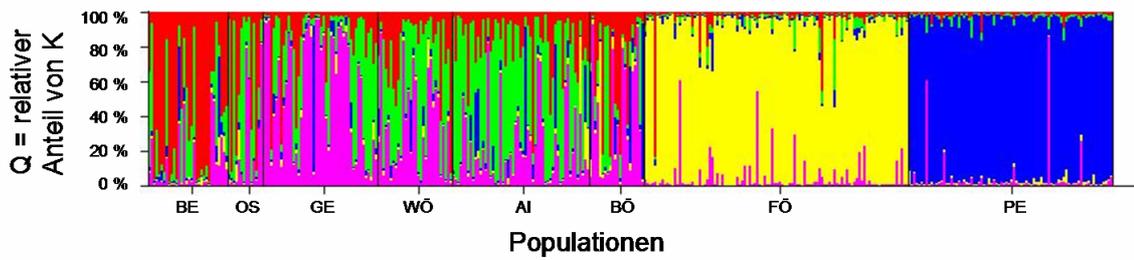


Abb. 21: Einteilung der Stichprobe in fünf genetische Cluster.

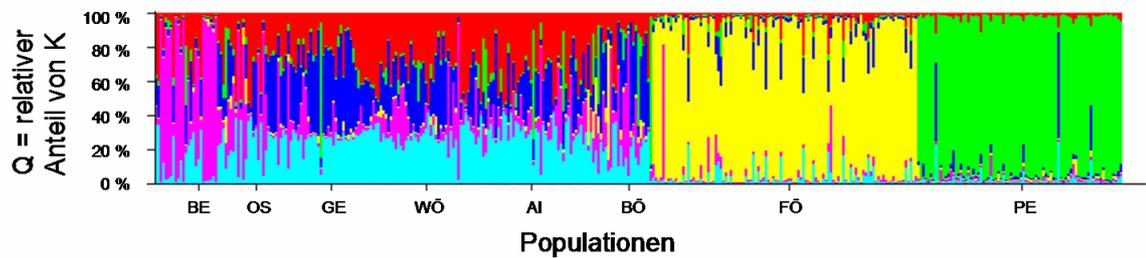


Abb. 22: Einteilung der Stichprobe in sechs genetische Cluster.

1.10 Relative genetische Fixierung der einzelnen Populationen

Diese Analyse wurde durchgeführt um festzustellen, wie ausgeprägt das Maß der genetischen Differenzierung zwischen den einzelnen Populationen ist. Dies lässt sich durch den Fixierungsindex F_{ST} ausdrücken. Die Berechnung erfolgte mittels des Programms GENETIX nach folgender Formel:

$$F_{ST} = \frac{H_T - H_S}{H_T}$$

H_S stellt die durchschnittliche Heterozygotie für einen Locus in den einzelnen Populationen dar, H_T die theoretisch mögliche Heterozygotie.

Der Fixierungsindex war signifikant zwischen den Populationen

- Bellheim und Gensingen
- Bellheim und Aiterhofen
- Bellheim und Föhr
- Bellheim und Pellworm
- Osthofen und Börger
- Osthofen und Föhr
- Osthofen und Pellworm
- Gensingen und Wörth a. d. I.
- Gensingen und Aiterhofen
- Gensingen und Börger
- Gensingen und Föhr
- Gensingen und Pellworm
- Wörth a. d. I. und Föhr
- Wörth a. d. I. und Pellworm
- Aiterhofen und Börger
- Aiterhofen und Föhr
- Aiterhofen und Pellworm
- Börger und Föhr
- Börger und Pellworm
- Föhr und Pellworm

III. Ergebnisse

Dies bedeutet, zwischen diesen Populationen lagen signifikante genetische Differenzierungen vor. Die Ausprägung der genetischen Differenzierung zwischen den Populationen, ausgedrückt durch den F_{ST} -Wert, ist in *Tab. 29* angegeben. Zwischen den mit * markierten Populationen war der Grad der genetischen Differenzierung signifikant.

F_{ST}	OS	GE	WÖ	AI	BÖ	FÖ	PE
BE	0,02042	0,04078 * p = 0,01	0,01811	0,02021 * p = 0,05	0,02405	0,13537 * p < 0,005	0,15613 * p < 0,005
OS		0,03287	0,00654	0,000003	0,05206 * p = 0,02	0,1494 * p < 0,005	0,822 * p < 0,005
GE			0,02575 * p = 0,01	0,02135 * p < 0,005	0,04033 * p < 0,005	0,11928 * p < 0,005	0,573 * p < 0,005
WÖ				- 0,000246	0,02562	0,13331 * p < 0,005	0,14305 * p < 0,005
AI					0,044462 * p < 0,005	0,14038 * p < 0,005	0,12889 * p < 0,005
BÖ						0,09687 * p < 0,005	0,14717 * p < 0,005
FÖ							0,18442 * p < 0,005

*Tab. 29: Relative genetische Fixierung F_{ST} unterteilt nach Populationen. Zwischen den mit * markierten Populationen war der Grad der genetischen Differenzierung signifikant. Die Populationskürzel stehen für:*

BE = Bellheim, OS = Osthofen; GE = Gensingen, WÖ = Wörth a. d. Isar, AI = Aiterhofen, BÖ = Börger, FÖ = Föhr und PE = Pellworm.

2. Zusammenhang zwischen individuellem Heterozygotiegrad und Körperkondition

Zur Berechnung wurde ein logistisches Regressionsmodell verwendet. Es wurden mögliche Zusammenhänge zwischen individuellem Heterozygotiegrad und den Faktoren Population, Jahr, Altersklasse, Geschlecht und Körperkondition getestet. Zur Bestimmung des individuellen Heterozygotiegrades wurde jeweils der Anteil der heterozygoten Mikrosatellitenloci, bezogen auf die auswertbaren Loci, berechnet. Die Körperkondition wurde mittels Fulton-Index K nach folgender Formel bestimmt:

$$K = \frac{M}{L^3}$$

M entspricht dem Körpergewicht, L der Körperlänge.

Es konnte mit meinen Daten kein signifikanter Zusammenhang zwischen individuellem Heterozygotiegrad und der individuellen Körperkondition nachgewiesen werden.

3. Parasitologie

Die in diesem Kapitel gezeigten Ergebnisse stellen die qualitativen und quantitativen Charakteristika der Parasitenfauna des Europäischen Feldhasen in den einzelnen Populationen und daran anschließend Einflussfaktoren auf Prävalenzen und Intensitäten in den einzelnen Populationen dar. Ich konnte nicht alle beim Europäischen Feldhasen potenziell parasitierenden Arten in meinen Proben nachweisen. Gefunden wurden folgende Arten:

Ektoparasiten:

- *Ixodes ricinus*

Einzellige Endoparasiten:

- *Eimeria europaea*
- *Eimeria robertsoni*
- *Eimeria semisculpta*
- *Eimeria townsendi*
- *Eimeria septemtrionales*
- *Eimeria leporis*
- *Eimeria hungarica*

Mehrzellige Endoparasiten:

- *Protostrongylus pulmonalis*
- *Graphidium strigosum*
- *Trichostrongylus retortaeformis*
- *Trichuris leporis*
- *Cittotaenia pectinata*
- *Taenia pisiformis*

Die Artbestimmung erfolgte an Hand morphologischer Merkmale. Detaillierte Angaben zu den Parasitenarten sind den nun folgenden Unterkapiteln zu entnehmen.

3.1 Äußere Untersuchung und Ektoparasiten

Die äußere, visuelle Untersuchung wurde bei 588 Feldhasen unmittelbar nach dem Schuss der Tiere durchgeführt. Bei einem Exemplar war die Linse des linken Auges eingetrübt. Die dieser Eintrübung zu Grunde liegende Ursache war leider nicht festzustellen. Bei keinem weiteren untersuchten Hasen konnten Missbildungen oder Verletzungen festgestellt werden, die nicht auf den Beschuss mit Schrot zurückzuführen gewesen wären.

Bei lediglich einem Individuum aus Bellheim wurden bei der Jagd am 3.10.2010 zwei weibliche, adulte Zecken der Art *Ixodes ricinus* gefunden. Alle anderen untersuchten Tiere waren nicht von Zecken parasitiert. Auf einen Nachweis anderer Ektoparasitenspezies musste auf Grund der ungünstigen zeitlichen Situation während der Treibjagden leider verzichtet werden.

3.2 Innere Untersuchung und Endoparasiten

Die inneren Organe wurden visuell auf eventuell vorhandene Veränderungen und Parasiten untersucht. Wenn spezielle parasitologische Verfahren zum Einsatz kamen, ist dies an der entsprechenden Stelle erwähnt. Zur detaillierten Durchführung, auch bezüglich der angewandten Verfahren, siehe bitte Material und Methoden.

3.3 Endoparasiten: Prävalenzen, Intensitäten und Einflussfaktoren

Prävalenzen sind in Prozent, Intensitäten in der Anzahl der gefundenen Individuen angegeben. Zur Berechnung der potenziellen Einflussfaktoren auf die Prävalenzen wurde für alle Parasitenarten jeweils ein logistisches Regressionsmodell verwendet. Es wurde zunächst der mögliche Einfluss der Faktoren Geschlecht, Altersklasse, Jahr, Population und Kalendertag, jeweils korrigiert um die anderen Faktoren, auf der Ebene der gesamten Stichprobe getestet. Falls darüber hinaus noch weitere Berechnungen durchgeführt wurden, ist dies an der betreffenden Stelle erwähnt. Im

III. Ergebnisse

Fälle der potenziellen Einflussfaktoren auf die Intensitäten ist direkt bei der jeweiligen Parasitenart das verwendete statistische Modell vermerkt.

3.3.1 Mehrzellige Endoparasiten

Der Nachweis mehrzelliger Endoparasiten erfolgte visuell. Die Artbestimmung gefundener Parasiten erfolgte an Hand morphologischer Merkmale. Von mir wurden in allen Fällen komplette Organe untersucht, auch der gesamte Darmtrakt inklusive Darminhalt. Bei den Pellwormer Tieren wurde jeweils nur 10 % des Darminhaltes von Annika Posautz und Team ausgewertet; die Anzahl der gefundenen Parasiten wurde auf 100 % hochgerechnet. Außerdem wurden bei den Pellwormer Tieren nicht für alle potenziell parasitierenden Arten Daten erhoben. Dies ist bei der betroffenen Parasitenart vermerkt.

3.3.1.1 Trematoda

Pro Tier wurde 1 Gramm Kot mittels Sedimentationsverfahrens untersucht. Die Proben wurden zur Auswertung mit 1 %iger Methylenblaulösung angefärbt. Insgesamt kam Kot von 588 Individuen aus den Revieren Bellheim, Osthofen, Gensingen, Wörth a. d. I., Aiterhofen, Börger und Föhr zur Untersuchung. Bei den Pellwormer Tieren wurde diese Untersuchung aus logistischen Gründen von Annika Posautz und Team nicht durchgeführt. In keiner der von mir untersuchten Proben konnten Trematodeneier nachgewiesen werden. Außerdem fanden sich in den von mir parallel zu den durchgeführten Kotuntersuchungen seziierten 588 Lebern keine adulten Trematoden. Die Prävalenzen betragen demnach 0 %; Befallsintensitäten lagen ebenfalls bei null. Potenzielle Einflussfaktoren auf Prävalenzen und Intensitäten konnten aus diesem Grund nicht berechnet werden.

3.3.1.2 *Protostrongylus pulmonalis*

Es wurden insgesamt Lungen von 698 Wirten visuell untersucht. Aus diesen wurden adulte Parasiten entnommen. Über Prävalenzen und Intensitäten von Larven dieses Parasiten kann aus methodischen Gründen keine Aussage getroffen werden, denn hierfür hätten die Lungen anstelle des Einfrierens innerhalb sehr kurzer Zeit mittels Larvenauswanderungsverfahrens untersucht werden müssen.

Für *P. pulmonalis* ergaben sich bezüglich Prävalenzen (Tab. 30) und Intensitäten (Tab. 31) revierbezogene Unterschiede. In den Populationen Bellheim, Osthofen, Gensingen, Föhr und Pellworm war der Lungenwurm nicht vorhanden. In den zwei untersuchten Gebieten in Bayern, Wörth a. d. I. und Aiterhofen, sowie im niedersächsischen Börger war der Parasit detektierbar (Tab. 30). In Wörth a. d. I. fanden sich die höchsten Intensitäten von *P. pulmonalis*. Hier wurden maximal 620 adulte Würmer in einer Feldhasenlunge gefunden. In Aiterhofen betrug die maximale Befallsintensität 42 Parasiten; in Börger fiel diese mit 17 Würmern am geringsten aus (Tab. 31). Diese revierbezogenen Unterschiede bezüglich der Prävalenzen und Intensitäten waren signifikant. Auf der Ebene der Gesamtstichprobe ergab sich für *P. pulmonalis* ein signifikanter Einfluss der Population ($p = 0,004$) auf die Prävalenz des Parasiten. Die Berechnungen zu den Einflussfaktoren auf die Intensitäten beziehen sich auf die Populationen, in denen *P. pulmonalis* nachgewiesen wurde, also die Populationen Wörth a. d. I., Aiterhofen und Börger. Es wurde ein Generalized Least Squares Model zur Berechnung herangezogen. Im Ausgangsmodell wurden mögliche Einflüsse der Faktoren Jahr, Population, Altersklasse, Geschlecht und Körperkondition getestet.

Im wahrscheinlichsten Modell (AIC 308,2022) mit den Faktoren Altersklasse, Geschlecht und Population, jeweils korrigiert für mögliche Einflüsse der gewählten Faktoren, ergab sich ein signifikanter Einfluss der Population ($F_{2,94} = 8,6261$, $p = 0,0004$) auf die Infektionsintensität. Der Scheffé-Test ergab signifikante Unterschiede in der Befallsintensität zwischen den Populationen Wörth a. d. I. und Aiterhofen ($p = 0,001$). Zwischen den Populationen Wörth a. d. I. und Börger sowie Börger und Aiterhofen waren keine signifikanten Unterschiede in den Befallsintensitäten festzustellen.

III. Ergebnisse

Prävalenzen

Population	<i>P. pulmonalis</i> Prävalenz [%]	N
BE	0	49
OS	0	19
GE	0	64
WÖ	57,0	86
AI	30,8	143
BÖ	25,0	24
FÖ	0	203
PE	0	110

Tab. 30: P. pulmonalis Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben.

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	0	0	0	0	0
OS	0	0	0	0	0
GE	0	0	0	0	0
WÖ	1	620	45,20	14	49
AI	1	42	9,30	7	44
BÖ	2	17	7,33	6	6
FÖ	0	0	0	0	0
PE	0	0	0	0	0

Tab. 31: P. pulmonalis Intensitäten in den untersuchten Populationen. Die Intensitäten rangierten zwischen 0 und 620 Parasiten in den untersuchten Wirten.

3.3.1.3 *Graphidium strigosum*

Insgesamt wurden Mägen von 698 Feldhasen auf Magenwurmbefall untersucht. Auch für *G. strigosum* ergaben sich regionale Prävalenz- und Intensitätsunterschiede (Tab. 32 und Tab. 33). In den beiden bayrischen Revieren Wörth a. d. I. und Aiterhofen sowie auf den Inseln Föhr und Pellworm war der rote Magenwurm nicht nachweisbar; in den anderen Revieren war er vorhanden, wobei die höchste Prävalenz im Revier Börger mit 83,3 % gefolgt von Gensingen mit 71,9 % nachzuweisen war. In Bellheim und Osthofen fielen die Prävalenzen mit 12,2 % und 15,8 % deutlich geringer aus (Tab. 32).

Im Gensinger Revier erreichte dieser Parasit mit maximal 108 Würmern die höchste Intensität; in Börger waren es maximal 105 Magenwürmer. In Osthofener Feldhasen wurden maximal 25 Parasiten gefunden, in Tieren aus der Bellheimer Population maximal vier (Tab. 33).

Auch für *G. strigosum* waren die populationsspezifischen Prävalenz- und Intensitätsunterschiede signifikant. Auf der Ebene der gesamten Stichprobe ergab sich ein signifikanter Einfluss der Population ($p = 0,025$) auf die Parasitenprävalenz. Für die Detektion potenzieller signifikanter Einflussfaktoren auf die Intensitäten wurden nur die Populationen zur Berechnung herangezogen, in denen der Parasit nachgewiesen wurde.

Getestet wurden folgende Einflüsse:

- Konditionsfaktor
- Population
- Geschlecht
- Altersklasse
- Jahr

III. Ergebnisse

Darüber hinaus wurden folgende Interaktionen von Einflussfaktoren getestet:

- Population / Geschlecht
- Population / Altersklasse
- Geschlecht / Altersklasse
- Population / Geschlecht / Altersklasse
- Population / Jahr
- Geschlecht / Jahr / Population
- Geschlecht / Jahr
- Altersklasse / Jahr
- Population / Altersklasse / Jahr
- Geschlecht / Altersklasse / Jahr
- Population / Geschlecht / Altersklasse / Jahr

Das verwendete Model war ein General Linear Model. Auch hier zeigte sich ein signifikanter Einfluss der Population auf die Befallsintensität ($F_{3,75} = 3,588$, $p = 0,020$).

Prävalenzen

Population	<i>G. strigosum</i> Prävalenz [%]	N
BE	12,2	49
OS	15,8	19
GE	71,9	64
WÖ	0	86
AI	0	143
BÖ	83,3	24
FÖ	0	203
PE	0	110

Tab. 32: *G. strigosum* Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben.

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	2	4	2,67	2,67	6
OS	1	25	17,75	17,75	4
GE	1	108	13,17	13,17	46
WÖ	0	0	0	0	0
AI	0	0	0	0	0
BÖ	1	105	28,40	28,40	20
FÖ	0	0	0	0	0
PE	0	0	0	0	0

Tab. 33: *G. strigosum* Intensitäten in den untersuchten Populationen. Die Befallsintensitäten lagen zwischen 0 und 108 Magenwürmern in den befallenen Wirten.

3.3.1.4 *Trichostrongylus retortaeformis*

Es wurden Därme von 698 Wirten visuell auf *T. retortaeformis* Befall untersucht. Der Parasit war fast ausnahmslos nicht vorhanden. Bei von ihm befallenen Individuen fanden sich die Parasiten hauptsächlich im Dünndarm und im Blinddarm. Lediglich in den Revieren Bellheim, Gensingen und Pellworm konnte *T. retortaeformis* mit 8,2 %, 3,1 % und 94,4 % Prävalenz detektiert werden (Tab. 34). Bei den Pellwormer Tieren fanden sich neben der höchsten Prävalenz auch die höchsten Intensitäten mit maximal 9430 Würmern. Die Intensitäten der Pellwormer Population wurden aus 1/10 untersuchtem Darminhalt auf 100 % Darminhalt hochgerechnet. In Bellheim betrug die maximale Infektionsintensität 102 Würmer, in Gensingen 83 Parasiten (Tab. 35).

III. Ergebnisse

Für die Prävalenz von *T. retortaeformis* war ebenfalls ein signifikanter Einfluss der Population ($p < 0,0005$) in der Gesamtstichprobe zu verzeichnen. Ein Vergleich der *T. retortaeformis* Prävalenzen der beiden Insepopulationen mittels Chi-Quadrat-Test ergab, dass sich beide Insepopulationen signifikant ($p < 0,0005$) voneinander unterschieden. Auf Föhr betrug die Prävalenz 0 %, auf Pellworm 94,4 %. Auf die Berechnung möglicher Einflussfaktoren auf die Intensität musste wegen zu geringer positiver Stichprobenmenge verzichtet werden.

Prävalenzen

Population	<i>T. retortaeformis</i> Prävalenz [%]	N
BE	8,2	49
OS	0	19
GE	3,1	64
WÖ	0	86
AI	0	143
BÖ	0	24
FÖ	0	203
PE	94,4	108

Tab. 34: T. retortaeformis Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben.

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	52	102	72,25	67,5	4
OS	0	0	0	0	0
GE	76	83	79,50	79,5	2
WÖ	0	0	0	0	0
AI	0	0	0	0	0
BÖ	0	0	0	0	0
FÖ	0	0	0	0	0
PE	100	9430	1382,82	480,0	102

Tab. 35: T. retortaeformis Intensitäten in den untersuchten Wirtstieren. Die Befallsintensitäten rangierten zwischen 0 und 9430 Parasiten. Die Intensitäten der Pellwormer Population wurden aus 1/10 untersuchtem Darminhalt auf 100 % Darminhalt hochgerechnet.

3.3.1.5 Trichuris leporis

Es wurden 588 Wirtsdärme visuell auf *T. leporis* Befall untersucht. In den meisten Fällen war der Parasit im Blinddarm lokalisiert; vereinzelt waren auch Würmer im Enddarm nachzuweisen. Der Parasit war im ganzen süddeutschen Raum vertreten. In Börger und auf Föhr war er nicht nachweisbar; auf Pellworm wurden zu seinem eventuellen Vorkommen keine Daten erhoben (*Tab. 37*).

Die höchsten Intensitäten lagen bei Hasen aus Gensingen vor. Hier betrug die maximale Befallsintensität 105 Würmer, gefolgt von Aiterhofen mit maximal 54 Würmern, Osthofen und Wörth a. d. I. mit jeweils maximal 22 Würmern und Bellheim mit maximal 21 Würmern (*Tab. 38*).

III. Ergebnisse

Für *T. leporis* wurde auf der Ebene der gesamten Stichprobe ein signifikanter Einfluss des Jahres ($p = 0,018$) auf die Prävalenz des Parasiten detektiert. Daraufhin wurden die jeweils jahresspezifischen Prävalenzen für die einzelnen Populationen ermittelt, um festzustellen, ob ein konkordantes Muster erkennbar ist. Dies war allerdings nur partiell der Fall. Sowohl in Bellheim als auch in Gensingen und Osthofen war die Prävalenz des Parasiten 2010 höher als 2009. Im Jahr 2009 betrug die *T. leporis* Prävalenz in Bellheim 38,2 %, in Gensingen 33,3 % und in Wörth a. d. I. 44,1 %. Im Beprobungsjahr 2010 war sie in Bellheim auf 42,9 %, in Gensingen auf 56,7 % und in Wörth a. d. I. auf 45,8 % angestiegen. Im Jahr 2011 fiel diese Prävalenz in Bellheim mit nur noch 12,5 % im Vergleich zu 42,9 % in 2010 deutlich geringer aus. In Gensingen war nur ein leichter Abfall, auf 54,5 % zu verzeichnen und in Wörth a. d. I. kam es sogar zu einem Anstieg auf 71,4 %. Für die anderen Populationen lagen leider keine Daten aus allen drei Jahren vor. In Osthofen wurde die Jagd auf Grund zu geringen Feldhasenvorkommens nach 2009 eingestellt und in Aiterhofen wurde im Jahr 2010 wegen Krankheit des Jagdpächters keine Jagd durchgeführt. Börger und Föhr konnten erst ab dem Jahr 2010 als Reviere, in denen beprobt werden durfte, hinzugewonnen werden (Tab. 36).

Außerdem ließ sich für diesen Parasiten auf Einzelpopulationsebene mittels logistischem Regressionsmodell ein signifikanter Einfluss des Geschlechts auf seine Prävalenz in der Population Gensingen ($p = 0,008$), korrigiert und getestet für die Faktoren Altersklasse, Jahr und Kalendertag, feststellen. Die Berechnung auf Einzelpopulationsebene wurde durchgeführt, da sich im Modell auf Ebene der gesamten Stichprobe ein möglicher Einfluss des Geschlechts abzeichnete, allerdings ohne signifikant zu sein ($p = 0,054$). Diese Beobachtung des signifikanten Einflusses des Geschlechts ($p = 0,013$) auf die Prävalenz in der Population Gensingen bestätigte sich bei erneuter Verwendung eines logistischen Regressionsmodells mit nunmehr nur den Faktoren Altersklasse und Geschlecht. In Gensingen ergab sich mit 37,8 % eine signifikant ($p = 0,008$) geringere Prävalenz bei den weiblichen Tieren als bei den männlichen Tieren mit 70,4 %.

III. Ergebnisse

Population	Prävalenz 2009 [%]	Prävalenz 2010 [%]	Prävalenz 2011 [%]
BE	38,2	42,9	12,5
OS	15,8	*	*
GE	33,3	56,7	54,5
WÖ	44,1	45,8	71,4
AI	45,8	*	58,9
BÖ	*	0	0
FÖ	*	0	0
PE	*	*	*

*Tab. 36: Jahres-Prävalenzen von T. leporis für jede Population. Ein konkordantes Muster bezüglich der Prävalenzen ist nur teilweise zu erkennen. In den Populationen Bellheim, Gensingen und Wörth a. d. I. kam es im Jahr 2010 im Vergleich zu 2009 zu einem Prävalenzanstieg. Im Jahr 2011 war dann für das Bellheimer Revier ein deutlicher Abfall der Prävalenz auf 12,5 % zu verzeichnen. Auch im Gensinger Revier fiel die Prävalenz des Parasiten geringer aus, allerdings war diese nur um 2,2 % niedriger als im Vorjahr. Im Revier in Wörth a. d. I. wurde 2011 eine auf 71,4 % angestiegene Prävalenz detektiert. * In diesen Populationen wurden in den betreffenden Jahren keine Daten erhoben.*

Zur Ermittlung potenzieller signifikanter Einflussfaktoren auf die Befallsintensitäten wurde ein Generalized Least Squares Model angesetzt. Im Ausgangsmodell wurden mögliche Einflüsse der Faktoren Jahr, Population, Altersklasse, Geschlecht und Körperkondition getestet.

Im besten Modell (AIC 496,4613) mit den Faktoren Geschlecht, Population und Konditionsfaktor zeigten sich signifikante Einflüsse von Population ($F_{4,170} = 5,0705$, $p = 0,0034$) und Körperkondition ($F_{1,170} = 4,2661$, $p = 0,0404$) auf die Befallsintensität. Zur Körperkondition siehe bitte Abschnitt 5 der Ergebnisse. Mit diesem Modellansatz konnte kein signifikanter Einfluss des Geschlechts auf die Befallsintensität nachgewiesen werden.

III. Ergebnisse

Prävalenzen

Population	<i>T. leporis</i> Prävalenz [%]	N
BE	34,7	49
OS	15,8	19
GE	51,6	64
WÖ	53,5	86
AI	54,5	143
BÖ	0	24
FÖ	0	203
PE	*	*

Tab. 37: *T. leporis* Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben.* In dieser Population wurden hierzu keine Daten erhoben.

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	1	21	7,94	5,0	17
OS	1	22	11,33	11,0	3
GE	1	105	15,15	7,0	33
WÖ	1	22	4,96	3,5	46
AI	1	54	7,23	5,0	78
BÖ	0	0	0	0	0
FÖ	0	0	0	0	0
PE	*1	*1	*1	*1	*1

Tab. 38: *T. leporis* Intensitäten: Die Befallsintensitäten lagen zwischen 0 und 54 Würmern in den untersuchten Wirten. *¹ Für diesen Parasiten wurden in dieser Population keine Daten erhoben.

3.3.1.6 *Cittotaenia pectinata*

Es wurden insgesamt 698 Därme von Europäischen Feldhasen visuell untersucht. Der Parasit war ausnahmslos im Dünndarm lokalisiert. Die Parasitenart wurde in vier Revieren – Gensingen, Wörth a. d. I., Börger und Föhr – nachgewiesen. Die Prävalenzen betragen 1,6 % in Gensingen, 2,3 % in Wörth a. d. I., 12,5 % in Börger und 6,9 % auf Föhr (Tab. 39) Die höchste Befallsintensität wurde mit 18 Bandwürmern in einem Individuum von der Insel Föhr gefunden. In Gensingen und Wörth a. d. I. betrug die maximale Befallsintensität jeweils nur ein Exemplar des Parasiten, in Börger maximal zwei (Tab. 40).

Für *C. pectinata* wurden auf der Ebene der gesamten Stichprobe keinerlei signifikante Einflüsse auf die Prävalenz gefunden; auf die Berechnung der möglichen Einflussfaktoren auf die Befallsintensitäten wurde wegen zu geringer positiver Stichprobenmenge verzichtet.

Prävalenzen

Population	<i>C. pectinata</i> Prävalenz [%]	N
BE	0	49
OS	0	19
GE	1,6	64
WÖ	2,3	86
AI	0	143
BÖ	12,5	24
FÖ	6,9	203
PE	0	110

Tab. 39: *C. pectinata* Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben.

III. Ergebnisse

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	0	0	0	0	0
OS	0	0	0	0	0
GE	1	1	1	1	1
WÖ	1	1	1	1	2
AI	0	0	0	0	0
BÖ	1	2	1,33	1,0	3
FÖ	1	18	5,57	3,0	14
PE	0	0	0	0	0

Tab. 40: *C. pectinata* Intensitäten rangierten zwischen 0 und 18 Bandwürmern in den untersuchten Feldhasen.

3.3.1.7 *Taenia pisiformis*

Es wurden 698 Wirte untersucht. Feldhasen mit Zystizerkoiden von *T. pisiformis* wurden aber nur auf der Insel Pellworm mit einer Prävalenz von 7,3 % gefunden. Diese Entdeckung wurde von Annika Posautz und Team gemacht. In allen anderen Revieren waren die Befunde negativ; ich konnte bei keinem von mir untersuchten Tier Bandwurmzysten nachweisen (Tab. 41). Für *T. pisiformis* wurden keine Intensitätswerte erhoben.

Für diesen Parasiten wurde getestet, ob sich die Prävalenzen zwischen den beiden Inselpopulationen signifikant voneinander unterschieden. Die anderen Populationen – in denen der Parasit nicht vorkam – wurden hierbei nicht berücksichtigt. Es zeigte sich, dass die Prävalenz mit 7,3 % auf Pellworm im Vergleich zu 0 % auf Föhr signifikant ($p < 0,0005$) höher war.

III. Ergebnisse

Außerdem zeigte sich, dass sich die Prävalenzen für *T. pisiformis* auf Pellworm in den Jahren 2010 und 2011 nicht signifikant voneinander unterschieden. Da für diesen Parasiten methodisch bedingt keine Intensitätswerte erhoben wurden, konnten keine Berechnungen zu den potenziellen Einflussfaktoren auf die Befallsintensität durchgeführt werden.

Prävalenzen

Population	<i>T. pisiformis</i> Prävalenz [%]	N
BE	0	49
OS	0	19
GE	0	64
WÖ	0	86
AI	0	143
BÖ	0	24
FÖ	0	203
PE	7,3	110

Tab. 41: *T. pisiformis* Gesamt Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben.

3.3.2 Einzellige Endoparasiten

Es konnten Feldhasen-spezifische Vertreter der Gattung *Eimeria* nachgewiesen werden. Dieser Nachweis erfolgte sowohl qualitativ als auch quantitativ mittels des auf dem Flotationsprinzip beruhenden McMaster-Verfahren. Für die Pellwormer Population liegen keine artspezifischen Daten vor, sondern lediglich Prävalenzen und Intensitäten bezogen auf die Gattung *Eimeria*. Aus diesem Grund fehlen die Daten der Pellwormer Population bei den artspezifischen Auswertungen. Die artspezifischen Auswertungen beziehen sich auf 588 untersuchte Wirte, die Auswertungen zu *Eimeria* spp. auf 680 Wirte; hier inklusive der Pellwormer Daten.

3.3.2.1 *Eimeria europaea*

E. europaea war in allen auf diese Spezies untersuchten Populationen vorhanden. Die Prävalenz war mit 45,8 % in Börger am höchsten, gefolgt von Gensingen mit 42,2 %, Osthofen mit 36,8 %, Wörth a. d. I. mit 24,4 %, Föhr mit 22,7 %, Bellheim mit 16,3 % und Aiterhofen mit 11,2 % (Tab. 42).

Die höchste Befallsintensität wurde mit 14000 *E. europaea* Oozysten pro Gramm Kot in Gensingen detektiert. In Börger betrug die maximale Befallsintensität 7800, in Wörth a. d. I. 6200 und in Osthofen 4000 *E. europaea* Oozysten pro Gramm Kot. Auf der Insel Föhr wurden maximale Befallsintensitäten von 3200 *E. europaea* Oozysten pro Gramm Kot nachgewiesen, in Aiterhofen maximal 3000 und in Bellheim nur 400 *E. europaea* Oozysten pro Gramm Kot (Tab. 43). Es ergaben sich signifikante Einflüsse der Population ($p < 0,0005$), des Jahres ($p < 0,0005$) und des Kalendertags ($p < 0,0005$) auf die Parasitenprävalenz auf der Ebene der gesamten Stichprobe.

Um festzustellen, welche Faktoren auf Einzelpopulationsebene die Parasitenprävalenzen beeinflussten, wurde dies für jede Population separat mittels logistischen Regressionsmodells und den Faktoren Jahr und Kalendertag, jeweils korrigiert um den anderen Faktor, berechnet. Für die Populationen Bellheim, Osthofen, Gensingen und Börger hatte weder der Kalendertag noch das Jahr einen signifikanten Einfluss auf die Parasitenprävalenz. In der Population Wörth a. d. I. hatte sowohl der Kalendertag ($p < 0,0005$) als auch das Jahr ($p < 0,0005$) signifikante Einflüsse auf die Prävalenz von *E. europaea*. Bei näherer Betrachtung der Prävalenzen in den einzelnen Jahren ergab sich im Jahr 2009 eine *E. europaea* Prävalenz von 5,9 %, gefolgt von einer stark angestiegenen Prävalenz im Jahr 2010 auf 66,7 %. Im Jahr 2011 betrug die Prävalenz dann wiederum nur 10,7 %. Betrachtet man die Änderungen der Prävalenzen mit den Kalendertagen, so ergab sich für den Kalendertag 343 eine Prävalenz von 10,7 %, für den Kalendertag 344 eine Prävalenz von 31,0 %. Die Prävalenz stieg also mit dem Kalendertag an. Für die Population aus Aiterhofen hatte das Jahr ($p = 0,003$) einen signifikanten Einfluss auf die Prävalenz des Parasiten. Hier ergab sich im Jahr 2009 eine Prävalenz von 22,9 %, im Jahr 2011 eine Prävalenz von 5,3 %. Für die Population auf Föhr ergab sich sowohl ein signifikanter Einfluss des Jahres ($p < 0,0005$) als auch des Kalendertags

III. Ergebnisse

($p = 0,045$) auf die Prävalenz. Im Jahr 2010 lag die Prävalenz bei 73,5 %, im Jahr 2011 nur noch bei 6,5 %. Die Prävalenz steigt mit zunehmendem Kalendertag von 3,1 % Prävalenz an Kalendertag 301 über 8,7 % an Kalendertag 336 auf 76,6 % an Kalendertag 337.

Prävalenzen

Population	<i>E. europaea</i> Prävalenz [%]	N
BE	16,3	49
OS	36,8	19
GE	42,2	64
WÖ	24,4	86
AI	11,2	143
BÖ	45,8	24
FÖ	22,7	203
PE	*	*

*Tab. 42: E. europaea Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben. * In dieser Population wurden hierzu keine Daten erhoben.*

III. Ergebnisse

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	200	400	275,00	200,0	8
OS	200	4000	942,86	400,0	7
GE	200	14000	1829,63	600,0	27
WÖ	200	6200	1585,71	600,0	21
AI	200	3000	637,50	300,0	16
BÖ	200	7800	2272,73	1200,0	11
FÖ	200	3200	1043,48	800,0	46
PE	*1	*1	*1	*1	*1

Tab. 43: *E. europaea* Intensitäten. *¹ In dieser Population wurden zum Vorkommen des Parasiten keine Daten erhoben, sondern lediglich die „*Eimeria* spp. Gesamt“ Intensität ermittelt.

3.3.2.2 *Eimeria robertsoni*

Auch *E. robertsoni* war in allen untersuchten Populationen nachweisbar, auf Föhr mit der höchsten Prävalenz von 64,5 %, gefolgt von Wörth a. d. I. mit 55,8 %, Bellheim mit 55,1 %, Osthofen mit 52,6 %, Aiterhofen mit 49,0 %, Gensingen mit 48,4 % und schließlich Börger mit 41,7 % (Tab. 45).

Die höchste Befallsintensität fand sich in Aiterhofen mit 178000 *E. robertsoni* Oozysten pro Gramm Kot. Auf Föhr betrug die maximale Befallsintensität 15600 *E. robertsoni* Oozysten pro Gramm Kot, in Gensingen 10600, in Börger 6400, in Wörth a. d. I. 6200, in Bellheim 2600 und in Osthofen 2000 *E. robertsoni* Oozysten pro Gramm Kot (Tab. 46).

III. Ergebnisse

Für die Prävalenz von *E. robertsoni* wurden signifikante Einflüsse der Population ($p = 0,005$) und des Jahres ($p < 0,0005$) in der Gesamtstichprobe detektiert. Um festzustellen, wie sich der Effekt des Jahres auf die Prävalenz in den einzelnen Populationen gestaltet, wurden die Prävalenzen der einzelnen Populationen nach Jahren gegliedert ermittelt (Tab. 44). Bei allen über mehrere Jahre beprobten Populationen zeigte sich ein Anstieg der Prävalenzen von 2009 auf 2011, bzw. von 2010 auf 2011.

Population	Prävalenz 2009 [%]	Prävalenz 2010 [%]	Prävalenz 2011 [%]
BE	47,1	42,9	100
OS	52,6	*	*
GE	41,7	43,3	59,1
WÖ	32,4	54,2	85,7
AI	20,8	*	63,2
BÖ	*	40,0	44,4
FÖ	*	51,0	68,8
PE	*	*	*

*Tab. 44: Jahres-Prävalenzen von E. robertsoni für jede Population. Die Prävalenzen stiegen in allen Populationen mit den Jahren an. * hier wurden in den betroffenen Jahren keine Daten erhoben*

III. Ergebnisse

Prävalenzen

Population	<i>E. robertsoni</i> Prävalenz [%]	N
BE	55,1	49
OS	52,6	19
GE	48,4	64
WÖ	55,8	86
AI	49,0	143
BÖ	41,7	24
FÖ	64,5	203
PE	*	*

Tab. 45: *E. robertsoni* Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben. * In dieser Population wurden hierzu keine Daten erhoben.

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	200	2600	533,33	400,0	27
OS	200	2000	560,00	300,0	10
GE	200	10600	954,84	400,0	31
WÖ	200	6200	1387,50	600,0	48
AI	200	178000	1340,00	600,0	70
BÖ	200	6400	1500,00	400,0	10
FÖ	200	15600	1187,79	600,0	131
PE	*1	*1	*1	*1	*1

Tab. 46: *E. robertsoni* Intensitäten. *¹ In dieser Population wurden zum Vorkommen des Parasiten keine Daten erhoben, sondern lediglich die „*Eimeria* spp. Gesamt“ Intensität ermittelt.

3.3.2.3 *Eimeria semisculpta*

E. semisculpta war ebenfalls in allen Populationen vertreten. In der Osthofener Population wurde mit 78,9 % die höchste Prävalenz erreicht, in Wörth a. d. I. waren es 70,9 %, auf Föhr 60,6 %, in Börger 58,3 %, in Bellheim 57,1 %, in Gensingen 51,6 % und in Aiterhofen 42,0 % (Tab. 47).

Die höchste Befallsintensität fand sich mit 40200 *E. semisculpta* Oozysten pro Gramm Kot in einem Föhrer Feldhasen; bei einem Tier aus Osthofen wurden 11000 Oozysten pro Gramm Kot ermittelt. Die höchste Befallsintensität mit diesem Parasiten betrug im Revier Börger 6600, in Aiterhofen 5200 und in Wörth a. d. Isar 4200 Oozysten pro Gramm Kot. In Bellheim wurde lediglich eine maximale Befallsintensität von 2400 und in Gensingen von 1820 *E. semisculpta* Oozysten pro Gramm Kot nachgewiesen (Tab. 48).

Für *E. semisculpta* wurden signifikante Einflüsse der Population ($p < 0,0005$), des Jahres ($p < 0,0005$) und des Kalendertags ($p = 0,007$) auf die Parasitenprävalenz in der Gesamtstichprobe gefunden. Um einen Einblick zu bekommen, wie sich diese Einflüsse auf Einzelpopulationsebene gestalteten, wurde dies für jede Population separat erneut mittels eines logistischen Regressionsmodells und der Faktoren Jahr und Kalendertag geprüft, jeweils korrigiert um den anderen Faktor.

Für die Populationen Bellheim und Wörth a. d. I. ergaben sich keine signifikanten Einflüsse von Jahr und Kalendertag auf die Parasitenprävalenzen. Für die Population Osthofen kann keine Aussage gemacht werden, da hier nur ein Jahr und ein Kalendertag beprobt wurden. Für die Population aus Gensingen konnte ein signifikanter ($p < 0,0005$) Einfluss des Kalendertages auf die Prävalenz nachgewiesen werden. An Kalendertag 321 lag die Prävalenz bei 13,6 %, an Kalendertag 338 war sie auf 50,0 % angestiegen und an Kalendertag 344 war ein erneuter Anstieg auf 80,0 % zu verzeichnen.

III. Ergebnisse

Für die Population aus Aiterhofen konnte ein signifikanter ($p < 0,0005$) Einfluss des Jahres auf die Prävalenz festgestellt werden. Im Jahr 2009 betrug die Prävalenz 70,8 %, im Jahr 2011 nur noch 27,4 %. Auch in der Population aus Börger fand sich ein signifikanter ($p = 0,002$) Einfluss des Jahres auf die Parasitenprävalenz. Im Jahr 2010 betrug die Prävalenz 86,7 %; im Jahr 2011 lag sie nur noch bei 11,1 %. Auf Föhr zeigte sich ebenfalls ein signifikanter ($p = 0,001$) Einfluss des Jahres auf die Prävalenz. Hier betrug die Prävalenz im Jahr 2010 87,8 % und sank im darauf folgenden Jahr auf 51,9 %.

Prävalenzen

Population	<i>E. semisculpta</i> Prävalenz [%]	N
BE	57,1	49
OS	78,9	19
GE	51,6	64
WÖ	70,9	86
AI	42,0	143
BÖ	58,3	24
FÖ	60,6	203
PE	*	*

*Tab. 47: E. semisculpta Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben. * In dieser Population wurden hierzu keine Daten erhoben.*

III. Ergebnisse

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	200	2400	507,14	300,0	28
OS	200	11000	1613,33	600,0	15
GE	200	1820	2000,00	600,0	33
WÖ	200	4200	790,16	400,0	61
AI	200	5200	613,33	400,0	60
BÖ	200	6600	2471,43	1800,0	14
FÖ	200	40200	1541,46	600,0	123
PE	*1	*1	*1	*1	*1

*Tab. 48: E. semisculpta Intensitäten. *1 In dieser Population wurden zum Vorkommen des Parasiten keine Daten erhoben, sondern lediglich die „Eimeria spp. Gesamt“ Intensität ermittelt.*

3.3.2.4 *Eimeria townsendi*

E. townsendi war auch in allen Populationen vorhanden. Die höchste Prävalenz fand sich in der Osthofener Population mit 42,1 %, gefolgt von Börger mit 41,7 %, Gensingen mit 40,6 % und Wörth a. d. I mit 33,7 %. Auf Föhr betrug die Prävalenz 29,1 %, in Aiterhofen 20,3 % und in Bellheim nur 10,2 % (Tab. 49).

Die höchste maximale Befallsintensität lag mit 10200 *E. townsendi* Oozysten pro Gramm Kot in Gensingen vor. Mit einer um mehr als die Hälfte reduzierten maximalen Befallsintensität folgte das Revier Wörth a. d. I. mit 4200 Oozysten pro Gramm Kot; in Osthofen lag die maximale Befallsintensität bei 3800. Die weiteren Befallsintensitäten rangierten in Börger bei 3400, auf Föhr bei 3200 und in Aiterhofen bei 2800 Oozysten pro Gramm Kot. Die niedrigste maximale Befallsintensität wurde bei einem Bellheimer Tier detektiert, mit lediglich maximal 600 *E. townsendi* Oozysten pro Gramm Kot (Tab. 50).

Für die Prävalenz von *E. townsendi* ergaben sich in der Gesamtstichprobe signifikante Einflüsse der Population ($p < 0,0005$) und des Kalendertages ($p = 0,001$). Zur Ermittlung, wie sich diese Einflüsse auf Einzelpopulationsebene gestalten, wurde dies für jede Population separat mittels eines logistischen Regressionsmodells und der Faktoren Jahr und Kalendertag, jeweils korrigiert um den anderen Faktor, geprüft.

Hier ergab sich nur für die Population von Föhr ein signifikanter ($p = 0,001$) Einfluss des Kalendertages auf die Prävalenz. Diese betrug an Kalendertag 301 12,5 %, an Kalendertag 336 20,7 % und an Kalendertag 337 68,1 %. Die Prävalenzen stiegen also mit späterem Kalendertag.

III. Ergebnisse

Prävalenzen

Population	<i>E. townsendi</i> Prävalenz [%]	N
BE	10,2	49
OS	42,1	19
GE	40,6	64
WÖ	33,7	86
AI	20,3	143
BÖ	41,7	24
FÖ	29,1	203
PE	*	*

Tab. 49: *E. townsendi* Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben. * In dieser Population wurden hierzu keine Daten erhoben.

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	200	600	360,00	400,0	5
OS	400	3800	1225,00	700,0	8
GE	200	10200	1553,85	400,0	26
WÖ	200	4200	1048,28	400,0	29
AI	200	2800	468,97	200,0	29
BÖ	200	3400	1360,00	700,0	10
FÖ	200	3200	745,76	400,0	59
PE	*1	*1	*1	*1	*1

Tab. 50: *E. townsendi* Intensitäten. *¹ In dieser Population wurden zum Vorkommen des Parasiten keine Daten erhoben, sondern lediglich die „*Eimeria* spp. Gesamt“ Intensität ermittelt.

3.3.2.5 *Eimeria septemtrionales*

E. septemtrionales war im Vergleich zu den bisher angesprochenen *Eimeria* Arten in deutlich geringeren Prävalenzen zu finden und auch nicht in allen Populationen nachweisbar. Die höchste Prävalenz fand sich auf der Insel Föhr mit 5,4 % gefolgt von Osthofen mit 5,3 % und Aiterhofen mit 4,9 %. In den Revieren Gensingen und Wörth a. d. I. betrug die Prävalenz jeweils 4,7 %, in der Bellheimer Population nur 2 % und in Börger war der Parasit nicht nachweisbar (Tab. 51).

Auch die Befallsintensitäten waren vergleichsweise gering. Die maximale Befallsintensität fand sich in einem Tier von der Insel Föhr. Bei diesem Hasen wurden 3000 *E. septemtrionales* Oozysten pro Gramm Kot gezählt. Bei einem Feldhasen aus Gensingen waren es 2400, gefolgt von einem Individuum aus Wörth a. d. I. mit 1000, einem Aiterhofener Hasen mit 400 und Tieren aus Bellheim und Osthofen mit je 200 *E. septemtrionales* Oozysten pro Gramm Kot (Tab. 52). Für die Prävalenz von *E. septemtrionales* ergaben sich keine signifikanten Einflüsse auf der Ebene der Gesamtstichprobe.

Prävalenzen

Population	<i>E. septemtrionales</i> Prävalenz [%]	N
BE	2,0	49
OS	5,3	19
GE	4,7	64
WÖ	4,7	86
AI	4,9	143
BÖ	0	24
FÖ	5,4	203
PE	*	*

Tab. 51: *E. septemtrionales* Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben. * In dieser Population wurden hierzu keine Daten erhoben.

III. Ergebnisse

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	200	200	200,00	200,0	1
OS	200	200	200,00	200,0	1
GE	200	2400	933,33	200,0	3
WÖ	200	1000	450,00	300,0	4
AI	200	400	285,71	200,0	7
BÖ	0	0	0	0	0
FÖ	200	3000	581,82	400,0	11
PE	*1	*1	*1	*1	*1

Tab. 52: *E. septemtrionales* Intensitäten. *¹ In dieser Population wurden zum Vorkommen des Parasiten keine Daten erhoben, sondern lediglich die „Eimeria spp. Gesamt“ Intensität ermittelt.

3.3.2.6 *Eimeria leporis*

E. leporis war in allen Populationen, aber mit sehr unterschiedlichen Prävalenzen, nachweisbar. Die höchsten Prävalenzen fanden sich in Börger mit 20,8 %, Wörth a. d. I. mit 15,1 % und Gensingen mit 14,1 %. Es folgte Föhr mit 10,8 % und Aiterhofen mit 8,4 %. In Osthofen und Bellheim betrug die Prävalenzen 5,3 % bzw. 2,0 % (Tab. 53).

Maximale Befallsintensitäten rangierten zwischen 3000 *E. leporis* Oozysten pro Gramm Kot in Wörth a. d. I., 1800 auf Föhr, 1600 in Aiterhofen, 800 in Gensingen, 600 in Börger, 400 in Bellheim und 200 *E. leporis* Oozysten pro Gramm Kot in Osthofen (Tab. 54). Es ließen keine signifikanten Einflüsse auf die Parasitenprävalenz auf der Ebene der Gesamtstichprobe ermitteln.

III. Ergebnisse

Prävalenzen

Population	<i>E. leporis</i> Prävalenz [%]	N
BE	2,0	49
OS	5,3	19
GE	14,1	64
WÖ	15,1	86
AI	8,4	143
BÖ	20,8	24
FÖ	10,8	203
PE	*	*

Tab. 53: *E. leporis* Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben. * In dieser Population wurden hierzu keine Daten erhoben.

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	400	400	400,00	400,0	1
OS	200	200	200,00	200,0	1
GE	200	800	288,89	200,0	9
WÖ	200	3000	676,92	400,0	13
AI	200	1600	583,33	400,0	12
BÖ	200	600	360,00	400,0	5
FÖ	200	1800	409,09	200,0	22
PE	*1	*1	*1	*1	*1

Tab. 54: *E. leporis* Intensitäten. *¹ In dieser Population wurden zum Vorkommen des Parasiten keine Daten erhoben, sondern lediglich die „*Eimeria* spp. Gesamt“ Intensität ermittelt.

3.3.2.7 Eimeria hungarica

E. hungarica war nur vereinzelt und mit niedrigen Prävalenzen vertreten, nämlich in den Populationen Wörth a. d. I. mit 4,7 %, Bellheim mit 2,0 % und auf Föhr mit 1,5 % (Tab. 55). Die maximalen Befallsintensitäten waren ebenfalls sehr niedrig. Sie lagen zwischen 1000 *E. hungarica* Oozysten pro Gramm Kot in Bellheim, 600 in Wörth a. d. I. und 200 auf Föhr (Tab. 56).

Auch für *E. hungarica* wurden keine signifikanten Einflüsse auf die Prävalenz des Parasiten auf der Ebene der Gesamtstichprobe detektiert.

Prävalenzen

Population	<i>E. hungarica</i> Prävalenz [%]	N
BE	2,0	49
OS	0	19
GE	0	64
WÖ	4,7	86
AI	0	143
BÖ	0	24
FÖ	1,5	203
PE	*	*

Tab. 55: *E. hungarica* Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben. * In dieser Population wurden hierzu keine Daten erhoben.

III. Ergebnisse

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	1000	1000	1000,00	1000,0	1
OS	0	0	0	0	0
GE	0	0	0	0	0
WÖ	200	600	350,00	300,0	4
AI	0	0	0	0	0
BÖ	0	0	0	0	0
FÖ	200	200	200,00	200,0	3
PE	*1	*1	*1	*1	*1

Tab. 56: *E. hungarica* Intensitäten. *¹ In dieser Population wurden zum Vorkommen des Parasiten keine Daten erhoben, sondern lediglich die „*Eimeria* spp. Gesamt“ Intensität ermittelt.

3.3.2.8 „*Eimeria* spp. Gesamt“

Sowohl Prävalenzen als auch Intensitäten von „*Eimeria* spp. Gesamt“ wurden durch Addition der artspezifischen Daten generiert. Für die Pellwormer Population wurden grundsätzlich nur Daten für *Eimeria* spp. ermittelt.

In allen Populationen waren Parasiten der Gattung *Eimeria* mit mindestens 70,8 % Prävalenz nachweisbar. In der Bellheimer Population war die Prävalenz mit 89,8 % am höchsten; es folgen Osthofen mit 89,5 %, Wörth a. d. Isar mit 88,4 % und Föhr mit 87,2 %. Auf Pellworm betrug die Prävalenz 82,9 %, in Gensingen 78,1 %, in Aiterhofen 74,8 % und in Börger 70,8 % (Tab. 57).

Die maximalen Befallsintensitäten lagen zwischen 100000 *Eimeria* spp. Oozysten pro Gramm Kot auf Pellworm, 40400 auf Föhr, 38600 in Gensingen, 23800 in Aiterhofen, 23200 in Börger, 20800 in Osthofen, 14600 in Wörth a. d. I. und 3400 *Eimeria* spp. Oozysten pro Gramm Kot in Bellheim (Tab. 58).

III. Ergebnisse

Prävalenzen

Population	„Eimeria spp. Gesamt“ Prävalenz [%]	N
BE	89,8	49
OS	89,5	19
GE	78,1	64
WÖ	88,4	86
AI	74,8	143
BÖ	70,8	24
FÖ	87,2	203
PE	82,9	92

Tab. 57: „Eimeria spp. Gesamt“ Prävalenzen in den untersuchten Populationen. N = Anzahl der infizierten Wirte; die Prävalenz ist in % bezogen auf die Gesamtzahl der untersuchten Individuen der jeweiligen Population angegeben.

Intensitäten

Population	Min.	Max.	Ø	Median	Anzahl der infizierten Tiere
BE	200	3400	777,27	400,0	44
OS	200	20800	2741,18	1000,0	17
GE	200	38600	3816,00	1000,0	50
WÖ	200	14600	2506,58	1000,0	76
AI	200	23800	1527,10	800,0	107
BÖ	200	23200	5294,12	3200,0	17
FÖ	200	40400	2560,45	1200,0	177
PE	200	100000	3801,64	1000,0	76

Tab. 58: „Eimeria spp. Gesamt“ Intensitäten.

III. Ergebnisse

Es ergaben sich signifikante Einflüsse auf die „*Eimeria spp.* Gesamt“ Prävalenzen von Population ($p < 0,001$) und Kalendertag ($p = 0,001$). Der Einfluss der Altersklasse war nicht signifikant ($p = 0,078$). In einem zweiten Modellansatz, ebenfalls ein logistisches Regressionsmodell, reduziert um die Faktoren Jahr und Geschlecht, war ebenfalls kein signifikanter Einfluss der Altersklassen detektierbar ($p = 0,052$).

Um die speziellen Einflussfaktoren auf die „*Eimeria spp.* Gesamt“ Prävalenz auf Einzelpopulationsebene zu beleuchten, wurde ein logistisches Regressionsmodell, separat für jede einzelne Population mit den Faktoren Altersklasse und Kalendertag, angesetzt. Für die Populationen aus Bellheim, Osthofen, Gensingen, Wörth a. d. I. und Aiterhofen ergaben sich keine signifikanten Effekte von Altersklasse und Kalendertag auf die Prävalenz.

In der Population aus Börger lag ein signifikanter Einfluss ($p = 0,041$) des Kalendertags auf die Prävalenz vor. Allerdings muss hierzu bemerkt werden, dass im Jahr 2010 an Kalendertag 308 und im Jahr 2011 an Kalendertag 315 bejagt wurde. Bei den beiden Inselpopulationen Föhr und Pellworm zeigt sich auf Föhr ein signifikanter ($p = 0,007$) Einfluss des Kalendertags auf die Prävalenz, gleiches gilt für Pellworm ($p = 0,014$).

Die anschließende statistische Betrachtung der „*Eimeria spp.* Gesamt“ Prävalenzen mittels logistischen Regressionsmodells, separat für jede einzelne Population nach Kalendertag aufgegliedert, ergab, dass insbesondere bei den beiden Inselpopulationen die „*Eimeria spp.* Gesamt“ Prävalenzen mit zunehmendem Kalendertag anstiegen (*Tab. 59*).

III. Ergebnisse

Population	Kalendertag	„ <i>Eimeria</i> spp. Gesamt“ Prävalenz [%]
	275	90,9
Bellheim	287	100
	290	92,3
	296	85,7
Osthofen	331	89,5
	321	63,6
Gensingen	338	83,3
	344	86,7
Wörth	343	89,3
	344	87,9
Aiterhofen	344	71,6
	345	81,3
Börger	308	86,7
	315	44,4
Föhr	301	78,1
	336	90,2
	337	93,6
Pellworm	273	72,3
	316	93,9

Tab. 59: „*Eimeria* spp. Gesamt“ Prävalenzen separat für jede Population nach Kalendertag aufgegliedert.

III. Ergebnisse

Ein direkter Vergleich der beiden Inselepopulationen Föhr und Pellworm im Hinblick auf ihre „*Eimeria spp.* Gesamt“ Prävalenz mittels logistischen Regressionsmodells ergab, dass sich beide Populationen nicht signifikant voneinander unterschieden.

Um potenzielle Einflussfaktoren auf die Befallsintensität zu ermitteln, wurde ein Generalized Least Squares Modell korrigiert für signifikant unterschiedliche Varianzen beim Faktor Jahr angesetzt. Im Ausgangsmodell wurden folgende mögliche Einflüsse auf die *Eimeria spp.* Gesamt Intensität in der Gesamtstichprobe getestet:

- Altersklasse
- Geschlecht
- Jahr
- Kalendertag
- Population
- Konditionsfaktor

sowie Interaktionen von

- Altersklasse / Geschlecht
- Population / Geschlecht
- Population / Altersklasse

Im besten Modell (AIC 1540,181) ergaben sich signifikante Einflüsse der Faktoren Jahr ($F_{1,478} = 10,65$, $p = 0,0012$), Kalendertag ($F_{1,478} = 20,60$, $p < 0,0001$), Population ($F_{6,478} = 7,14$, $p < 0,0001$) und Altersklasse ($F_{1,478} = 4,60$, $p = 0,0326$) auf die Befallsintensität. Der Scheffé-Test ergab signifikante Unterschiede in der Befallsintensität zwischen den Populationen Bellheim und Börger ($p = 0,008$) sowie zwischen den Populationen Bellheim und Föhr ($p = 0,033$). Zwischen allen anderen Populationen konnten keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Befallsintensität nachgewiesen werden.

Die Befallsintensitäten zeigten über die Jahre eine deutliche Variation. Vom Jahr 2009 ausgehend erfolgte ein Anstieg der Befallsintensität im Jahr 2010. Im Jahr 2011 fiel die Befallsintensität wieder geringer aus als im Jahr 2010, wobei im Jahr 2009 die geringste Befallsintensität vorlag.

III. Ergebnisse

Zur einfacheren Interpretation wurden die verschiedenen Kalendertage in zwei Sammelperioden, nämlich Früh- und Spätherbst unterteilt. Zur Kategorie Frühherbst wurden die Kalendertage 275 bis 308 (Anfang Oktober bis Mitte November) zusammengefasst, als Spätherbst die Kalendertage 315 bis 345 (ab Mitte November bis Mitte Dezember). Es gab nur von den beiden Inselrevieren Pellworm und Föhr Daten aus beiden Sammelperioden. Von der Bellheimer Population gab es nur Daten aus dem Frühherbst, von den Populationen Osthofen, Gensingen, Wörth a. d. I., Aiterhofen und Börger lagen nur Daten aus dem Spätherbst vor.

Es war eine geringere Befallsintensität im Frühherbst, vor allem in der Föhrer Population, zu beobachten (Abb. 23). Die Intensitätswerte der einzelnen gefundenen *Eimeria*-Arten wurden zur „*Eimeria* spp. Gesamt“ Intensität ($I_{E. \text{Gesamt}}$) addiert und anschließend transformiert, um eine Normalverteilung zu erhalten.

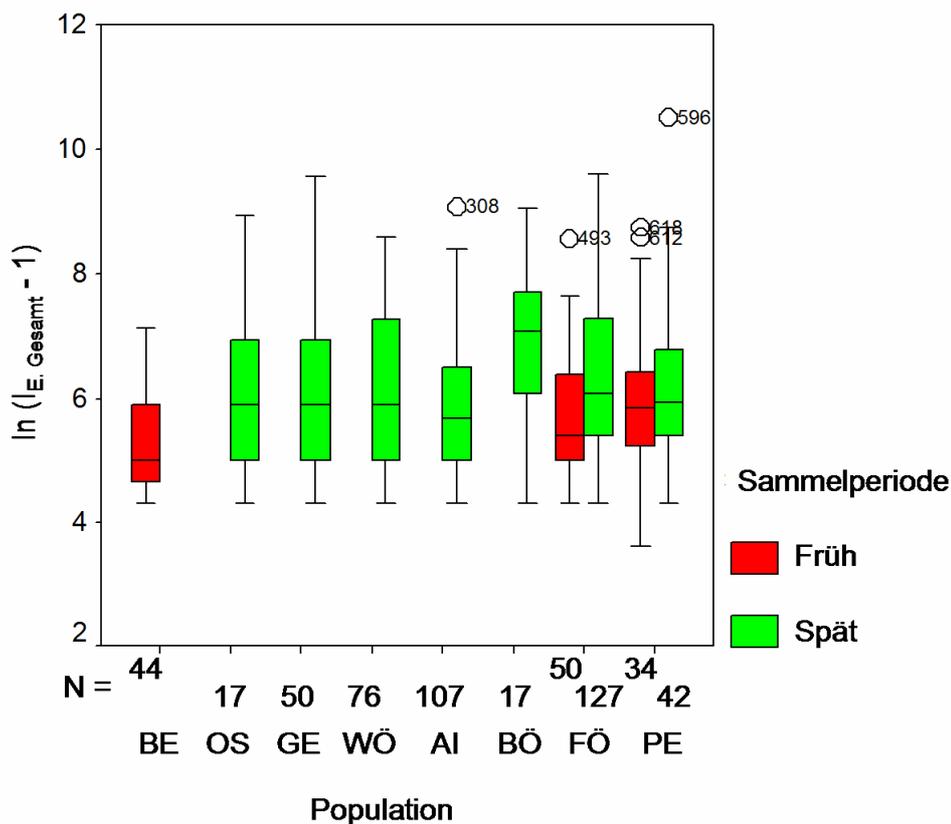


Abb. 23: Befallsintensitäten mit „*Eimeria* spp. Gesamt“ in den einzelnen Populationen. Aufgetragen sind die transformierten Befallsintensitäten auf der y-Achse eingeteilt in die Sammelperioden Früh- und Spätherbst in den einzelnen Populationen auf der x-Achse. Es zeigte sich eine geringere Befallsintensität im Frühherbst vor allem in der Föhrer Population.

III. Ergebnisse

In der Altersklasse der subadulten Tiere zeigte sich sowohl im Früh- als auch im Spätherbst eine höhere Befallsintensität als in der Altersklasse der adulten Tiere auf der Ebene der Gesamtstichprobe (Abb. 24). Nach Populationen unterteilt wurde die höhere Befallsintensität der subadulten Individuen im Vergleich zu den adulten Tieren ebenfalls deutlich (Abb. 25).

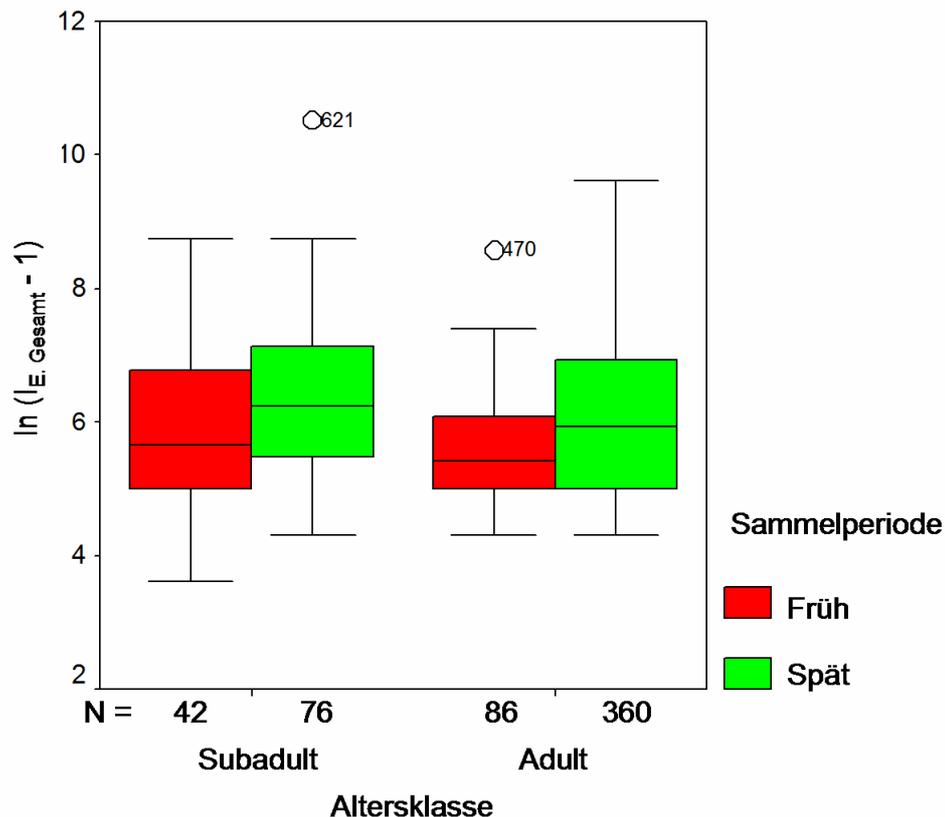


Abb. 24: Befallsintensität in den Altersklassen in den Sammelperioden Früh- und Spätherbst auf der Ebene der Gesamtstichprobe. Auf der y-Achse sind die transformierten Befallsintensitäten gegen die in die Sammelperioden Früh- und Spätherbst unterteilten Altersklassen subadult und adult aufgetragen. Bei subadulten Tiere lag sowohl im Früh- als auch im Spätherbst eine höhere Befallsintensität als bei adulten Tiere auf der Ebene der Gesamtstichprobe vor.

III. Ergebnisse

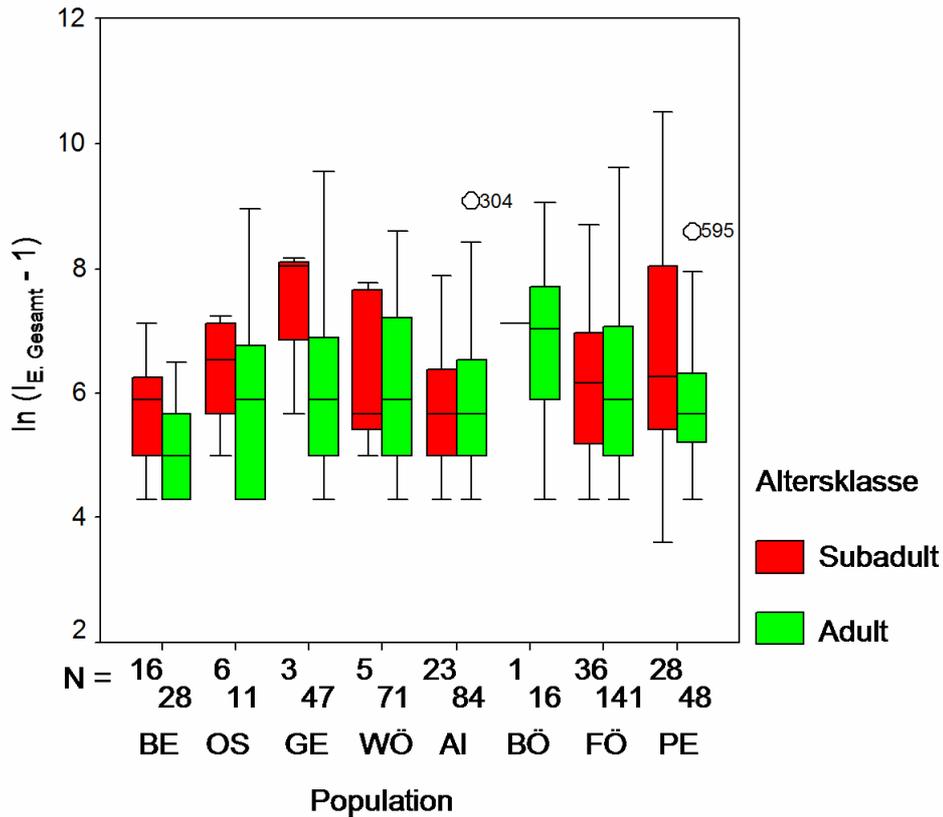
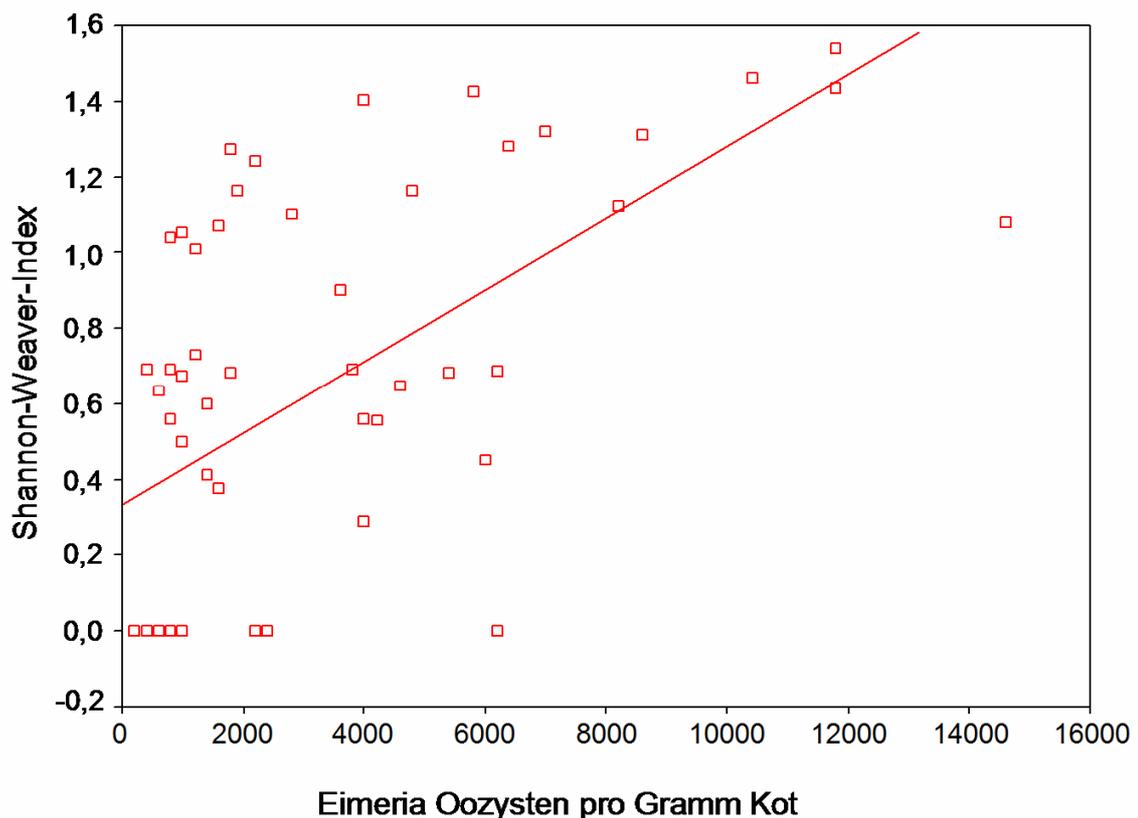


Abb. 25: Nach Populationen unterteilte Befallsintensitäten subadulter und adulter Europäischer Feldhasen mit Anzahl der untersuchten Tiere der jeweiligen Altersklasse. Auf der y-Achse sind die transformierten Befallsintensitäten aufgetragen; die x-Achse repräsentiert die Altersklassen subadult und adult nach Populationen untergliedert. In allen Populationen fiel die Befallsintensität in der Altersklasse der subadulten Tiere höher aus, wobei aus dem Revier in Börger nur ein subadultes Tier untersucht werden konnte.

4. Zusammenhänge zwischen *Eimeria*-Diversität und Befallsintensität

Zur Auswertung wurde eine Spearman-Korrelation verwendet. Da in der Pellwormer Population keine artspezifischen Daten zu *Eimeria* erhoben wurden, kann über diese Population keine Aussage getroffen werden.

In allen untersuchten Populationen konnte eine signifikante, positive Korrelation zwischen der Infektionsintensität und der *Eimeria*-Diversität festgestellt werden (Bellheim $p = 0,001$; Osthofen $p < 0,0005$; Gensingen $p < 0,0005$; Wörth a. d. I. $p < 0,0005$; Aiterhofen $p < 0,0005$; Börger $p = 0,001$; Föhr $p < 0,0005$). Dies ist beispielhaft in Abb. 26 anhand der Population Wörth a. d. I. gezeigt.



III. Ergebnisse

Bei Nichtberücksichtigung der Shannon-Weaver-Indices, welche den Wert null annehmen (d.h. der Fälle, in denen nur eine *Eimeria*-Art vorhanden war), blieb diese positive, signifikante ($p < 0,0005$) Korrelation zwischen der *Eimeria*-Diversität und der Befallsintensität bestehen.

Die positive, hoch signifikante ($p < 0,0005$) Korrelation hatte selbst dann noch Bestand, wenn Individuen mit sehr hohen Befallsintensitäten (> 20000 Oozyten pro Gramm Kot) in der Berechnung nicht berücksichtigt wurden.

Auf Einzelpopulationsebene ergab sich in den Populationen aus Osthofen, Gensingen, Wörth a. d. I. und Föhr eine positive, signifikante Korrelation (Osthofen $p = 0,024$, Gensingen $p = 0,001$, Wörth a. d. I. $p = 0,002$ und Föhr $p = 0,009$) zwischen Befallsintensität und *Eimeria*-Diversität unter Auslassen der Shannon-Weaver-Indices gleich null. In der Population aus Börger konnte ebenfalls eine positive Korrelation zwischen Befallsintensität und *Eimeria*-Diversität unter Auslassen der Shannon-Weaver-Indices = 0 nachgewiesen werden. Diese war aber mit $p = 0,058$ nicht signifikant.

In der Bellheimer Population fand sich eine negative, signifikante ($p = 0,029$) Korrelation zwischen Befallsintensität und *Eimeria*-Diversität unter Auslassen der Shannon-Weaver-Indices = 0. In der Population aus Aiterhofen fand sich ebenfalls eine negative Korrelation zwischen Befallsintensität und *Eimeria*-Diversität unter Auslassen der Shannon-Wiener-Indices = 0, welche allerdings nicht signifikant war.

5. Zusammenhänge zwischen Parasitenintensität und der Körperkondition des Wirts

In allen Fällen wurden im Ausgangsmodell mögliche Einflüsse von Altersklasse, Geschlecht, Jahr, Population und Körperkondition auf die Befallsintensität mittels Generalized least squares Modell untersucht.

Für die Parasiten *Protostrongylus pulmonalis*, *Graphidium strigosum* sowie für „*Eimeria* spp. Gesamt“ konnte kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Befallsintensität und der Körperkondition des Wirts nachgewiesen werden.

Im Falle von *Trichuris leporis* konnte im wahrscheinlichsten Modell (AIC 496,4613 mit den Faktoren Geschlecht, Population und Körperkondition) ein signifikanter, negativer Zusammenhang zwischen der *T. leporis* Befallsintensität und der Körperkondition in der Gesamtstichprobe nachgewiesen werden ($F_{1,170} = 4,2661$, $p = 0,0404$ signifikant).

Auf Einzelpopulationsebene war dieser negative Zusammenhang zwischen der *T. leporis* Befallsintensität und der Körperkondition allerdings nur in der Population aus Aiterhofen signifikant ($p = 0,007$) (Abb. 27). In den Populationen aus Bellheim und Osthofen war die Korrelation positiv, ohne jedoch signifikant zu sein. In den Populationen aus Gensingen und Wörth a. d. I. war der Zusammenhang zwischen der *T. leporis* Befallsintensität und der Körperkondition negativ, jedoch ohne signifikant zu sein.

III. Ergebnisse

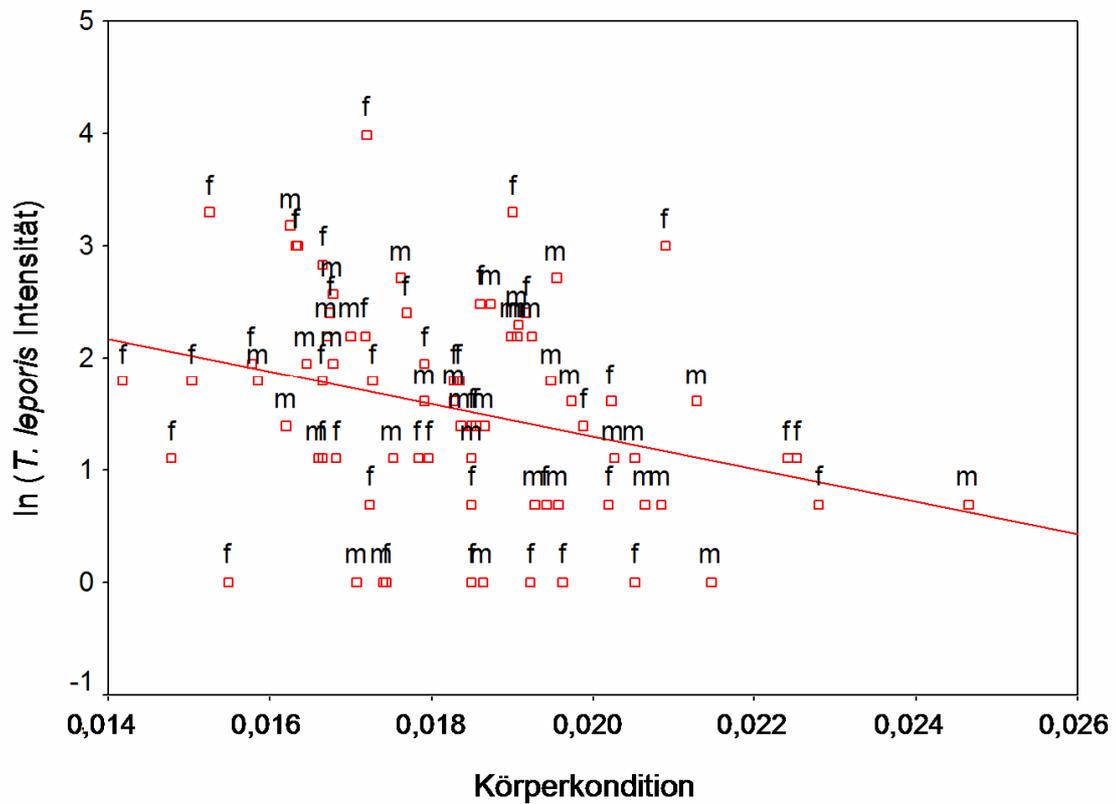


Abb. 27: Signifikanter, negativer Zusammenhang zwischen der *T. leporis* Befallsintensität und der Körperkondition in der Population aus Aiterhofen ($p = 0,007$). Die y-Achse repräsentiert die ln transformierten Intensitätswerte von *T. leporis*, die x-Achse die Körperkondition errechnet über den Fulton-Index. Weibliche Individuen sind mit „f“, männliche mit „m“ markiert.

6. Zusammenhänge zwischen Parasitenabundanzen und individuellem Heterozygotiegrad

Es wurde ein Linear Mixed Effects Modell angesetzt. Im Ausgangsmodell wurde jeweils ein möglicher Einfluss der Faktoren Population, Geschlecht, Altersklasse, Jahr und der jeweiligen Parasitenabundanz für *P. pulmonalis*, *T. leporis*, *G. strigosum* und „*Eimeria* spp. Gesamt“ auf den Heterozygotiegrad getestet.

Es ergab sich im besten Modell jeweils kein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Heterozygotiegrad und der Abundanz der Parasitenarten *P. pulmonalis*, *T. leporis* und *G. strigosum*. Auch ein signifikanter Zusammenhang zwischen der „*Eimeria* spp. Gesamt“ Abundanz und dem Heterozygotiegrad war nicht nachzuweisen.

7. Zusammenhänge zwischen *Eimeria*-Diversität und individuellem Heterozygotiegrad

Zur Berechnung wurde ein Linear Mixed Effects Modell verwendet. Auf der Ebene der Gesamtstichprobe ergab sich im wahrscheinlichsten Modell (AIC -207,1727) kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Heterozygotie und der *Eimeria*-Diversität. In den Grafiken der Einzelpopulationen zeigten sich allerdings – zumindest für die Populationen Bellheim, Osthofen, Gensingen, Wörth a. d. I. und Föhr – negative Zusammenhänge zwischen dem Heterozygotiegrad und der *Eimeria*-Diversität. In den Populationen Aiterhofen und Börger war dieser negative Zusammenhang nicht zu erkennen; im Gegenteil ergab sich hier ein positiver Zusammenhang (Grafiken hier nicht gezeigt). Aus diesem Grund wurde erneut ein Linear Mixed Effects Modell angesetzt, diesmal für jede Population separat, um die Situation auf Einzelpopulationsebene zu beleuchten.

Auf Einzelpopulationsebene konnte für die Population Bellheim im besten Modell (AIC - 30,47386) ein hoch signifikanter Zusammenhang zwischen Heterozygotiegrad und *Eimeria*-Diversität nachgewiesen werden ($F_{1,23} = 8,9007$, $p = 0,0066$) (Abb. 28). Je geringer die individuelle Heterozygotie, desto höher die *Eimeria*-Diversität.

III. Ergebnisse

Für die Population Gensingen konnte dies ebenfalls belegt werden (Abb. 29). Im besten Modell (AIC = 39,92292) ergab sich auch hier ein signifikanter Zusammenhang zwischen Heterozygotiegrad und *Eimeria*-Diversität ($F_{1,31} = 6,3325$, $p = 0,0172$). Je weniger ausgeprägt der individuelle Heterozygotiegrad, desto höher die *Eimeria*-Diversität. Für alle anderen Populationen konnte im besten Modell kein signifikanter Zusammenhang zwischen Heterozygotiegrad und *Eimeria*-Diversität nachgewiesen werden.

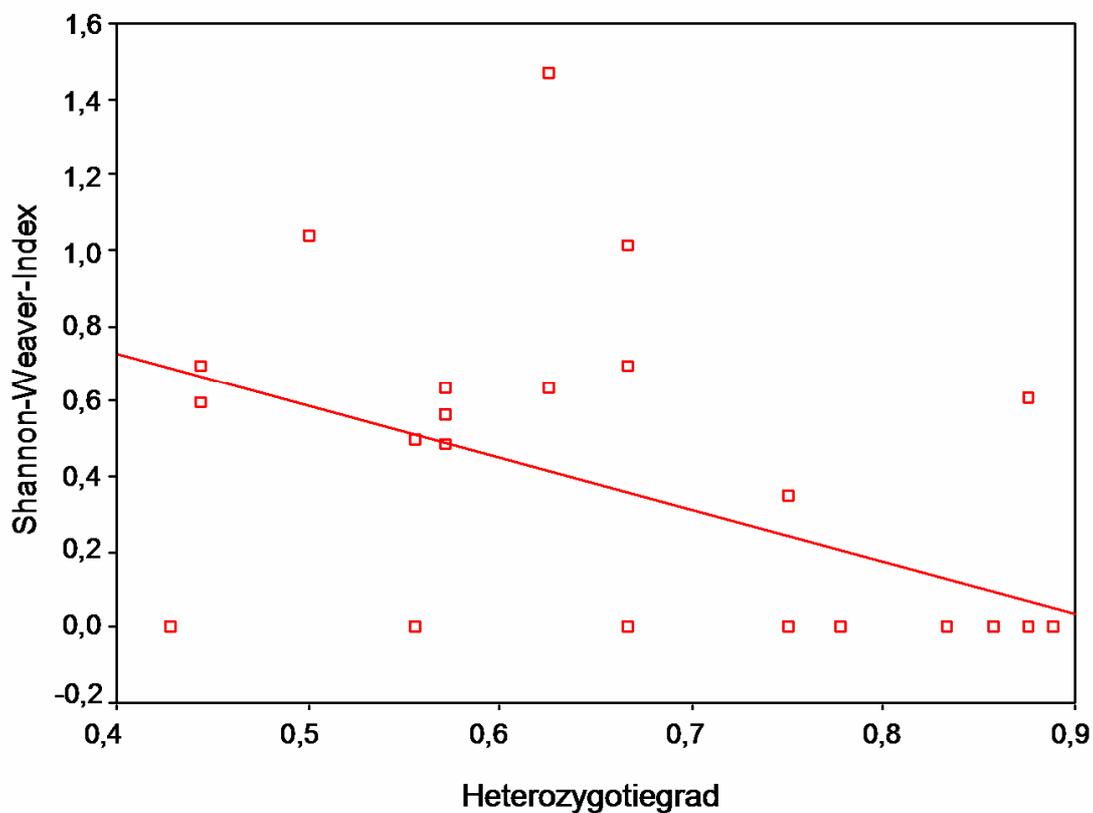


Abb. 28: Signifikanter, negativer Zusammenhang zwischen der *Eimeria*-Diversität und dem Heterozygotiegrad in der Population aus Bellheim. Dargestellt ist der Shannon-Weaver-Index auf der y-Achse gegen den Heterozygotiegrad auf der x-Achse.

III. Ergebnisse

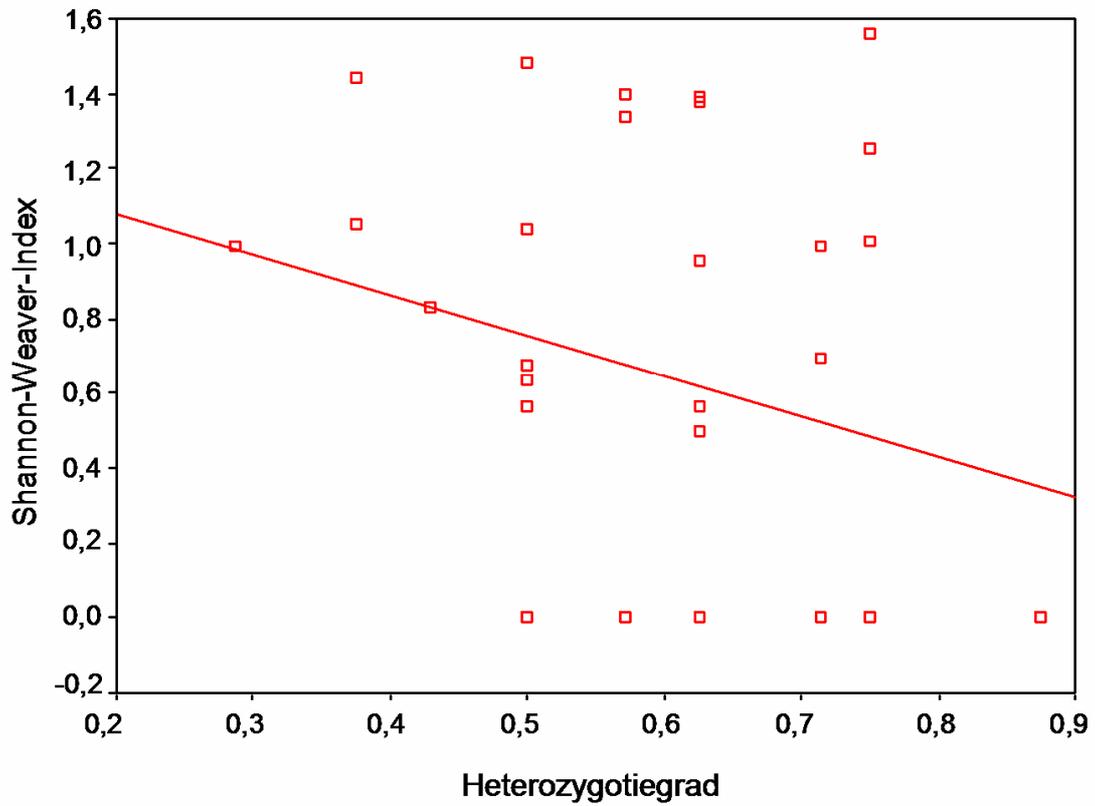


Abb. 29: Signifikanter, negativer Zusammenhang zwischen der Eimeria-Diversität und dem Heterozygotiegrad in der Population aus Gensingen. Dargestellt ist der Shannon-Weaver-Index auf der y-Achse gegen den Heterozygotiegrad auf der x-Achse.

8. Virologie

8.1 EBHS-Untersuchung

Die Lebern von 96 Individuen aus den Populationen Bellheim, Osthofen, Gensingen, Wörth a. d. Isar und Aiterhofen wurden mittels PCR auf EBHS untersucht. Für die genaue Vorgehensweise siehe bitte Material und Methoden. Alle untersuchten Europäischen Feldhasen wurden im Jahr 2009 erlegt und zwar am 18.10. und 24.10.2009 in Bellheim, am 28.11.2009 in Osthofen, am 5.12.2009 in Gensingen, am 11.12.2009 in Wörth a. d. I. und am 12.12.2009 in Aiterhofen.

Bei keinem der untersuchten Tiere konnte Virus-RNA nachgewiesen werden, deshalb wurde auf weitere Untersuchungen in den Folgejahren verzichtet.

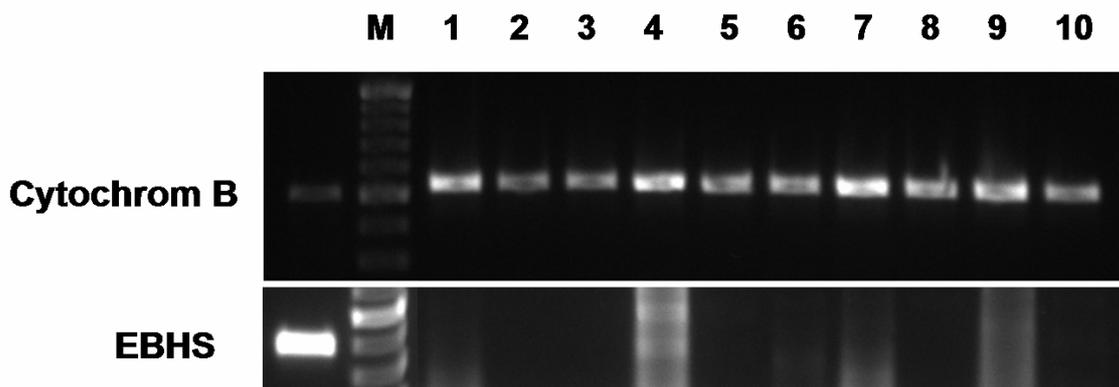


Abb. 30: Exemplarische Darstellung von zehn negativen EBHS-Befunden von Europäischen Feldhasen aus der Population Bellheim. Gezeigt ist ein 2 %iges Agarosegel mit den Proben der Hasen Nr. 1 - 10 und dem Marker (M) fotografiert mit dem Peqlab Quantum Videodokumentationssystem Modell 3000. Cytochrom B diente als Kontrolle für die erfolgreiche PCR. Die links vom Marker (M) erscheinende EBHS-Bande war eine Positivkontrolle, die mir freundlicherweise von Frau Dr. C. Szentiks zur Verfügung gestellt wurde. 1 - 10 entsprechen zehn Europäischen Feldhasen aus der Population Bellheim aus dem Jahr 2009.

IV. Diskussion

In der vorliegenden Arbeit habe ich genetische, parasitologische und konditionelle Charakterisierungen von Europäischen Feldhasen sowohl vom deutschen Festland als auch von deutschen Inselrevieren vorgenommen. Hierzu wurde folgendermaßen vorgegangen:

- **Charakterisierung der genetischen Variabilität und der Populationsgenetik des Europäischen Feldhasen vom deutschen Festland und der Insel Föhr. Darüber hinaus wurde die Population von der Insel Pellworm als Vergleichsmaßstab für Teilaspekte herangezogen.**
- **Qualitative und quantitative Charakterisierung der Parasitenfauna des Europäischen Feldhasen vom deutschen Festland und der Insel Föhr. Von der Insel Pellworm wurden mir bisher unveröffentlichte Vergleichsdaten zur Verfügung gestellt.**

Folgende spezifische Fragestellungen wurden bearbeitet:

- **Gibt es populationsgenetische Unterschiede zwischen den ausgewählten Populationen?**
- **Lässt sich in einer Population ein genetischer Flaschenhalseffekt nachweisen?**
- **Gibt es einen Zusammenhang zwischen der genetischen Variabilität und der Körperkondition?**
- **Wie setzt sich die Parasitenfauna in den einzelnen Populationen zusammen?**
- **Beeinflussen die gefundenen Parasiten die Körperkondition der Wirte und wirken so als mögliche Einflussfaktoren auf die Populationen?**

- **Gibt es Hinweise auf ein „Wettrüsten“ zwischen Wirten und Parasiten?**
- **Gibt es parasitologische und populationsgenetische Hinweise auf einen Verlust ehemals vorhandener Parasitenarten, einen so genannten „Parasite Release“?**

1. Wahl des Organismus

Der Europäische Feldhase ist eine der bekanntesten einheimischen Wildtierarten in Deutschland. Seine kulturelle Bedeutung erstreckt sich nicht nur auf das Symbol des Osterfestes; auch durch Märchen, Fabeln, Gemälde, Redewendungen und Lieder ist der Feldhase fest im Bewusstsein der Bevölkerung verankert. Das Märchen „Der Hase und der Igel“ veröffentlicht von Wilhelm Schröder im Jahr 1840, das Lied „Häschen in der Grube“ (Verfasser anonym) oder das weltberühmte Gemälde „Junger Feldhase“ (1502) von Albrecht Dürer sind Beispiele, die von dieser kulturellen Bedeutung von *Lepus europaeus* für uns Menschen zeugen. Darüber hinaus ist der Feldhase auch eine jagdlich genutzte Spezies (z. B. §2 Bundesjagdgesetz, 2013) und die Jagd kann ebenfalls als Kulturgut angesehen werden (DJV-Diskussionspapier, 2012). Als Leitart für offene Feldfluren und potenzielle Nahrung für diverse Beutegreifer kommt der Spezies *Lepus europaeus* auch eine wichtige ökologische Bedeutung zu (z. B. Zörner, 1981; Pegel, 1986; Späth, 1989; Kalchreuter, 2003; Panek, 2009).

Die Bestände des Europäischen Feldhasen in Deutschland sind in den letzten Jahrzehnten teils stark zurückgegangen. In der Roten Liste des Bundesamts für Naturschutz von 2009 wird er als „gefährdet“ aufgeführt; im langfristigen Populationstrend wird mit einem weiteren starken Rückgang gerechnet (Haupt et al., 2009). Auch die Entwicklung der Jagdstrecken spricht eine deutliche Sprache. Seit 1978 und 1979 fielen diese drastisch ab (Spittler, 1987). Dieser fallende Populationstrend ist auch im europäischen Ausland zu beobachten (Angermann et al., 1990; Mitchell-Jones et al., 1999) und hält immer noch an (Handbuch des Deutschen Jagdschutzverbandes, 2013). Die Gründe für diese Bestandsrückgänge sind vielfältig, z. B. veränderte Landschaftsstrukturen wie Flurbereinigungen (Petrač,

IV. Diskussion

1990; Edwards et al., 2000; Vaughan et al., 2003; Evans, 2004; Smith et al., 2004; Smith et al., 2005), maschinelle Feldbearbeitung (Boye, 1996; Pielowski, 1990); aber auch Prädatoren wie der Rotfuchs *Vulpes vulpes*, der profitierend durch die Tollwutschutzimpfung enorme Populationszuwächse seit 1982/83 verzeichnet (Pegel, 1986; Späth, 1989; Guthörl & Kalchreuter, 1994; Mitchell-Jones et al., 1999; Kalchreuter, 2003; Panek, 2006; Macdonald & Reynolds, 2008) und Parasiten (Spiecker, 1966; Alzaga et al., 2009) werden als Ursachen diskutiert.

Breit gefächerte Untersuchungen an dieser Tierart und an potenziellen Einflussfaktoren sind daher für die langfristige Erhaltung des Feldhasen in Deutschland unbedingt von Nöten.

Außerhalb seiner natürlichen Verbreitungsgebiete hat sich der Europäische Feldhase teilweise zu einer für die das ökologische Gefüge in den neu besiedelten Gebieten problematischen Tierart entwickelt (Bonino et al., 2010). Dies ist z. B. in Argentinien der Fall (Novillo & Ojeda, 2008). Dort wurde *Lepus europaeus* zu Jagdzwecken 1888 und 1897 sowie 1930 eingeführt (Carman, 1976; Grigera & Rapoport, 1983). Die Populationsentwicklung verzeichnete einen so rasanten Zuwachs, dass der Feldhase bereits 1907 zum „Schadorganismus“ in Argentinien deklariert wurde (Grigera & Rapoport, 1983; Jaksic et al., 2002). Gründe für diese Erfolgsgeschichte des Feldhasen in Südamerika sind u. a. seine gute Anpassungsfähigkeit an das Nahrungsangebot und Klima und seine hohe Vermehrungsrate (Novillo & Ojeda, 2008).

Zwei Hauptziele dieser Arbeit sind die Beantwortung der Fragestellungen, ob ein Wettstreit zwischen Wirt und Parasiten in den von mir ausgewählten Populationen nachzuweisen ist und ob Wirte ihre angestammten Parasiten „verlieren“ können. Hierfür ist der Europäische Feldhase als beprobte Spezies aus mehreren Gründen besonders gut geeignet. Die Tierart ist deutschlandweit verbreitet und besiedelt insbesondere auch Inselreviere (Bartel, 2002; Bartel, 2007; Borkenhagen, 2011). Zur statistischen Absicherung der gewonnenen Daten sind hohe Stichprobenzahlen essenziell; beim Europäischen Feldhasen lassen sich große Strecken bei entsprechendem Engagement relativ einfach gewinnen. Die Parasitenfauna des Feldhasen ist bereits bekannt, so dass sich gefundene Parasitenspezies anhand

IV. Diskussion

erprobter Bestimmungsschlüssel gut zuordnen lassen. Dies reduziert mögliche Fehlbestimmungen und trägt zur Verlässlichkeit der Studie bei. Auch die Tatsache, dass Mikrosatelliten für genetische Untersuchungen bereits etabliert sind, erhöht die Zuverlässigkeit der gewonnenen Daten.

Bei der Arbeit an Wildtieren ist allerdings zu bedenken, dass eine hohe Anzahl unbekannter oder nicht messbarer Faktoren auf ein Wildtier einwirken. Hierzu gehören Umweltfaktoren wie das regional sowie im Jahresverlauf variierende Nahrungsangebot. Auch zusätzliche Stressfaktoren können in den einzelnen Revieren von Bedeutung sein, wie z. B. Beutegreiferdruck, Störungen durch Spaziergänger und Hunde, landwirtschaftliche Bearbeitung der Flächen, in die Umwelt eingebrachte Giftstoffe wie Pestizide, inner- und zwischenartliche (Nahrungs-) Konkurrenz, z.B. mit Wildkaninchen, sowie das Mikroklima. Diese unterschiedlichen Einflussfaktoren können sich gegenseitig potenzieren und somit großen Druck auf ein Wildtier ausüben. So ist z. B. der Feldhase als Pflanzenfresser vom sog. „Ernteschock“, einer plötzlich eintretenden Nahrungsknappheit bedingt durch das Einbringen der Ernte, betroffen (Ondersheka & Gattinger, 1976). Insbesondere bei großflächigem Maisanbau wurde ein negativer Zusammenhang mit der Entwicklung von Hasenbeständen belegt. Maisfelder liegen vom Herbst bis ins Frühjahr brach; es fehlen in diesem Zeitraum also zwei wichtige Voraussetzungen für den Europäischen Feldhasen, nämlich Nahrung und Versteckmöglichkeiten vor Räubern (Engelhardt et al., 1985; Pegel, 1986). Nahrungsknappheit wirkt sich auf die körperliche Verfassung aus und kann zu Stress führen (Armbruster & Reed, 2005). Zusätzlich verursacht die Anwesenheit von Räubern bei der Beute Stress (Taraschewski, 2006), welcher bei fehlenden Versteckmöglichkeiten möglicherweise deutlich höher ausfällt. Gestresste Individuen zeigen eine reduzierte Fitness (Hoffmann & Parsons, 1991; Taraschewski, 2006). Auch das Immunsystem wird negativ beeinflusst (Taraschewski, 2006), was wiederum das Auftreten von Faktorenkrankheiten begünstigt (Mayr, 2007).

Der Einfluss dieser zusätzlichen Umweltfaktoren konnte im Rahmen dieser Studie nicht geklärt werden. Untersuchungen an Feldhasen unter kontrollierten (Labor-) Bedingungen könnten hierüber Aufschluss geben, sind allerdings aufgrund des persistierenden Wildtierverhaltens mit hohem Aufwand verbunden.

IV. Diskussion

Ganz abgesehen von den zahlreichen Punkten, die den Europäischen Feldhasen als Organismus der Wahl für wissenschaftliche Untersuchungen qualifizieren, hat die Arbeit mit Wildtieren, insbesondere mit wildlebenden Säugetieren, für mich einen besonderen Reiz, da die Möglichkeit besteht, unter sehr naturnahen Bedingungen zu forschen.

2. Probennahme und weitere Methodik

Probennahme und weitere Methodik werden deshalb angesprochen, da die Bedingungen, unter denen ich meine Arbeit durchgeführt habe, sich stark von den Gegebenheiten und Voraussetzungen unterscheiden, die unter Laborbedingungen herrschen.

Die zur statistischen Auswertung benötigten relativ hohen Stichprobenzahlen lassen sich bei *Lepus europaeus* durch eine Probennahme während (Treib-)Jagden sicherstellen, was aus Tierschutzsicht zusätzlich den Vorteil hat, dass nicht speziell für die Untersuchungen Tiere getötet werden müssen. Die so gewonnenen Proben sind zudem Proben von toten Fundtieren, so genanntem Fallwild, qualitativ deutlich überlegen, da sich letztere häufig bereits im Zustand beginnender Verwesung befinden. Auch wäre es bei Verwendung von Fallwild unmöglich gewesen, in einem vergleichbaren Zeitrahmen genügend Probenmaterial für eine aussagekräftige Auswertung der Daten aus definierten Regionen zu erhalten. Da bei Fallwild darüber hinaus in der Regel eine Selektion auf kranke oder geschwächte Tiere stattfindet, hätte dies die Relevanz der Untersuchung weiter verringert.

Allerdings muss auch erwähnt werden, dass bei Treibjagden ebenfalls eine gewisse Selektion stattfindet. Ich konnte mehrfach beobachten, dass einige Feldhasen bei Annäherung der Jagdgesellschaft an ihren Standort eine große Fluchtdistanz besaßen und aus dem Gebiet flohen. Außerdem kam es immer wieder vor, dass einzelne Individuen, obwohl von Schützen und Treibern eingekesselt, durch geschicktes Hakenschlagen entkamen. Diese besonders gut überlebensfähigen, also fitten Hasen gingen demnach nicht in die Beprobung ein.

IV. Diskussion

Es konnten, der Jagdsaison für den Europäischen Feldhasen geschuldet, nur Proben von Oktober bis Dezember gewonnen werden. Da der Feldhase einen saisonal abhängigen Fortpflanzungszyklus von Mitte Januar bis Anfang September aufweist (Stieve, 1952; Martinet et al., 1970; Möller, 1980; Ciberej, 1993), hatte dies möglicherweise Einfluss auf die Qualität und Quantität der detektierten Parasiten.

In der Literatur sind die immunsupprimierende Wirkung von Testosteron und die dadurch hervorgerufenen Einschränkungen männlicher Tiere bezüglich der Abwehr von Krankheitserregern vielfach dokumentiert (Rowsewitt, 1986; Rowsewitt, 1989; Muehlenbein & Bribiescas, 2005; Taraschewski, 2006; Decristophoris et al., 2007; Malo et al., 2009).

Die Probennahme auf Jagden hatte nicht nur Vorteile, sondern brachte auch Probleme mit sich, z. B. im Hinblick auf die Ermittlung des Körpergewichts: Durch das Schiessen der Hasen mit Schrot wiesen diese häufig multiple Verletzungen auf. Je nach Ausmaß der Verletzungen eines Tieres, blutete dieses fast gar nicht bzw. mehr oder weniger stark aus. Dies wirkte sich natürlich auf das ermittelte Körpergewicht aus und somit auch auf die berechnete Körperkondition. Gleiches gilt für Verletzungen der Harnblase durch die Munition. Gelangte Harn in die Bauchhöhle, so verfälschte dies die Gewichtsmessung, da die Harnblase dann vor dem Wiegen nicht mechanisch entleert werden konnte. Feldhasen, die z. B. durch multiplen Beschuss und/oder durch das Apportieren mit Hund sichtbar stark beschädigt waren, wurden allerdings nicht in die Auswertung mit aufgenommen.

Es hätte grundsätzlich noch weitere Möglichkeiten zur Ermittlung der Körperkondition gegeben, z. B. den Nierenfett-Index (Riney, 1955). Dieser wird sehr häufig verwendet (z. B. Riney, 1960; Batcheler & Clarke, 1970; Caughley, 1970; Anderson et al., 1972; Mitchell et al., 1976; Atwell & Bhika, 1984; Stelfox & Hudson, 1986; Shackelton & Granger, 1989; Van Rooyen, 1993; Takatsuki, 2000), war aber in dieser Studie nicht praktikabel. Durch das in den Körper eingedrungene Schrot war häufig Fett von den Nieren abgesprengt worden, befand sich dann frei in der Leibeshöhle und konnte dadurch nicht zuverlässig konserviert werden. Neben dem Nierenfett-Index hätte auch der Femur-Knochenmarkfett-Index zur Ermittlung der Körperkondition zum Einsatz kommen können (Huot, 1988). Diese Methode war leider auch nicht

IV. Diskussion

praktikabel, da hierzu die Oberschenkel der Tiere hätten entfernt werden müssen. Letzteres wurde von den verantwortlichen Jägern aber nicht toleriert, da die Jagdstrecke in vielen Fällen der Lebensmittelindustrie zugeliefert wurde.

Das Alter der Tiere wurde über das „Strohsche Zeichen“ ermittelt; eine Methode, die auf der Verknöcherung des Ephysenknorpels der Ulna basiert (Stroh, 1931; Rieck, 1967; Walhovd, 1966). Eine andere, modernere und genauere Methode wäre die Altersbestimmung anhand der Masse der getrockneten Augenlinsen gewesen (Andersen & Jensen, 1972; Zörner, 1981; Kugel, 2000). Diese Methode konnte allerdings nicht eingesetzt werden, da eine Entfernung der Augen bzw. des ganzen Kopfs der Tiere von den beteiligten Jägern aus Gründen der waidmännischen Ästhetik nicht gestattet wurde.

Die Methoden, welche zur Ermittlung und Auswertung der populationsgenetischen Daten und genetischen Variabilität herangezogen wurden, sind etabliert und werden seit Jahren eingesetzt. Bei der Bestimmung des Heterozygotiegrades eines Individuums mittels Mikrosatelliten nimmt die Aussagekraft der erzielten Daten mit der verwendeten Anzahl an Mikrosatellitenmarkern zu, denn man erhält einen besseren Einblick in das „genomische Puzzle“ des Individuums. Auch in der vorliegenden Arbeit hätten prinzipiell noch weitere Mikrosatelliten zur Untersuchung herangezogen werden können, doch war dies aus finanziellen und zeitlichen Gründen leider nicht möglich. Die verwendete Anzahl von 13 Mikrosatellitenmarkern ist jedoch hoch genug angesetzt, um die statistische Verwertbarkeit der gelieferten Daten zu garantieren. Das für populationsgenetische Analysen oft verwendete Ohrknorpelgewebe hat gegenüber Lebergewebe den Vorteil der größeren Stabilität, da letzteres bei unzureichender Kühlung schneller degeneriert und damit nicht mehr für die notwendigen Untersuchungen geeignet ist. Nach erfolgter Probennahme wurde das Material auf Umgebungstemperatur abkühlen gelassen, anschließend in einer Styroporbox gelagert und direkt nach Eintreffen am Institut eingefroren. Für einen thermostabileren Transport und damit eine verbesserte Probenqualität hätten transportable Kühlgeräte aus dem veterinärmedizinischen Bereich verwendet werden können. Dies war jedoch aus finanziellen Gründen nicht möglich. Für die parasitologische Auswertung kamen Standardmethoden der Parasitologie zum Einsatz, welche hinreichend etabliert sind und eine geringe Fehlerquote aufweisen.

IV. Diskussion

Die hohe Genauigkeit dieser Studie wurde dadurch sichergestellt, dass der gesamte Darminhalt auf Makroparasiten untersucht wurde und nicht wie teilweise üblich nur 10 % des Darminhalts. Die ektoparasitologische Untersuchung erfolgte auf den Jagden fremdbestimmt leider unter großem Zeitdruck und beschränkte sich auf Zecken. Bei einem großzügiger bemessenen Zeitfenster hätte dieser Teil der Untersuchung intensiver betrieben und auf weitere Ektoparasiten wie Flöhe oder Milben ausgeweitet werden können.

3. Status quo der Populationen

3.1 Populationsgenetik und genetische Variabilität

Mit meiner Arbeit gelang ein Einblick in deutschlandweite, populationsgenetische Strukturen des Europäischen Feldhasen. Eine vergleichende populationsgenetische Studie dieses Umfangs an *Lepus europaeus* aus unterschiedlichen Regionen des deutschen Festlands und von Inseln wurde bisher noch nicht durchgeführt. Es gibt zwar bereits wenige populationsgenetische Untersuchungen an Feldhasen aus Deutschland, allerdings sind diese auf einzelne Regionen, z. B. Nordrhein-Westfalen beschränkt (z. B. Fickel et al., 1999; Fickel et al., 2005).

Die erste spezifische Fragestellung lautete: „Gibt es populationsgenetische Unterschiede zwischen den ausgewählten Populationen?“

Dies kann ganz eindeutig mit „ja“ beantwortet werden. Zwischen den untersuchten Populationen lagen genetische Differenzierungen vor. Darüber hinaus unterschieden sich die beiden Inselpopulationen deutlich von den Festlandpopulationen. Das Ausmaß der genetischen Divergenz war zwischen den beiden Inselpopulationen, obwohl hier die geringste geographische Entfernung vorliegt, mit am größten. Hinweise auf eine potenzielle Inzuchtproblematik gab es nur in einer Population.

Diese Schlussfolgerungen begründen sich auf die im folgenden dargestellten Sachverhalte.

IV. Diskussion

Die Gesamtstichprobe befand sich signifikant nicht im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, d. h. in der Gesamtstichprobe lagen Heterozygotie-Defizite vor. Außerdem konnten auf Einzelpopulationsebene bei einigen Populationen (Osthofen, Aiterhofen, Föhr und Pellworm) signifikante Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht detektiert werden. In diesen betroffenen Populationen lagen demnach Heterozygoten-Defizite vor. Diese können durch unterschiedliche Effekte, z. B. Selektion, Mutation, Migration, genetische Drift oder Inzucht verursacht worden sein (Andrews, 2010). In der Studie von Fickel et al. (2005) konnten nur in zwei der 21 untersuchten Populationen Heterozygoten-Defizite detektiert werden, also deutlich weniger als in meiner Arbeit. Die von den Autoren untersuchten Populationen befanden sich alle in Nordrhein-Westfalen; die Proben waren aus den Jahren 1999 bis 2002 (Fickel et al., 2005). Die gewonnenen Daten wurden also mindestens sieben Jahre vor Beginn meiner Studie erhoben. In wie weit sich ein genereller Trend hin zu einem Verlust an Heterozygotie beim Europäischen Feldhasen in Deutschland abzeichnet, kann nicht beantwortet werden. Dazu wären Untersuchungen in regelmäßigen Abständen aus definierten Regionen von Nöten. Eine direkte Vergleichsstudie für meine Daten liegt nicht vor.

Auf welchen Effekten Heterozygoten-Defizite in meinen betroffenen Populationen beruhten, kann abschließend nicht geklärt werden. Inzucht kann jedoch in den Populationen Aiterhofen, Föhr und Pellworm ausgeschlossen werden, da die Inzuchtkoeffizienten F_{is} der Populationen Osthofen, Aiterhofen, Föhr und Pellworm zwar signifikant waren, aber die locusspezifischen Inzuchtkoeffizienten dieser Populationen nicht auffällig waren. Es lagen nämlich keine systematisch erhöhten Inzuchtkoeffizienten an mehreren Loci vor. Für Osthofen spielte Inzucht aber möglicherweise eine Rolle. Hier besaßen 50 % der untersuchten Mikrosatellitenloci erhöhte Inzuchtkoeffizienten. Ob in dieser Population tatsächlich Inzucht vorlag, kann allerdings nicht zweifelsfrei beurteilt werden. Es wäre durchaus möglich, dass es sich bei dem Ergebnis um einen Zufallsbefund handelt, der dadurch zu Stande gekommen sein kann, dass zufällig nahe miteinander verwandte Tiere bei der Jagd erlegt wurden, was dann nicht zwangsläufig die tatsächliche Situation in der gesamten Population widerspiegelt. Auch eine Berechnung der Verwandtschaftskoeffizienten der untersuchten Individuen hätte nicht abschließend die Frage beantworten können, ob echte Inzucht in dieser Population vorlag. Hierzu müssten

IV. Diskussion

alle Individuen der betroffenen Population untersucht werden oder die genaue Populationsgröße bekannt sein. Fickel et al. (2005) fanden in ihrer Studie an *Lepus europaeus* keine Hinweise auf Inzucht. Die Autoren schlussfolgerten u. a., dass die Feldhasen in den von ihnen untersuchten Populationen noch eine ausreichend hohe genetische Diversität besaßen, um keiner Inzuchtdepression zu unterliegen (Fickel et al., 2005). Inzuchtdepression äußert sich in stark reduzierter Fitness (Mitton, 1997).

Die Bejagung des Europäischen Feldhasen in der Osthofener Population wurde nach dem Jahr 2009 eingestellt, da die Individuenzahlen zu gering waren. Die geringen Individuenzahlen könnten durchaus auf eine Inzuchtdepression zurückzuführen sein. Doch die weiteren Befunde zur Körperkondition schwächten den Eindruck einer möglichen Inzuchtdepression ab.

Die multivariate Korrespondenzanalyse (FCA-Analyse) stellt eine einfache Möglichkeit dar, Zusammenhänge zwischen Allelfrequenzen von Populationen bzw. Individuen graphisch darzustellen. Es wurde deutlich, dass sich die Festlandpopulationen in Bezug auf ihre Allel-Frequenzen ähnelten, aber auch hier eine Zugehörigkeit zur Herkunftspopulation erkennbar war, also eine genetische Differenzierung zu den anderen Populationen vorlag. Die Inselpopulationen unterschieden sich deutlich von den Festlandpopulationen und sogar noch deutlicher voneinander.

Diesen Befund bestätigt auch die Structure-Analyse. Mittels dieser wird die Anzahl der genetischen Cluster ermittelt, aus denen sich die untersuchten Populationen zusammensetzen. Der Structure-Analyse zufolge ließen sich die Festlandpopulationen in drei genetische Cluster einteilen; die beiden Inselpopulationen gehörten jeweils einem eigenen genetischen Cluster an. Das Ergebnis der Isolation der beiden Inselpopulationen von den Festlandpopulationen und voneinander, welches sich aus der Structure-Analyse ergibt, ist übereinstimmend mit dem Ergebnis aus der FCA-Analyse. Auch hieraus folgere ich, dass sich die beiden Inselpopulationen in ihrer genetischen Signatur stark voneinander und von den Festlandpopulationen unterscheiden. Außerdem gibt es Unterschiede in der genetischen Struktur der Festlandpopulationen.

IV. Diskussion

Die Analyse der genetischen Zuordenbarkeit von Individuen zu ihren Herkunftspopulationen ergab das gleiche Ergebnis, nämlich dass in fast allen Populationen eine relativ starke genetische Isolation und populationspezifische genetische Signaturen vorlagen. So waren 91,30 % der Individuen aus der Population Bellheim ihrer Population genetisch eindeutig zuzuordnen. Individuen aus der Population Börger waren zu 90,90 % eindeutig zuordenbar und Individuen von der Insel Föhr sogar zu 99,06 %. Die genetischen Signaturen dieser Populationen scheinen also sehr spezifisch zu sein. Diesen Befund bestätigt auch die Structure-Analyse, bei der genetische Cluster ermittelt werden, und die Tatsache, dass in allen dieser Populationen private Allele zu finden waren. Private Allele sind Allele, die nur in einer einzigen Population aus einem bestimmten Fundus an Populationen vorkommen (Szpiech & Rosenberg, 2011). Private Allele fanden sich in sechs von acht der von mir untersuchten Populationen. Fickel et al. (2005) detektierten in ihrer Studie in 10 von 21 Populationen private Allele. Das Vorhandensein solcher privater Allele zeugt ebenfalls von genetischer Differenzierung zwischen den untersuchten Populationen.

Interessanterweise ließen sich nur 53,66 % der Pellwormer Tiere eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuordnen; Individuen aus der Population Aiterhofen waren sogar nur zu 34,55 % eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuordenbar. In diesen zwei Populationen scheinen also weitaus weniger Individuen eine für die jeweilige Population typische genetische Signatur aufzuweisen. Allerdings ergab sich aus der Structure-Analyse, dass die Pellwormer Population aus einem eigenen genetischen Cluster bestand, welches sich deutlich von denen der anderen Populationen unterschied. Hier liegt eine Ergebnis-Diskrepanz vor. Diese ist möglicherweise darauf zurückzuführen, dass der Algorithmus des Programms GENE CLASS 2 weniger präzise skalierte Ergebnisse liefert als die Structure-Analyse.

Die Tatsache, dass der Fixierungsindex F_{ST} zwischen allen Populationen, mit Ausnahme von Aiterhofen und Wörth a. d. I., größer 0 ist, zeigt ebenfalls, dass genetische Differenzierungen vorlagen. Die Ausprägung dieser Differenzierungen war zwischen den meisten Populationen signifikant. Der Vergleich der beiden Inselpopulationen mit den Festlandpopulationen ergab in allen Fällen einen signifikanten genetischen Abstand zwischen den Populationen. Außerdem waren die

IV. Diskussion

genetischen Unterschiede zwischen den beiden Inselpopulationen signifikant. Auch die hier erzielten Ergebnisse stimmen mit den Ergebnissen aus der Analyse der genetischen Zuordenbarkeit und der FCA-Analyse überein. In der Studie von Ben Slimen et al. (2008) an *Lepus capensis* und *Lepus europaeus* ergaben sich ebenfalls zwischen fast allen Populationen signifikante genetische Differenzierungen.

Zur Beurteilung der Ausprägung des Fixierungsindex kann man sich an der Arbeit von Snyder et al. (1985) orientieren. Diese schlagen folgende Interpretation vor:

- geringe genetische Divergenz liegt vor bei $0 < F_{ST} < 0,05$
- mittlere genetische Divergenz liegt vor bei $0,05 < F_{ST} < 0,15$
- große genetische Divergenz liegt vor bei $0,15 < F_{ST} < 0,25$
- sehr große genetische Divergenz liegt vor bei $0,25 < F_{ST}$

Nach dieser Definition lagen folgende genetische Divergenzen vor:

- Zwischen allen Festlandpopulationen mit Ausnahme Osthofen und Börger: Geringe genetische Divergenz
- Zwischen Osthofen und Börger: Mittlere genetische Divergenz
- Zwischen Föhr und allen Festlandpopulationen: Mittlere genetische Divergenz
- Zwischen Pellworm und Bellheim, Wörth a. d. I. Aiterhofen bzw. Börger: Mittlere genetische Divergenz
- Zwischen Pellworm und Osthofen sowie Gensingen: Große genetische Divergenz
- Zwischen Föhr und Pellworm: Große genetische Divergenz

IV. Diskussion

Bemerkenswert ist die große genetische Divergenz zwischen Föhr und Pellworm, obwohl zwischen diesen beiden Populationen die geringste geographische Entfernung vorliegt. Man kann also von einem geringen genetischen Austausch zwischen den beiden Inselpopulationen sowie zwischen jeder untersuchten Insel und dem Festland ausgehen. Grundsätzlich wäre es möglich, bei Ebbe von Föhr zur Insel Amrum bzw. von Föhr zum Festland und umgekehrt zu gelangen – in seltenen Fällen finden so Füchse vom Festland ihren Weg nach Föhr. Diese konnten sich aber bisher, der ortsansässigen Jägerschaft geschuldet, noch nicht auf der Insel etablieren. Eine Migration von Europäischen Feldhasen von Föhr aufs Festland bzw. umgekehrt und somit ein Genfluss zwischen beiden Gebieten erscheint aber sehr unwahrscheinlich, da Feldhasen von der Insel Föhr ein sehr spezifisches genetisches Muster aufweisen. Gentransfer zwischen den von mir untersuchten Festlandpopulationen scheint ebenfalls nicht oder nur in geringem Maße stattzufinden. Dafür spricht die Tatsache, dass in vier von sechs Festlandpopulationen private Allele detektierbar waren. Dies ist wahrscheinlich hauptsächlich der geographischen Entfernung zwischen den Populationen geschuldet, aber auch andere Faktoren können hierfür verantwortlich sein. Zum einen sind Feldhasen relativ standorttreu (Zörner, 1981). Außerdem schränkt das menschliche Verkehrsnetz und die daraus resultierende Zerstückelung der Habitate möglicherweise die Verbreitung und damit den Genfluss ein (Fickel, 1999; Fickel, 2003).

Dennoch bestätigen die vorliegenden Ergebnisse das Phänomen „Isolation durch Entfernung“ aus meiner Sicht nicht. Bei diesem Modell wird davon ausgegangen, dass es zu einem Anstieg der genetischen Unterschiede mit der geographischen Distanz kommt (Wright, 1943), während meine Studien darauf hindeuten, dass im Falle des Europäischen Feldhasen weitere, verhindernde Faktoren wie z. B. große Wasserflächen hinzukommen müssen. Die von mir untersuchten Populationen befanden sich demnach nicht in einem Migrations-Drift-Gleichgewicht (Slatkin, 1993; Martinez et al., 2002). Auch Fickel et al. (2005) bestätigten dieses Modell in ihrer Studie nicht.

Die zweite spezifische Fragestellung lautete: „Lässt sich in den Populationen ein genetischer Flaschenhalseffekt nachweisen?“

Auch diese Frage konnte positiv beantwortet werden. In der Population auf Föhr wurde ein genetischer Flaschenhalseffekt detektiert.

Bei den Vorarbeiten zu diesem Projekt weckte die Population auf Föhr mein besonderes Interesse. Der für das Revier zuständige Jagdpächter berichtete, dass im Jahr 2001 nur 33 Europäische Feldhasen bei den Treibjagden erlegt wurden. Ansonsten lag die Strecke bei 190 bis 240 geschossenen Tieren. Laut seiner Aussage war im Jahr 2001 nicht nur in seinem Revier die erzielte Hasenstrecke so gering, sondern auf der gesamten Insel (Jagdpächter Knudtsen mündliche Mitteilung, 2010). Offizielle Zahlen zur Entwicklung der Hasenstrecken auf der Insel Föhr in den Jahren vor 2001 und danach waren trotz mehrmaliger Anfrage beim Landesjagdverband Schleswig-Holstein nicht zu bekommen. Aus meiner Sicht war zu erwarten, dass in dieser Population zumindest von populationsgenetischer Seite ein genetischer Flaschenhalseffekt detektierbar sein würde. Aber grundsätzlich war es natürlich auch bei den anderen Populationen von Bedeutung, ob in diesen ähnliche Effekte auffindbar sein würden. Flaschenhalseffekte können zu verstärkten Inzuchtraten führen, da die Partnerwahl stark eingeschränkt wird. Außerdem können sie die genetische Variabilität reduzieren und schädliche Allele können in Populationen fixiert werden. Dadurch wird die potenzielle Anpassungsfähigkeit eingeschränkt, was die Auslöschung der Population zur Folge haben kann (Frankel & Soule, 1981; Ralls et al., 1988; Hedrick & Miller, 1992; Jiminez et al., 1994; Lande, 1994; Mills & Smouse, 1994; Vrijenhoek, 1994; Frankham, 1995a; Frankham, 1995 b; Lynch et al., 1995; Bryant et al., 1986; Goodnight, 1987).

Für mich war von besonderem Interesse, ob und wie sich dieser Einbruch der Wirtspopulation auf Föhr auf die Parasitenfauna ausgewirkt hatte. Die Ergebnisse aus der parasitologischen Untersuchung in meiner Arbeit und der Vergleich mit früheren Studien (Böckeler et al., 1994) legen den Schluss nahe, dass es tatsächlich massive Veränderungen der Parasitenfauna im relevanten Zeitraum gab. Siehe hierzu bitte 8. in dieser Diskussion. Die Ursache für den damaligen Populations-einbruch ist unbekannt. Eine Naturkatastrophe lässt sich ausschließen; für eine

IV. Diskussion

seuchenartige Erkrankung mit hoher Mortalität, wie z. B. EBHS, fehlen ebenfalls Anhaltspunkte.

Bei der Auswertung mit Hilfe eines spezifisch zur Aufspürung rezenter Flaschenhalseffekte in Populationen konzipierten Computerprogramms (BOTTLENECK) ergab sich ein Problem: Wie lang dieser genetische Engpass genau zurückliegt, lässt sich leider nicht abschließend klären, da die zur Berechnung notwendige Variable der effektiven Populationsgröße (Cornuet & Luikart, 1996) nicht vorliegt. Prinzipiell lassen sich mit dem verwendeten Programm bis zu zehn Jahre zurückliegende genetische Flaschenhalseffekte detektieren (Suchentrunk mündliche Mitteilung, 2014).

Ist die genetische Variabilität in einer Population reduziert, so kann sich dies in verminderter Fitness bis hin zu einer Inzuchtdepression äußern. Aus der Literatur kennt man Zusammenhänge zwischen Heterozygotie und fitnessbezogenen Parametern (z. B. Koehn et al., 1973; Mitton & Koehn, 1975; Koehn et al., 1976; Hartl et al., 1994; Hartl et al., 1995; Hansson & Westerberg, 2002; Reed & Frankham, 2003; Rowe et al., 1999).

3.2 Körperkondition und Heterozygotiegrad

Die nächste Fragestellung lautete daher: „Gibt es einen Zusammenhang zwischen dem Heterozygotiegrad und der Körperkondition?“

Diese Frage musste mit „nein“ beantwortet werden. Es konnte kein Zusammenhang zwischen der Körperkondition und dem Heterozygotiegrad nachgewiesen werden.

Aus der Literatur ist bekannt, dass z. B. in Populationen, in denen eine Inzuchtdepression vorliegt, die Fitness der Individuen reduziert ist (Reed & Frankham, 2003). Allerdings gibt es auch Studien, in denen solche Zusammenhänge nicht gezeigt werden konnten (z. B. Rowe & Beebee, 2001; Meyer, 2005; Gibbs & Chiacchi, 2012). Grundsätzlich wäre vorstellbar, dass beim Europäischen Feldhasen

IV. Diskussion

in Deutschland durch die massiven Populationseinbrüche, welche die Tierart erfahren musste (Spittler, 1987; Handbuch des Deutschen Jagdschutzverbandes, 2013) und durch die Fragmentierung der Populationen durch menschlichen Einfluss (Fickel et al., 1999; Fickel, 2003) eine sich über die Körperkondition ausdrückende Inzuchtdepression festzustellen ist.

Bei meiner Studie lagen lediglich in einer Population Hinweise auf Inzucht vor (s. Abschnitt 3.1 in dieser Diskussion). Hinweise auf eine sich über verminderte Körperkondition ausdrückende Inzuchtdepression konnten nicht gefunden werden. Möglicherweise stieß hier mein gewähltes Markersystem für die Determinierung des Heterozygotiegrades auch an seine Grenzen und ich konnte deshalb keine Zusammenhänge aufspüren. Siehe hierzu bitte das Fazit unter 7.1 in der Diskussion. Einige andere Studien, bei denen der Focus auf Inzuchtdepression lag, nutzten ebenfalls neutrale Marker, um den Heterozygotiegrad ihrer Studienobjekte zu ermitteln. In diesen Studien wurden bestenfalls schwache Zusammenhänge zwischen Heterozygotie und Fitness nachgewiesen (Grueber et al., 2008; Chapman et al., 2009; Szulkin et al., 2010).

Grundsätzlich wäre vorstellbar gewesen, dass die Körperkondition außer von Parasiten auch von anderen Krankheitserregern negativ beeinflusst wird. Hierzu sollte eine typische Viruserkrankung von *Lepus europaeus*, nämlich das European Brown Hare Syndrom Virus (EBHS) (Frölich et al., 2001a; Portejoie et al., 2009), untersucht werden.

Üblicherweise finden Ausbrüche mit EBHS im Herbst statt. Die höheren Populationsdichten im Herbst nach der Reproduktionszeit, der Verlust der maternalen Antikörper bei den Junghasen und ungünstige Witterungsbedingungen sind begünstigende Faktoren für diese Krankheitsausbrüche (Lavazza et al., 1992; Gavier-Widen & Mörner, 1993; Duff et al., 1994; Lavazza et al., 1996; Duff et al., 1997). Man kann bei EBHS zwischen einem akuten und einem chronischen Infektionsverlauf unterscheiden (Drews et al., 2011). Bei der Altersklasse der Tiere jünger als 2 - 3 Monate scheint es eine geringere EBHS-Prävalenz zu geben als in den älteren Altersklassen. Es existieren allerdings keine geschlechtsspezifischen Prävalenzunterschiede (Gavier-Widen & Mörner, 1993; Zanni et al., 1993). Bei

IV. Diskussion

insgesamt knapp 100 getesteten Tieren war der Befund in jedem Einzelfall negativ. Die Tiere wurden zwischen dem 290. und 345. Kalendertag getötet; der Zeitraum der Probennahme war also für die Detektion einer möglichen EBHS-Infektion optimal. Von 96 untersuchten Tieren waren 14 Tiere der Altersklasse subadult, also jünger als 6 Monate, zuzuordnen.

Weitere Untersuchungen hierzu wurden eingestellt, da sich abzeichnete, dass selbst bei etwaigen, einzelnen Befunden die positive Stichprobenzahl zu gering ausgefallen wäre, um aussagekräftige Daten im Hinblick auf einen Einfluss auf die Körperkondition zu liefern. Probenmaterial in Form von Gewebe und Serum liegt allerdings noch vor und könnte für weitere Studien genutzt werden.

4. Parasiten

Viele Arbeiten zum Parasitenbefall des Europäischen Feldhasen sind mindestens zehn Jahre oder sogar mehrere Jahrzehnte alt (z. B. Kutzer & Frey, 1976; Haupt & Hartung, 1977; Nickel & Gottwald, 1979; Forstner & Ilg, 1982; Soveri & Valtonen, 1983; Boch & Schneidawind, 1988; Pakandl, 1990; Allgöwer, 1992; Böckeler et al., 1994). Dass sich radikale Änderungen bezüglich der Parasitenfauna in diesen Zeiträumen ergeben können, wurde in dieser Arbeit anhand der Insel Föhr belegt. Alle untersuchten Gebiete, mit Ausnahme der Insel Föhr, wurden zuvor parasitologisch noch nie untersucht. Somit wurden wertvolle neue Erkenntnisse zur Parasitenfauna von *Lepus europaeus* in Deutschland gewonnen. Keine Arbeit zuvor deckte in aufeinander folgenden Beprobungsjahren einen so großen geographischen Bereich inklusive Inselrevieren ab.

Das Ziel war die qualitative und quantitative Charakterisierung der Parasitenfauna des europäischen Feldhasen vom deutschen Festland und der Insel Föhr. Daten von der Insel Pellworm wurden mir zur Verfügung gestellt.

Die erste Fragestellung lautete: „Wie setzt sich die Parasitenfauna in den einzelnen Populationen zusammen?“

Einige Bedingungen für eine Untersuchung auf Ektoparasiten waren im Rahmen der Treibjagden suboptimal; da die ausgenommenen, aber nicht abgebalgten Kadaver anschließend durch die Jäger direkt der weiteren Verwertung zugeführt wurden, war nur eine rudimentäre Untersuchung unter hohem Zeitdruck möglich. Daher beschränkte ich mich auf Zecken (Ixodida). Nur bei einem einzigen beprobten Exemplar des Europäischen Feldhasen konnten Zecken nachgewiesen werden. Dabei handelte es sich um adulte, weibliche Zecken der Art *Ixodes ricinus*. Grundsätzlich scheint Zeckenbefall beim Feldhasen aber durchaus eine Rolle zu spielen. Denn bei einem von mir als Fallwild außerhalb der beprobten Reviere untersuchten Individuum aus dem Juli 2010, dessen Daten und Untersuchungsergebnisse allerdings nicht in die vorliegende Arbeit eingingen, parasitierten 87 adulte weibliche Zecken der Art *Ixodes ricinus*. Zudem ist Befall mit verschiedenen Arten der Ixodida beim Europäischen Feldhasen von zahlreichen anderen Autoren dokumentiert (z. B. Koenen, 1956; Rieck, 1962; Zörner, 1981; Tälleklint & Jaenson, 1993; L'Vov et al., 2001; Lorusso et al., 2011).

Möglicherweise hing die geringe Prävalenz und Intensität von Zecken in meiner Arbeit mit der Untersuchungszeit von Oktober bis Dezember zusammen. In einer Studie an *Erinaceus europaeus*, dem Braunbrustigel, wurden im Frühjahr und den Monaten August, September und Oktober die höchste Anzahl an weiblichen, adulten Zecken der Art *Ixodes ricinus* festgestellt (Pfäffle, 2010). Auch Gray et al. (2009) stellen heraus, dass sich die Aktivität von *I. ricinus* Nymphen und Adulten von März bis Oktober erstreckt. Die Autoren weisen jedoch auch darauf hin, dass in den meisten Gebieten Mitteleuropas eine Aktivität von Zecken, unabhängig von der Art, in der Zeit von Mitte November bis Mitte Februar selten ist. Nach diesen Erkenntnissen wäre es also zumindest zu erwarten gewesen, dass Prävalenz und Intensität der Parasiten bei den im Oktober geschossenen Tieren höher ausfällt.

Bei *Lepus europaeus* wurden bisher zahlreiche Parasitenspezies nachgewiesen. Die häufigsten Endoparasitenarten unserer Breiten wurden bereits in der Einleitung vorgestellt. Außer diesen findet sich beim Feldhasen potenziell noch *Passalurus*

IV. Diskussion

ambiguus, ein beim Wildkaninchen häufiger intestinaler Nematode (Dunsmore, 1966; Rinaldi et al., 2007; Sheng et al., 2014). In der Literatur sind für diese Art sehr niedrige, nur bei etwa 1 % liegende Prävalenzen beim Europäischen Feldhasen dokumentiert (z. B. 0,7 %, Gottschalk, 1973; 1,2 %, Kutzer & Frey, 1976; 1,0 %, Poglayen et al., 1994). Chroust et al. (2012) fanden in ihrer Studie an Feldhasen aus Österreich und Tschechien keinen einzigen Parasiten dieser Art; gleiches gilt für eine andere Studie an Europäischen Feldhasen aus Tschechien, die 2012 veröffentlicht wurde (Lukesova et al., 2012). Kornas et al. (2014) konnten *P. ambiguus* mit einer Prävalenz von 6 % bei *Lepus europaeus* aus Polen nachweisen. In meinem Untersuchungsmaterial war kein Befall mit dieser Parasitenart festzustellen. Zumindest bei den Revieren mit größeren Hasenstrecken (Aiterhofen, Börger, Föhr, Gensingen, Wörth a. d .I.) lässt sich daraus folgern, dass der Parasit in diesen Populationen nicht vorkommt.

Alle beprobten Feldhasen wurden zweifach auf Trematodenbefall untersucht: Zum einen wurde in den mittels Sedimentationsverfahren aufbereiteten Kotproben nach Trematodeneiern gesucht. Die seziierten Lebern wurden außerdem nach adulten Saugwürmern gescreent. Bei keinem Exemplar waren Eier oder adulte Trematoden auffindbar.

Prinzipiell kann *Lepus europaeus* Endwirt für verschiedene Trematodenarten sein, z. B. *Fasciola hepatica* und *Dicrocoelium dendriticum* (z. B. Tropilo, 1964; Grabner & Lebrette, 1971; Gottschalk, 1973; Yanchew, 1973; Kutzer & Frey, 1976; Nickel & Gottwald, 1979; Soveri & Valtonen, 1983; Frölich et al., 2001b; Rondelaud et al., 2001; Kleiman et al., 2004; Alzaga et al., 2009). Für beide Arten sind niedrige Prävalenzen im Europäischen Feldhasen dokumentiert, für *Dicrocoelium dendriticum* z. B. 2,8 % bei Feldhasen aus Thüringen (Gottschalk, 1973) und für *Fasciola hepatica* 0,34 % bei untersuchten Tieren aus Österreich (Kutzer & Frey, 1976). Neuere Studien an Europäischen Feldhasen aus Österreich und Tschechien von Chroust et al. (2012) und an Feldhasen aus Polen von Kornas et al. (2014) ergaben weder Befall mit *D. dendriticum* noch mit *F. hepatica*.

Aus meiner Sicht wäre zumindest in den Föhrer und Pellwormer Populationen ein Trematodenbefall zu erwarten gewesen, denn Schaf- und Rinderhaltung ist dort weit

IV. Diskussion

verbreitet. Für die Pellwormer Population wurden leider keine Untersuchungen hierzu von Annika Posautz und Team durchgeführt. Böckeler et al. (1994) konnten auch keinen Trematodenbefall bei Europäischen Feldhasen von Föhr nachweisen. Dies legt den Schluss nahe, dass dort keiner oder nur ein niedriger Infektionsdruck mit diesen Parasitenspezies vorlag und generell diese Arten in den von mir untersuchten Gebieten unbedeutend sind. Auf Nachfrage berichteten mir zwei auf der Insel ansässige Schäfer, bei Kotuntersuchungen an ihren Schafen seien bisher auch keine Trematoden nachgewiesen worden. Für den Wirt sind die negativen Befunde positiv zu bewerten, denn Infektionen mit *F. hepatica* z. B. sollen bei höheren Intensitäten bei *Lepus europaeus* zum Tod führen (Ippen et al., 1995).

Für die im Rahmen meiner Arbeit nachgewiesenen Endoparasitenspezies wurde untersucht, welche Faktoren die Prävalenzen und Intensitäten beeinflussen. Auf diese wird nun nachfolgend eingegangen.

4.1 Populationsspezifische Unterschiede

Ich konnte feststellen, dass es regionale Unterschiede hinsichtlich der Prävalenzen und Intensitäten in den untersuchten Gebieten im Beprobungszeitraum gab.

Sowohl die Prävalenzen als auch die Intensitäten werden von verschiedenen Faktoren reguliert, wie z. B. der Wirtsdichte und der Niederschlagsmenge am jeweiligen Standort (z. B. Taraschewski, 2006; Winternitz et al., 2012). In der Literatur ist dokumentiert, dass die Populationsdichte der Wirte im Zusammenhang mit *Eimeria*-Infektionen eine entscheidende Rolle spielt, insbesondere in Verbindung mit ungünstigen Bedingungen, wie sie in Populationen mit Überbestand herrschen (Pellerdy, 1974; Catchpole et al., 1976; Soulsby, 1982; Tacconi et al., 1995). Die Prävalenzen fallen in Populationen mit höherer Wirtsdichte höher aus (Bertolino et al., 2003; Hakkarainen et al., 2006). Allerdings sind auch negative Zusammenhänge zwischen der Dichte der Wirtstierpopulation und der Prävalenz mit Parasiten aus der Gattung *Eimeria* bekannt (Winternitz et al., 2012). Zu den exakten Wirtspopulationsdichten in den von mir untersuchten Revieren liegen methodisch bedingt leider keine genauen Daten vor. Deshalb kann ich leider keine Aussagen darüber treffen, welche

IV. Diskussion

Zusammenhänge zwischen den Populationsdichten meiner untersuchten Wirtstiere und Prävalenzen und Intensitäten von Parasiten vorlagen.

Für den Lungenwurm *Protostrongylus pulmonalis* – der Parasit hat einen obligat zweiwirtigen Entwicklungszyklus mit verschiedenen Arten von Nackt- und Gehäuseschnecken als Zwischenwirte (Joyeux & Gaud, 1946; Grewald et al., 2003; Boch et al., 2006) – hat nicht nur die Dichte der Endwirtpopulationen einen Einfluss auf Prävalenzen und Intensitäten. Der Parasit kann sich nur in Regionen etablieren, in denen seine Zwischenwirte vorhanden sind. Unterschiede in der Prävalenz des Parasiten kommen also möglicherweise durch die An- bzw. Abwesenheit und die Populationsdichte von Schneckenarten zustande, die sich als Zwischenwirt eignen (Kutzer, 1992). Kugel diagnostizierte im Rahmen seiner Untersuchungen an hessischen Feldhasen bei Tieren aus Revieren mit überdurchschnittlichen Besatzdichten signifikant häufiger Lungenwurminfektionen als bei Individuen aus Gebieten mit unterdurchschnittlichen Besatzdichten (Kugel, 2000).

Für die These der Abhängigkeit des Parasiten von der Zwischen- und Endwirtdichte sprechen auch die sich stark unterscheidende Prävalenzen, die in der Literatur dokumentiert sind. So zum Beispiel aus Ungarn, wo eine Prävalenz von 60 % festzustellen war (Babos, 1962). Haupt und Stubbe (1990) konnten bei ihren Untersuchungen ebenso wie Haupt et al. (1996) überhaupt keine Lungenwürmer nachweisen. Böckeler et al. (1994) hatten in ihrer Arbeit unter anderem auch Europäische Feldhasen von der Insel Föhr zur Untersuchung und fanden ebenfalls keinen Befall mit Lungenwürmern. Auch bei Sektionstieren und im Rahmen von Jagden erlegten Tieren aus Österreich wurden von den Mitarbeitern des Forschungsinstituts für Wildtierkunde und Ökologie in Wien noch nie Lungenwürmer gefunden (Suchentrunk & Posautz mündliche Mitteilung, 2013). Bei einer aktuellen Studie aus Tschechien wurde bei den untersuchten Feldhasen eine *Protostrongylus* spp. Prävalenz von 25,7 % dokumentiert (Lukesova et al., 2012); bei Europäischen Feldhasen aus Polen betrug die *P. pulmonalis* Prävalenz 4,8 % (Kornas et al., 2014).

Auch die Bodenzusammensetzung im Biotop spielt eine Rolle und kann Parasiten beeinträchtigen und zu populationsspezifischen Unterschieden führen. So stellte Buhr fest, dass *Graphidium strigosum* in Revieren mit Staub- und Sandböden nicht

IV. Diskussion

vorkam (Buhr, 1935; zitiert in Heintzelmann-Gröngröft, 1976). Die Ergebnisse aus meiner und anderen Arbeiten legen ebenfalls den Schluss nahe, dass das Vorkommen von *G. strigosum* gebietsweise sehr stark variiert. Es gibt Arbeiten, in denen der Magenwurm nicht gefunden wurde (von Seck-Lanzendorf, 1997; Haupt & Stubbe, 1990); andere Autoren dokumentierten teils hohe Prävalenzen von 42 - 60 % (Boch & Schneidawind, 1988), 59,9 % (Hannemann, 1971), 4,4 % (Gottschalk, 1973), 0,34 % (Kutzer & Frey, 1976) sowie 44,9 % (Kozakiewics et al., 1982). Die aktuellsten internationalen Studien zur Parasitenfauna des Europäischen Feldhasen ergaben. *G. strigosum* Prävalenzen von 3,9 % in Tschechien (Lukesova et al., 2012), 12,4 % in Österreich und 9,4 % bei einer weiteren Untersuchung in Tschechien (Chroust et al., 2012). Bei einer Studie an *Lepus europaeus* aus Spanien war *G. strigosum* nicht nachweisbar (Alzaga et al., 2009); gleiches gilt für eine Studie aus Polen (Kornas et al., 2014).

Theoretisch sollten Prävalenzen und Intensitäten von Parasiten in direktem Zusammenhang stehen. Keith et al. (1986) fanden in Schneeschuhhasen (*Lepus americanus*) einen positiven Zusammenhang zwischen Prävalenzen und Intensitäten. Diese Beobachtung konnte ich in der Population Wörth a. d. I. bei *Protostrongylus pulmonalis* machen. *P. pulmonalis* war in dieser Population mit den höchsten Intensitäten (zwischen 1 und 620 Würmer pro Feldhase) vertreten. Wie bereits erwähnt, ist *P. pulmonalis* auf Zwischenwirte, nämlich Nackt- und Gehäuse-schnecken, angewiesen (Boch et al., 2006). Es ist durchaus denkbar, dass die hohe durchschnittliche Befallsintensität in Wörth a. d. I. mit einem hohen Infektionsdruck verbunden ist. *P. pulmonalis* hatte in der Population aus Wörth a. d. I. eine Prävalenz von 57,0 %, deutlich mehr als in den beiden anderen Populationen Aiterhofen (30,8 %) und Börger (25,0 %). Wenn in den Zwischenwirten die Prävalenz ähnlich hoch ist, sind die Wirte auch einem hohen Infektionsdruck ausgesetzt und es kommt immer wieder zu neuen bzw. zusätzlichen Infektionen. Eine Studie an den als Zwischenwirt in Frage kommenden Schneckenarten im Beprobungsgebiet könnte diesen Zusammenhang untersuchen, und klären, ob möglicherweise in diesem Revier besonders günstige Bedingungen für die Schnecken herrschen. Auch eine geringere immunologische Kompetenz der Wirte im Hinblick auf die Abwehr des Lungenparasiten wäre denkbar.

Einige bemerkenswerte populationsspezifische Befunde sollen besonders herausgestellt werden:

1) *Trichostrongylus retortaeformis* wurde lediglich in zwei Populationen nachgewiesen, in der Population aus Bellheim mit einer Prävalenz von 8,2 % und in der Population aus Pellworm mit einer Prävalenz von 94,4 % (Tab. 33). In allen anderen Populationen konnte dieser Parasit nicht gefunden werden. In der Literatur finden sich zu diesem Parasiten aber fast ausnahmslos sehr hohe Prävalenzen. Forstner und Ilg geben eine Prävalenz von 96,5 % an (Forstner & Ilg, 1982), Haupt und Stubbe (1990) ermittelten eine Prävalenz von 84,6 % und auch bei Barth und Brüll (1975) war die Prävalenz mit 93,0 % sehr hoch. Eine aktuelle Studie an Europäischen Feldhasen aus Österreich und Tschechien ergab ebenfalls sehr hohe Prävalenzen für diese Parasitenart: 82,7 % in *Lepus europaeus* aus Österreich und 83,2 % in Feldhasen aus Tschechien (Chroust et al., 2012). Eine ähnlich hohe Prävalenz ergab sich auch aus einer tschechischen Studie; hier betrug die Prävalenz für *T. retortaeformis* 75,8 % (Lukesova et al., 2012).

Aber es finden sich auch andere Befunde in der Literatur. Von Seck-Lanzendorf fand in ihrer Arbeit *T. retortaeformis* in deutlich niedrigeren Prävalenzen als in der bisherigen Literatur angegeben (Von Seck-Lanzendorf, 1997). Bei Europäischen Feldhasen in Polen dokumentierten die Autoren in einer ganz aktuellen Studie ebenfalls deutlich niedrigere Prävalenzen. Diese betragen nur 25,5 % in juvenilen Tieren und 43,7 % in adulten Hasen (Kornas et al., 2014).

Nicht nur die Prävalenzen für *T. retortaeformis*, sondern auch seine Befallsintensitäten, mit Ausnahme der Pellwormer Population (maximal 9430 Würmer), waren erstaunlich gering (Tab. 34). Von mir wurde eine maximale Befallsintensität von 102 Würmern in einem Individuum festgestellt. An dieser Stelle sei aber erwähnt, dass sich meine angewandte Quantifizierungsmethode von derjenigen unterschied, welche bei der Auswertung durch die Wiener Kollegen Anwendung fand. Während ich den kompletten Magen-Darm-Trakt-Inhalt auf vorkommende Parasiten untersuchte, wurde von den Wiener Kollegen nur 1/10 des Inhalts des Magen-Darm-Trakts quantifiziert und die Anzahl der gefundenen Parasiten hochgerechnet. Dies könnte bedeuten, dass möglicherweise zufällig

IV. Diskussion

besonders stark befallene Regionen des Intestinaltraktes untersucht wurden und somit überhöhte Befallsintensitäten berechnet wurden; dieses Ergebnis also nicht zwangsläufig im Gegensatz zu den von mir gefundenen Intensitäten steht.

Mittels meiner populationsgenetischen Analysen konnte ich feststellen, dass auch die Festlandpopulationen relativ isoliert voneinander sind. Leider ist nichts darüber bekannt, ob *T. retortaeformis* in den von mir untersuchten Revieren mit negativem Befund vor meiner Studie vorhanden war oder nicht. In der Population Bellheim war der Parasit 2009 noch nachweisbar, in den darauf folgenden Jahren nicht mehr. Es könnte also durchaus sein, dass der Parasit seinem Wirt in dieser Population „verloren gegangen“ ist — möglicherweise, weil die Wirtsdichte zu gering wurde, um eine erfolgreiche Parasitentransmission zu ermöglichen. Die immer geringer werdenden Populationsdichten in den von mir untersuchten Revieren könnten darüber hinaus eine grundsätzliche Erklärung dafür sein, dass ich den Parasiten fast ausnahmslos nicht nachweisen konnte.

2) Die im Jahr 1994 auf Föhr noch vorhandenen Parasitenarten *G. strigosum*, *T. retortaeformis* und *T. leporis* (Böckeler et al., 1994) waren von mir nicht mehr nachweisbar. Möglicherweise sind diese Parasiten ihrem Wirt in der besagten Population „verloren gegangen“. Welche Schlüsse ich daraus genau ziehe, siehe dazu bitte 8. in dieser Diskussion.

Grundsätzlich lässt sich aus dem Vergleich der regional unterschiedlichen Prävalenzen und Intensitäten für die Wirte folgern, dass die Wirte je nach Herkunft einem unterschiedlichen Infektionsdruck mit teilweise variierenden Parasitenspezies ausgesetzt sind oder aber immunologisch wirkungsvoller auf Parasiten reagieren können. Parasitierung bedeutet Stress für den Wirt (Taraschewski, 2006). Daher ist vorstellbar, dass es nicht nur regionale Unterschiede bezüglich der Prävalenzen und Intensitäten von Parasiten gibt, sondern auch Unterschiede in den „Stressleveln“ der Wirte. Dies wäre ein denkbarer Ansatz für weitere Studien.

4.2 Jahres- und kalendertagspezifische Unterschiede

Mögliche Ursachen für eine jahres- und kalendertagabhängige Dynamik könnten wechselnde Umweltbedingungen, wie z. B. jahreszeitlich extreme Temperaturen oder Niederschlagsmengen sein. Dies kann sich positiv oder negativ auf die Überlebensrate und Infektiösität der im Freien heranreifenden parasitären Entwicklungsstadien, in meinem Fall von *Trichuris leporis*, auswirken (Schoeb et al., 2007). Eimerien wird eine relativ hohe Resistenz gegen Umwelteinflüsse zugeschrieben (Gräfner, 1986); möglicherweise werden ihre im Freien heranreifenden Dauerstadien von exogenen Einflüssen weniger tangiert als andere Parasitenarten. Trotzdem sollen Infektionen mit Eimerien im Zusammenhang mit länger anhaltenden Regenperioden stehen (Spiecker, 1966). Dies soll auf den durch die ungünstigen Umweltbedingungen verursachten Stress beim Wirt zurückzuführen sein (Obwolo, 1976; Konrad, 1986).

Änderungen der Umweltbedingungen können sowohl innerhalb eines Jahres, also kalendertagabhängig, als auch zwischen verschiedenen Jahren, also jahrespezifisch, auftreten. Auch Änderungen in der Wirtsdichte könnten jahres- und kalendertagabhängige Prävalenz- und Intensitätsunterschiede hervorrufen, denn Wirtsdichte und Intensitäten bzw. Prävalenzen von Parasiten stehen miteinander in positivem Zusammenhang (Taraschewski, 2006; Winternitz et al., 2012). Außerdem ist vorstellbar, dass die Wirte im Frühherbst, den noch milderen Temperaturen geschuldet, qualitativ höherwertige Nahrung finden als im Spätherbst. Das könnte sich wiederum auf ihre körperliche Verfassung, z. B. die Abwehrleistung des Immunsystems, auswirken. Am deutlichsten waren die kalendertagabhängigen Prävalenz- und Intensitätsveränderungen in meiner Arbeit in den Populationen Föhr und Pellworm (Tab. 59 und Abb. 23). Von welchen Faktoren diese konkret beeinflusst wurden, kann abschließend leider nicht geklärt werden. Zur Wirtsdichte liegen keine konkreten Daten vor. Es ist allerdings einsichtig, dass die Populationsdichte des Europäischen Feldhasen im Laufe der – außerhalb der Fortpflanzungszeit der Spezies liegenden – Jagdsaison verringert wird. Trotzdem fielen Prävalenzen und Intensitäten im selben Jahr bei späteren Beprobungsterminen höher aus als am früheren Kalendertag bei noch höherer Wirtsdichte. Möglicherweise sind die höheren Intensitäten und Prävalenzen tatsächlich der

ungünstigeren Nahrungssituation zum späteren Kalendertag geschuldet. Dieses Phänomen ist in der Literatur noch wenig untersucht.. Bei einer vergleichbaren Studie an Schneeschuhhasen konnte z. B. kein Zusammenhang zwischen der *Eimeria spp.* Prävalenz und dem Beprobungsmonat festgestellt werden (Keith et al., 1986).

4.3 Geschlechts- und altersspezifische Unterschiede

Geschlechtsspezifische Unterschiede bei der Parasitierung von Wirten sind in der Literatur vielfach dokumentiert. In geschlechtsreifen männlichen Wirten finden sich oft höhere parasitäre Belastungen als in geschlechtsreifen weiblichen Wirten und in noch nicht geschlechtsreifen Jungtieren beiderlei Geschlechts (Randolph, 1975; Folstad et al., 1988; Craine et al., 1995; Muehlenbein & Bribiescas, 2005).

Auf Grund ihrer Hormonlage – Testosteron supprimiert das Immunsystem – sind männliche Tiere benachteiligt, was die Abwehr von Infektionserregern betrifft (Rowsewitt, 1986; Rowsewitt, 1989; Muehlenbein & Bribiescas, 2005; Taraschewski, 2006; Decristophoris et al., 2007; Malo et al., 2009). Testosteron hat im Verhaltenskomplex Fortpflanzung bei männlichen Wirbeltieren eine Schlüsselrolle, da es z. B. das Verhalten, das Aussehen und letztendlich auch den Reproduktionserfolg maßgeblich beeinflusst (Miles et al., 2007). Allerdings scheint Testosteron nicht eine grundsätzlich supprimierende Wirkung auf alle Bereiche des Immunsystems zu haben, sondern unter bestimmten Umständen auch eine verstärkende Wirkung auf bestimmte Komponenten auszuüben (Hasselquist et al., 1999; Bilbo & Nelson, 2001; Buchanan et al., 2003; Ruiz et al., 2010; Ezenwa et al., 2012). Ich konnte einen signifikanten Einfluss des Geschlechts auf die *T. leporis* Prävalenz, nämlich signifikant geringere Prävalenz bei weiblichen Tieren, feststellen.

Andererseits sind aus der Literatur auch gegensätzliche Feldhasen-spezifische Ergebnisse bekannt. Sowohl Forstner und Ilg als auch Allgöwer stellten bei weiblichen Europäischen Feldhasen höhere *T. leporis* Prävalenzen fest als bei männlichen (Forstner & Ilg, 1982; Allgöwer, 1992). Bei einer neueren Studie an *Lepus europaeus* aus Tschechien wurde für keine der dort gefundenen

IV. Diskussion

Parasitenarten (*Eimeria* spp., *Trichostrongylus retortaeformis*, *Trichuris leporis*, *Graphidium strigosum*, *Strongyloides* sp., *Protostrongylus* spp. und Bandwürmer aus der Familie Anoplocephalidae) geschlechtsspezifische Prävalenzunterschiede detektiert (Lukesova et al., 2012). Beim Schneeschuhhasen, *Lepus americanus*, konnten Keith et al. (1986) keine geschlechtsbezogenen Prävalenzunterschiede für *T. leporis* aufdecken.

Warum ich diese geschlechtsspezifischen Prävalenzunterschiede nur für *T. leporis* und keine der anderen Parasitenarten nachweisen konnte, bleibt unklar. Darüber hinaus konnte ich keine geschlechtsspezifischen Unterschiede hinsichtlich der Parasitierungsintensität feststellen. Dies gilt für alle von mir getesteten Parasitenart und ist zunächst genau so verwunderlich wie die Datenlage bezüglich der Prävalenzen. Denn wie bereits erwähnt sollen männliche Tiere auf Grund der immunsupprimierenden Eigenschaften von Testosteron oft höhere parasitäre Belastungen beherbergen (Randolph, 1975; Rowsewitt, 1986; Folstad et al., 1988; Rowsewitt, 1989; Craine et al., 1995; Muehlenbein & Bribiescas, 2005; Taraschewski, 2006; Decristophoris et al., 2007; Malo et al., 2009). Eine mögliche Erklärung wäre, dass Testosteron auch bei *Lepus europaeus* nicht eine generell supprimierende Wirkung auf das Immunsystem hat, wie in einigen auch aktuellen Studien belegt (Hasselquist et al., 1999; Bilbo & Nelson, 2001; Buchanan et al., 2003; Ruiz et al., 2010; Ezenwa et al., 2012). Es wäre aber auch möglich, dass das Fehlen geschlechtsspezifischer Intensitätsunterschiede und der Nachweis von signifikanten geschlechtsbezogenen Prävalenzunterschieden für nur eine Parasitenart einer anderen Tatsache geschuldet ist. Die Fortpflanzung des Europäischen Feldhasen unterliegt einem jahreszeitlichen Rhythmus; er ist eine saisonal polyöstrische Tierart (Röllig, 2008). Die Reproduktionsperiode beginnt in Mitteleuropa ungefähr Mitte Januar und dauert bis Anfang September (Stieve, 1952; Martinet et al, 1970; Möller, 1980; Ciberej, 1993; Röllig, 2008). Sowohl die Gonaden der Häsinnen als auch die der Rammler unterliegen einer jahreszeitlichen Veränderung. Das durchschnittliche Hodengewicht der adulten männlichen Tiere steigt ab November an und erreicht sein Maximum im März des darauf folgenden Jahres. Die Gewichtszunahme der Ovarien der adulten weiblichen Tiere beginnt im Januar und hat in den Monaten Februar bis April den Maximalwert erreicht (Röllig, 2008). Männliche Feldhasen sind von September bis Dezember durch ihren

IV. Diskussion

veränderten Hormonstatus unfruchtbar (Lincoln, 1974). In genau diese Phase fällt die Jagdsaison, in der ich Proben gewonnen habe. Also fällt möglicherweise die immunsupprimierende Wirkung des Testosterons in dieser Zeit weg, da nur sehr wenig davon gebildet wird. Um diese These zu überprüfen, müssten Proben während der Reproduktionszeit gesammelt werden, was sich aber auf Grund der Gesetzeslage als sehr schwierig gestalten dürfte.

Ungeklärt ist die Frage, ob sich bei *Lepus europaeus* Einflüsse seiner Parasiten auf die Reproduktion ergeben. Falls ja, wäre dies ein weiterer Faktor, der sich negativ auf die Bestandsentwicklungen auswirken könnte. Denn dass Parasiten die Reproduktion von Wirten stark negativ beeinflussen können, ist in der Literatur dokumentiert (Übersicht siehe z. B. Taraschewski, 2006).

Auch altersklassenspezifische Unterschiede bezüglich Prävalenzen und Intensitäten von Parasiten finden sich in der Literatur. Bei einer Studie am Springbock *Antidorcas marsupialis* beherbergten Jungtiere höhere Intensitäten einer *Eimeria*-Art als ältere Tiere. Die Parasitenintensität nahm mit zunehmendem Alter der Tiere ab (Turner et al., 2012).

Eimerien des Europäischen Feldhasen zeigen auch eine Altersgruppen-abhängige Prävalenz. So fiel bei Kugel (2000) die *Eimeria* Prävalenz bei jungen Feldhasen unter einem Jahr mit 79,5 % signifikant höher aus als mit 49,9 % bei Althasen. Chroust et al. (2012) fanden in ihrer Studie an *Lepus europaeus* aus Österreich und Tschechien ebenfalls bei den adulten Tieren signifikant geringere *Eimeria* Prävalenzen als bei subadulten Tieren. Darüber hinaus deckte das Forscherteam signifikant höhere Prävalenzen von *P. pulmonalis* und *T. leporis* und signifikant geringere Prävalenzen von *G. strigosum* und *T. retortaeformis* bei adulten Hasen im Vergleich zu subadulten Tieren auf. Kornas et al. (2014) konnten ebenfalls signifikante altersabhängige Prävalenzunterschiede bezüglich Parasiten der Gattung *Eimeria* in polnischen Feldhasen nachweisen. Auch hier fiel die Prävalenz bei den juvenilen Individuen signifikant höher aus.

In meiner Arbeit deutete sich wiederholt ein Zusammenhang zwischen der Prävalenz von „*Eimeria spp.* Gesamt“ und der Altersklasse an, immer an der Grenze des

IV. Diskussion

Signifikanzniveaus mit höheren Prävalenzen bei den subadulten Tieren. Darüber hinaus beherbergten subadulte Tiere signifikant höhere Intensitäten als adulte. Möglicherweise sind diese Befunde darauf zurückzuführen, dass das Immunsystem jüngerer Säugetiere noch nicht mit der gleichen Effektivität arbeitet, wie das älterer Tiere, die schon einmal Kontakt mit dem betreffenden Erreger hatten (Gallazi, 1977; Prechtel, 1995).

Auch hier könnte ein Faktor vorliegen, der sich negativ auf die *Lepus europaeus* Populationen auswirkt. In der Literatur wird darauf hingewiesen, dass Eimerienbefall bei Junghasen in Kombination mit feuchter Witterung im Sommer zu einer bis zu 100 %igen Verlustrate unter den Junghasen führen kann (Zörner, 1981). Diese verendeten Tiere stehen dann in der nächsten Reproduktionsphase nicht zur Verfügung und der Populationszuwachs fällt weitaus geringer aus.

Außerdem fiel auf: Je höher die *Eimeria*-Diversität, desto höher die Befallsintensität

5. Zusammenhang zwischen *Eimeria*-Diversität und Befallsintensität

In der Gesamtstichprobe konnte eine signifikante, positive Korrelation zwischen der Infektionsintensität und der *Eimeria*-Diversität festgestellt werden. Dies hatte auch unter Auslassen der Shannon-Weaver-Indices gleich 0 (d.h. der Fälle, in denen nur eine *Eimeria*-Art vorhanden war) Bestand, selbst wenn darüber hinaus Individuen mit sehr hohen Befallsintensitäten - mehr als 20000 Oozysten pro Gramm Kot — in der Berechnung nicht berücksichtigt wurden.

Auf Einzelpopulationsebene hatte diese positive, signifikante Korrelation unter Auslassen der Shannon-Weaver-Indices gleich 0 in den Populationen aus Osthofen, Gensingen, Wörth a. d. I. und Föhr Bestand. In der Bellheimer Population ließ sich eine negative, signifikante Korrelation aufdecken.

Das Ergebnis der positiven Korrelation zwischen Infektionsintensität und *Eimeria*-Diversität war zunächst verblüffend. *Eimeria*-spezifische Daten zum Zusammenhang

IV. Diskussion

zwischen Diversität und Infektionsintensität liegen aus der Literatur meines Wissens nach bisher nicht vor. In der Literatur finden sich aber sowohl negative (Giudici et al., 1999; Silvestre et al., 2000; Mahieu et al., 1997) als auch positive (Gasnier et al., 1997; Gruner et al., 1998; Berrag & Cabaret, 2000; Cabaret & Gasnier, 1994) Zusammenhänge zwischen der Diversität von Helminthen-Arten und der Infektionsintensität.

Es ist bekannt, dass Parasitenarten, die im Wirt dieselbe Nische besetzen – hier Eimerienarten im Darm des Europäischen Feldhasen – miteinander interagieren (Taraschewski, 2006). Da alle hier gefundenen *Eimeria*-Arten im Darm des Feldhasen dieselben Ressourcen nutzen, wäre zu erwarten gewesen, dass ein zwischenartlicher Dichteeffekt, eine komplette Elimination einer Art oder eine geänderte Mikrohabitatpräferenz auftritt und somit mit steigender Intensität eine sinkende Diversität, zumindest bei den ersten beiden genannten Möglichkeiten der Konkurrenz, zu verzeichnen ist. Alle drei Phänomene wurden in Laborexperimenten nachgewiesen (Taraschewski, 2006).

Eine mögliche Erklärung für die positive, signifikante Korrelation zwischen Diversität und Befallsintensität wäre, dass eine höhere Befallsintensität sich negativ auf die Abwehrkapazitäten des Immunsystems auswirkt. Der so geschwächte Wirt kann auf eine Zunahme der Intensität mit Eimerien nicht mehr so effektiv reagieren. Dies führt dazu, dass alle im Wirt vorhandenen *Eimeria*-Arten eine Intensitätssteigerung erfahren und somit der Diversitätsindex ansteigt, denn für seine Berechnung spielt nicht nur die Anzahl der gefundenen Arten, sondern auch die Anzahl der gefundenen Individuen eine Rolle (Smith & Smith, 2009).

Die Befallsintensitäten von Eimerien kann man in drei unterschiedliche Befallsgrade einteilen. Dies hilft bei der Interpretation der erhobenen Intensitäten (Einteilung nach Kutzer, 1976):

- Geringgradiger Befall bei weniger als 3000 Oozysten pro Gramm Kot
- Mittelgradiger Befall bei 3000 - 15000 Oozysten pro Gramm Kot
- Hochgradiger Befall bei mehr als 15000 Oozysten pro Gramm Kot.

IV. Diskussion

In der Population Bellheim war unter Auslassung der Shannon-Weaver-Indices = 0 im Gegensatz zu den anderen Populationen eine negative, signifikante Korrelation zwischen Diversität und Befallsintensität zu verzeichnen. In Bellheim fielen die Intensitätswerte deutlich niedriger aus als in den anderen Populationen (Tab. 55). Nach der Einteilung von Kutzer ist der Befall in der Bellheimer Population als mittelgradig zu bezeichnen, ebenso in Wörth a. d. I., wenn auch im Vergleich zu Bellheim fast um den Faktor 4 erhöht. In allen anderen Populationen liegt ein hochgradiger Befall vor. Möglicherweise funktionierte bei gering- bis mittelgradigem Befall die Intensitätsregulation über das Wirts-Immunsystem noch so gut, dass in diesen Fällen eine negative, signifikante Korrelation zwischen Diversität und Befallsintensität angezeigt wurde. Bei an der Obergrenze liegendem mittelgradigem bzw. hochgradigem Befall griff diese Regulation über das Immunsystem des Wirts nicht mehr; es wurde eine positive, signifikante Korrelation angezeigt.

Darüber hinaus kann Parasitenbefall die Körperkondition der Wirtstiere beeinflussen (z. B. Diaz & Alonso, 2003; Vicente et al., 2004; Taraschewski, 2006).

Mittels der Daten zur Quantität des Parasitenbefalls und der konditionellen Beurteilung der Europäischen Feldhasen sollte die nächste Frage beantwortet werden: „Beeinflussen die gefundenen Parasiten die Körperkondition der Wirte und wirken so als mögliche Einflussfaktoren auf die Populationen?“

6. Körperkondition der Wirte in Verbindung mit der Befallsintensität

Kornas et al. (2014) konnten in ihrer Studie keine signifikanten Unterschiede im Körpergewicht zwischen mit den Nematodenarten *Trichostrongylus retortaeformis*, *Strongyloides papillosus*, *Trichuris leporis* und *Passalurus ambiguus* infizierten und uninfizierten Feldhasen feststellen.

Für *Trichuris leporis* konnte von mir ein negativer Zusammenhang zwischen Körperkondition und Befallsintensität nachgewiesen werden. Aus der Literatur weiß man, dass der Parasit durch die Abgabe giftiger Stoffwechselprodukte das Darmgewebe schädigen kann und bei Jungtieren Gewichtsabnahmen und Entwicklungsstörungen

IV. Diskussion

verursacht (Bouvier et al., 1954; Allgöwer, 1992). Keith et al. (1986) untersuchten unter anderem den Zusammenhang zwischen dem Körpergewicht von Schneeschuhhasen und der Befallsintensität mit *T. leporis*. Sie fanden einen negativen Zusammenhang zwischen beiden Faktoren (Keith et al., 1986).

Zwischen der Befallsintensität mit *P. pulmonalis* und der Körperkondition zeigte sich kein Zusammenhang. Dies ist auf den ersten Blick verwunderlich, da ein Befall die Wirtstiere schwächen und zu Abmagerung führen soll (Ippen et al., 1995). Dieser Verlust an Körpergewicht bei infizierten Tieren im Gegensatz zu uninfizierten Tieren wäre mit meinem gewählten Index zur Bestimmung der Körperkondition leicht detektierbar gewesen. Eine mögliche Erklärung wäre, dass die Befallsintensität der untersuchten Tiere noch zu gering war, um einen messbaren Effekt auf die Körperkondition zu haben. Außerdem ist es auch denkbar, dass durch einen *P. pulmonalis*-Befall in ihrer Körperkondition negativ beeinflusste Tiere zum Zeitpunkt der Probennahme bereits verendet bzw. Prädatoren zum Opfer gefallen waren. Für diese Hypothese spricht die Beobachtung von Olt und Ströse, „dass bei keiner anderen Wildart die Lungenstrongylose so schwere Veränderungen wie beim Hasen hervorruft.“ (Olt & Ströse, 1914, S. 334). Darüber hinaus ist ein Befall oft von bakteriellen Sekundärinfektionen begleitet (Kutzer & Frey, 1976; Kutzer, 1992; Böckeler et al., 1994). Außerdem kommt es zu Organveränderungen der Lunge (Pajersky et al., 1992).

Laut Suchentrunk (Suchentrunk unveröffentlichte Daten, 2013) ist die Körperkondition beim Europäischen Feldhasen im Sommer am geringsten. Dies lässt sich mit der energiezehrenden Reproduktionsleistung erklären. Mit *P. pulmonalis* stark befallenen Individuen gelingt es möglicherweise nicht, ihre Körperkondition nach der Reproduktionsphase ausreichend zu erhöhen und diese verenden vor Beginn der Jagdsaison.

Auch für *G. strigosum* war interessanterweise kein Zusammenhang zwischen Körperkondition und Befallsintensität feststellbar. Denn der Parasit hemmt laut Literatur die Sekretion von Magensaft und führt zu Gewichtsabnahme und Anämie (Sebek, 1969; Irvin, 1970). Der Parasit verursacht unter experimentellen Bedingungen ab einer Intensität von 700 bis 760 Individuen eine verminderte Gewichtszunahme (Nickel & Haupt, 1986). Intensitäten dieses Ausmaßes habe ich

IV. Diskussion

bei meinen untersuchten Tieren nicht gefunden; dies erklärt also möglicherweise, warum auch kein Zusammenhang zwischen der Intensität und der Körperkondition aufgedeckt werden konnte.

Auch zwischen der Gesamt-Befallsintensität mit *Eimeria spp.* und der Körperkondition war kein Zusammenhang detektierbar. Dies überrascht nur auf den ersten Blick. Zwar wurde ein Kokzidienbefall als Ursache für den massiven Streckeneinbruch in den Jahren 1978 und 1979 in Deutschland diskutiert (Spittler, 1987) und wird generell für Populationsschwankungen der Hasenbestände verantwortlich gemacht (Spiecker, 1966), aber der Befall mit Kokzidien soll nur in Einzelfällen messbare klinische Symptome, wie Abnahme der Körpermasse, verursachen (Ippen et al., 1995). Rieck stellte bei seinen Untersuchungen an Fallwild zwar fest, dass 78 % der untersuchten Feldhasen Opfer der Durchfallerkrankung wurden (Rieck, 1956), aber bei keinem der in meiner Arbeit untersuchten Tiere wurden Anzeichen für akuten Durchfall, wie eine verklebte und verschmutzte Afterregion, festgestellt. Die von mir untersuchten Tiere waren also offensichtlich in der Lage, die Infektion im subklinischen Bereich zu halten.

7. „Wettrüsten“ zwischen Wirten und Parasiten

Mittels der erhobenen Daten zur Qualität und Quantität der Parasitenfauna und der Daten zum Heterozygotiegrad wurde die nächste Fragestellung beantwortet: „Gibt es Hinweise auf ein „Wettrüsten“ zwischen Wirten und Parasiten?“

Von J. B. S. Haldane stammt das Zitat: „Indeed the evidence for greater fitness of heterozygotes is stronger than that for most other kinds of natural selection.“ (Haldane, 1954). Diese Aussage habe ich in meiner Arbeit überprüft und konnte sie partiell bestätigen. Es findet also ein nachweisbares „Wettrüsten“ zwischen Wirten und Parasiten in den von mir untersuchten Feldhasenpopulationen statt. Welche möglichen Konsequenzen dies für *Lepus europaeus* haben könnte, wird im Folgenden ausgeführt.

7.1 Zusammenhang zwischen *Eimeria*-Diversität und Heterozygotiegrad

Je höher der Heterozygotiegrad des Wirts, desto geringer dessen zugehörige *Eimeria*-Diversität.

Gemäß der Red Queen Hypothese liefern sich Wirte und Parasiten ein evolutionäres Wettrüsten (Van Valen, 1973).

Ich konnte einen Vorteil von Feldhasen mit höherem Heterozygotiegrad gegenüber ihren Artgenossen mit geringerem Heterozygotiegrad nachweisen. Welche praktischen Konsequenzen für den Europäischen Feldhasen könnte die negative Korrelation von Heterozygotiegrad des Wirts und der *Eimeria*-Diversität haben?

Unter Berücksichtigung des positiven Zusammenhangs von *Eimeria*-Diversität und Befallsintensität ergeben sich theoretisch folgende Überlegungen: Nimmt der Heterozygotiegrad der Wirte ab, so kann sich eine größere *Eimeria*-Diversität ansiedeln. Mit steigender *Eimeria*-Diversität steigt die Befallsintensität. Je höher die Befallsintensität, desto gravierender sind die Auswirkungen für den Wirt. Das bedeutet: Verringert sich die genetische Variabilität in den Europäischen Feldhasen-Populationen, könnten Parasiten wie Eimerien zu einer nicht zu unterschätzenden Bedrohung für den Erhalt der Populationen werden.

Lepus europaeus ist potenziell von einer genetischen Verarmung bedroht. Die Populationen des Europäischen Feldhasen in Deutschland unterliegen seit Jahrzehnten drastischen Bestandseinbrüchen und die Art wird in der Roten Liste des Bundesamts für Naturschutz von 2009 als „gefährdet“ aufgeführt (Spittler, 1987; Haupt et al., 2009; Handbuch des Deutschen Jagdschutzverbandes, 2013). Außerdem können nicht nur die immer geringer werdenden Individuenzahlen, sondern auch die Fragmentierung der Populationen z. B. durch das Verkehrsnetz (Fickel et al., 1999; Fickel, 2003) problematisch für die Tierart werden. Reduzierte Populationsgröße und erhöhte Isolation können demographische Stochastizität und genetische Verarmung verursachen (Hedrick, 2001).

Fickel et al. (2005) fanden in ihrer Studie keine Hinweise auf Inzuchtdepression und auch in meiner Arbeit ergaben sich nur in einer Population (Osthofen) mögliche

IV. Diskussion

Hinweise auf eine Inzuchtproblematik. Die genetische Vielfalt scheint also zum jetzigen Zeitpunkt noch hoch genug zu sein, sollte aber im Hinblick auf die von mir aufgedeckten Zusammenhänge zwischen Heterozyotiegrad der Wirte, *Eimeria*-Diversität und *Eimeria*-Befallsintensität im Fokus weiterer Forschung bleiben.

In der Literatur finden sich darüber hinaus zahlreiche Studien, die Vorteile von heterozygoten Individuen gegenüber homozygoten Artgenossen dokumentieren. Bei am Adenosin-Deaminase Locus homozygoten Soay Schafen (*Ovis aries*) waren höhere Parasiten-Eizahlen im Kot nachweisbar als bei ihren an diesem Locus heterozygoten Artgenossen (Gulland et al., 1993).

Bei Regenbogenforellen (*Oncorhynchus mykiss*) besteht ein Zusammenhang zwischen Allozymheterozygotie und Resistenz gegen bakterielle Kiemenenerkrankungen (Ferguson & Draushchak, 1990). Schnecken der Art *Helisoma anceps* mit höherer durchschnittlicher Heterozygotie bezüglich bestimmter Allozym Genotypen waren seltener mit dem Tremotoden *Halipegus occidualis* infiziert (Mulvey et al., 1987). Bei stark ingezüchteten Populationen des Galapagosbussards (*Buteo galapagonensis*) wurden höhere Parasitenabundanzen belegt als in ausgezüchteten Populationen (Whiteman et al., 2006). Heterozygotere Rötelfalken (*Falco naumanni*) waren mit geringerer Wahrscheinlichkeit mit Federlingen parasitiert als weniger heterozygote Individuen (Ortego et al., 2007).

Auch vom Europäischen Feldhasen kennt man ähnliche Ergebnisse, nämlich Zusammenhänge zwischen genetischer Variabilität und Empfänglichkeit für Bakterien der Gattungen *Mycobacterium*, *Staphylococcus*, *Salmonella* und *Candida*. In der Gruppe der uninfizierten Tiere lag ein Überschuss an heterozygoten Tieren bezüglich Haptoglobin-Genotypen vor (Markowski et al., 1990 a) und der Anteil der Haptoglobin-Heterozygotie korrelierte positiv mit dem Anteil der Tiere, die nicht mit Parasiten der Gattung *Eimeria* infiziert waren (Markowski et al., 1990 b).

Ein Zusammenhang zwischen dem Heterozyotiegrad und den jeweiligen Abundanzen von *P. pulmonalis*, *T. leporis*, *G. strigosum* und der Gesamtabundanz von *Eimeria* spp. ergab sich aus meiner Datenlage nicht. Die Abundanz wurde gewählt, um alle Wirtsindividuen zu erfassen, auch diejenigen, welche keine der

IV. Diskussion

genannten Parasitenarten beherbergten. Hier konnte also kein Heterozygoten-Vorteil nachgewiesen werden. Bei der Wahl anderer Marker wäre dies möglicherweise gelungen.

Fazit

Die von mir gewählten Werkzeuge zur Ermittlung des Heterozygotiegrades, die Mikrosatelliten, sind neutrale Marker, denn sie beziehen sich auf nicht-kodierende DNA-Abschnitte, bzw. auf Abschnitte mit unbekannter Funktion. Sie besitzen Indikatorfunktion für Vorgänge im Gesamt-Genom (Bergmann & Leinemann, 2000).

Möglicherweise hätten sich noch deutlichere Signale für einen Heterozygoten-Vorteil bei Markern gefunden, von denen man weiß, dass sie einem hohen Selektionsdruck unterliegen. Dies ist z. B. beim Haupthistokompatibilitätskomplex (MHC) der Fall (Penn, 2002). Im Rahmen meines Projekts wurde bei über 300 Tieren der MHC-DQA-Locus sequenziert. Das Ziel war es, mögliche Zusammenhänge zwischen den unterschiedlichen Allelen dieses Locus und der Körperkondition und den gefundenen Parasitenarten zu eruieren. Zwar ist die MHC-Sequenzierung am Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie (Wien) prinzipiell etabliert, allerdings trat bei der Sequenzierung des Rückwärts-Strangs ein über die Dauer meiner Auswertungen persistierendes methodisches Problem auf. Dieser war aus bisher ungeklärten Gründen in allen Fällen nicht sequenzierbar; deshalb konnte eine Auswertung dieser Fragestellung im Rahmen dieser Arbeit nicht erfolgen.

8. Der genetische Flaschenhalseffekt und die Parasitenfauna auf der Insel Föhr

„Gibt es parasitologische und populationsgenetische Hinweise auf einen Verlust ehemals vorhandener Parasitenarten, einen „Parasite Release“, auf der Insel Föhr?“

Diese Frage kann mit „ja“ beantwortet werden.

Zusammenfassend ergab sich für die Population auf Föhr folgendes Bild:

- Es wurde ein genetischer Flaschenhalseffekt in dieser Population detektiert.
- Es wurde ein massiver Populationseinbruch im Jahr 2001, ausgedrückt durch eine stark reduzierte Jagdstrecke, beobachtet. Diese war von 190 bis 240 erlegten Europäischen Feldhasen auf gerade einmal 33 geschossene Tiere rapide abgefallen (Jagdpädter Knudtsen mündliche Mitteilung, 2010).
- Ehemals auf Föhr zu findende Parasitenarten — *Graphidium strigosum*, *Trichostrongylus retortaeformis* und *Trichuris leporis* — waren von mir nicht mehr nachweisbar.
- Aber alle auf dem Festland gefundenen *Eimeria*-Arten wurden auch auf der Insel Föhr gefunden.

Oft fällt die Diversität sowohl von Wirten als auch von Parasiten auf Inseln geringer aus als auf dem Festland (Taraschewski, 2006), denn Gründerpopulationen von Wirtspopulationen bestehen im Vergleich zu ihren Ursprungspopulationen oft aus wenigen Individuen. Dadurch ist die Wahrscheinlichkeit gering, dass diese wenigen Wirtstiere alle in der Ursprungspopulation anzutreffenden Parasitenarten mitbringen (Torchin & Mitchell, 2004). Die Konsequenz daraus kann sein, dass die im Ursprungsgebiet einer Wirtspopulation anzutreffenden Parasiten oft nicht mit ihrem Wirt Neuland besiedeln und schlussendlich im neu besiedelten Gebiet weniger Parasitenarten anzutreffen sind und weniger Wirte überhaupt infiziert sind (Cornell & Hawkins, 1993; Mitchell & Power, 2003; Torchin et al., 2003).

IV. Diskussion

Die Beobachtung der geringer ausgeprägten parasitischen Diversität, die ursächlich auf eine geringe bzw. keine Parasitierung der Tiere aus der Gründerpopulation zurückzuführen ist, trifft auf die Insel Föhr für das Wirt-Parasit-Verhältnis von *Lepus europaeus* und seinen Parasiten nicht zu. Denn durch die Studie von Böckeler et al. (1994) ist bekannt, dass typische auch auf dem Festland beim Feldhasen parasitierende Arten grundsätzlich vorhanden waren.

Eine geringere parasitäre Diversität kann allerdings auch dadurch zustande kommen, dass Wirtspopulationen so reduziert werden, dass eine Parasitentransmission nicht mehr ohne weiteres stattfinden kann (Taraschewski, 2006). Ein solcher „Wirts-Bottleneck“ kann die Parasitenübertragung unterbrechen, und Parasitenspezies können regional aussterben (Torchin & Mitchell, 2004).

Die von mir erhobenen Befunde deuten stark darauf hin, dass zwischen der 1994 durchgeführten Studie (Böckeler et al., 1994) und meiner Untersuchung ein erheblicher Populationseinbruch, dokumentiert an Hand der erzielten Jagdstrecke und belegt durch die populationsgenetische Analyse und Ermittlung eines genetischen Flaschenhalseffekts, eingetreten ist. Was diesen Populationseinbruch ausgelöst hat, ist leider nicht bekannt und über die auslösende Ursache kann nur spekuliert werden. Eine Naturkatastrophe wie z. B. eine Überschwemmung lässt sich ausschließen. Aus meiner Sicht stellt eine Infektionskrankheit die wahrscheinlichste Ursache dar.

Der plötzliche Bestandsrückgang hat wahrscheinlich dazu geführt, dass die Parasitenarten *Graphidium strigosum*, *Trichostrongylus retortaeformis* und *Trichuris leporis* in der Föhrer Population „verloren gegangen“ sind und somit in den Jahren 2010 bis 2011 in meiner Studie nicht mehr nachweisbar waren. Allerdings waren alle auf dem Festland anzutreffenden *Eimeria*-Arten auch auf Föhr nachweisbar. Auf diese Arten hatte der Populationseinbruch keine Auswirkungen.

Wie ist das erklärbar?

Trichostrongylus retortaeformis wurde in der Arbeit von Böckeler et al. (1994) auf Föhr mit einer Prävalenz von über 90 % nachgewiesen, *Trichuris leporis* war mit unter 10 % vertreten und *Graphidium strigosum* mit unter 7 % (Böckeler et al., 1994).

IV. Diskussion

Leider ist nicht bekannt, wie hoch die Prävalenzen der Parasiten unmittelbar vor dem Populationseinbruch des Europäischen Feldhasen im Jahr 2001 waren. Eine geringe Prävalenz ist wahrscheinlich, denn sind nur wenige Wirte infiziert, so wirkt sich ein Populationseinbruch besonders stark auf den Erreger aus. Wie bereits erwähnt werden Prävalenzen und Intensitäten von Parasiten u. a. durch die Dichte der Wirtspopulation beeinflusst (Pellerdy, 1974; Catchpole et al., 1976; Soulsby, 1982; Tacconi et al., 1995; Bertolino et al., 2003; Hakkarainen et al., 2006; Taraschewski, 2006; Winternitz et al., 2012). Es kann davon ausgegangen werden, dass der Populationseinbruch die Feldhasen-Population auf Föhr so stark ausgedünnt hat, dass die Transmission der mehrzelligen Parasiten *Trichostrongylus retortaeformis*, *Trichuris leporis* und *Graphidium strigosum* unterbrochen wurde. Die Tatsache, dass Eimerienspezies in der betroffenen Population weiter persistieren, ist allerdings verblüffend. Möglicherweise ist dies auf eine höhere Tenazität der Umweltstadien von *Eimeria* spp. im Vergleich zu den Umweltstadien der oben genannten mehrzelligen Parasitenarten zurückzuführen. *Eimeria*-Umweltstadien besitzen eine dreischichtige Hülle, welche sie adäquat vor Umwelteinflüssen schützt. Unter geeigneten Bedingungen, wie z. B. feuchte, beschattete Wiesen, können sie jahrelang infektiös bleiben; auch Kälteeinwirkung wird toleriert (Kötsche & Gottschalk, 1990; Spittler, 1987).

Inwiefern die coprophage Ernährungsweise von *Lepus europaeus* es seinen *Eimeria*-Arten besonders leicht macht, eine Infektion aufrecht zu erhalten und auch Jungtiere zu infizieren, bleibt fraglich. Dies wird zwar in der Literatur immer wieder betont (z. B. Boch & Schneidawind, 1988; Ippen et al., 1995) allerdings wird von anderen Autoren darauf hingewiesen, dass die Caecotrophie auf Grund der Notwendigkeit der Sporulation der Oozysten im Freien keine bedeutende Infektionsquelle darstellen kann (Eckert et al., 2008).

Warum die Arten der Gattung *Eimeria* bei *Lepus europaeus* in der Föhrer Population nach dem plötzlichen Bestandseinbruch erhalten geblieben sind, kann abschließend leider nicht geklärt werden. Vergleichbare Fälle, in denen mehrzellige Parasiten nach Populationseinbrüchen in ihren Wirtspopulationen verschwunden waren, einzellige Spezies aber weiter persistierten, sind meines Wissens nicht dokumentiert. Auch Studien zur vergleichenden Tenazität von Parasiten der Gattung *Eimeria*, *Trichuris*,

IV. Diskussion

Graphidium und *Trichostrongylus*, aus denen man mögliche Erklärungsversuche ableiten könnte, existieren nach meinem Kenntnisstand nicht.

V. Ausblick

Ich habe in meiner Arbeit ein großes Spektrum an Fragestellungen bearbeitet. Unter anderem konnte ich einen negativen Zusammenhang zwischen der genetischen Variabilität und der parasitären Diversität aufdecken. Allerdings wurden für die Ermittlung der genetischen Diversität neutrale Marker gewählt.

Im Rahmen dieses Projekts wurde der MHC-DQA Locus von Europäischen Feldhasen aus acht Populationen sequenziert mit dem Ziel, einen möglichen Zusammenhang zwischen der genetischen Variabilität an diesem Locus und der parasitären Belastung aufzudecken. Der MHC ist im Gegensatz zu den Mikrosatelliten kein neutraler Marker, sondern steht unter Selektion (Penn, 2002). Leider konnten diese Arbeiten aus methodischen Gründen bisher noch nicht abgeschlossen werden. Dies soll jedoch in naher Zukunft erfolgen. Ich verspreche mir davon, mögliche Zusammenhänge zwischen den von mir gefundenen Parasitenarten und Allelen dieses Locus aufzudecken.

Auch von rein parasitologischer Seite betrachtet, ergaben sich durch mein Projekt interessante neue Fragestellungen. Während der Bearbeitung dieses Projektes konnte bei zwei in den Sommermonaten verstorbenen Tieren ein erheblicher Befall mit der Zeckenart *Ixodes ricinus* festgestellt werden. Von diesem Ektoparasiten weiß man, dass er als Überträger zahlreicher Krankheitserreger, auch Zoonosen, fungieren kann. Es wäre interessant festzustellen, ob der Europäische Feldhase als Erregerreservoir für eine oder mehrere durch Zecken übertragbare Krankheiten dient. Probenmaterial in Form von Blutserum und Organproben für nachfolgende Untersuchungen liegt vor bzw. könnte durch die im Rahmen dieser Arbeit etablierten Kanäle jederzeit in umfangreichem Maßstab zusätzlich gewonnen werden.

Darüber hinaus konnte ich zeigen, dass der Feldhase in Deutschland je nach Region mit unterschiedlichen Endoparasitenspezies konfrontiert ist. Ein deutschlandweites, engmaschiges Parasitenscreening würde noch detailliertere Einblicke in die regionale Verbreitung der unterschiedlichen Parasitenarten ermöglichen.

V. Ausblick

Die Feldhasenpopulationen auf den beiden Inseln Pellworm und Föhr unterscheiden sich im Hinblick auf ihre Parasitenfauna nicht nur deutlich voneinander, sondern auch beträchtlich von den untersuchten Festlandpopulationen. Über die Zusammensetzung der Parasitenfauna auf anderen deutschen Inseln mit Vorkommen von Feldhasen, wie z. B. Spiekeroog, ist bislang nichts bekannt. Auch hier wäre eine Untersuchung der Parasitenfauna sehr interessant; möglicherweise finden sich auch hier Hinweise auf einen Verlust typischer Parasiten des Europäischen Feldhasen.

Ob und wie bei *Lepus europaeus* antiparasitische Sexualpartnerwahl stattfindet, ist meines Wissens nicht bekannt. Dies wäre auch ein interessanter Ansatz für eine verhaltensbiologische/parasitologische Studie und könnte Einblicke in weitere potenzielle populationsregulatorische Komponenten liefern.

Der Feldhase hat eine hohe ökologische Bedeutung in Europa und sein Verschwinden hätte weitreichende Konsequenzen für das natürliche Gefüge. In der Einleitung wurde bereits ausführlich auf mögliche Gründe für den Bestandsrückgang eingegangen. Durch regelmäßige populationsgenetische Untersuchungen in repräsentativen Revieren des Europäischen Feldhasen könnten kurz- und langfristige Entwicklungen dokumentiert werden. Hierfür bieten sich auch telemetrische Studien zu Bestandsentwicklungen und Todesursachen in ausgewählten Revieren an. Hierzu sollten neben Revieren mit relativ stabilen Feldhasen-Populationen auch Reviere ausgewählt werden, in denen im Laufe der Jahre deutliche Bestandseinbußen zu verzeichnen waren, z. B. ein Revier wie Osthofen. Man könnte mit Hilfe der dadurch gewonnenen Daten und Erkenntnisse den gezielten Versuch entsprechender, auf jedes Revier abgestimmter Hegemaßnahmen unternehmen, um, bessere (Über-)Lebensbedingungen für den Europäischen Feldhasen zu etablieren und so eine Grundlage für den langfristigen Erhalt der Tierart zu schaffen.

VI. Literaturverzeichnis

- Adamo, S. A. (2012).** The strings of the puppet master: How parasites change host behaviour. In: Parasitic Manipulation (Herausgeber Hughes, D. & Thomas, F.) 36 - 51. Oxford University Press, Oxford, England.
- Albon, S. D., Stien, A., Irvine, R. J., Langvatn, R., Ropstad, E. & Halvorsen, O. (2002).** The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. Proceedings of the Royal Society B **269**, 1625 - 1632.
- Alexander, R. D. (1974).** The evolution of social behaviour. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics **5**, 325 - 383.
- Allgöwer, R. (1992).** Der Parasitenbefall von Feldhasen aus der Oberrheingegend und seine intraspezifische Bedeutung. Zeitschrift für Jagdwissenschaft **38**, 116 - 127.
- Altizer, S., Nunn, C. L., Thrall, P.H., Gittleman, J. L. & Antonovics, J. et al. (2003).** Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **34**, 517 - 547.
- Alzaga, V., Tizzani, P., Acevedo, P., Ruiz-Fons, F., Vicente, J. & Gortazar, C. (2009).** Deviance partitioning of host factors affecting parasitization in the European brown hare (*Lepus europaeus*). Naturwissenschaften **96**, 1157 - 1168.
- Andersen, J. & Jensen, B. (1972).** The weight of the eye lens in the european hares of known age. Acta Theriologica **17**, 87 - 92.
- Anderson, A. E., Medin, D. E. & Bowden, D. C. (1972).** Indices of carcass fat in a Colorado mule deer population. Journal of Wildlife Management **36**, 579 - 594.

- Anderson, R. M. & May, R. M. (1978).** Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. regulatory processes. *Journal of Animal Ecology* **47**, 219 - 247.
- Andrews, C. (2010).** The Hardy-Weinberg Principle. *Nature Education Knowledge* **3**, 65.
- Andrews, S. J. (1999).** The life cycle of *Fasciola hepatica*. In: *Fasciolosis* (Herausgeber Dalton, J. P.), 1 - 29. CABI Publishing, Wallingford, England.
- Angelone, S. (2010).** Are differences in fitness traits related to genetic clusters? An empirical test on the European tree frog. *Biological Conservation* **143**, 471 - 478.
- Angermann, R. (1972).** Hares, rabbits and pikas. In: *Grzimek's animal life encyclopedia Band 12* (Herausgeber Grzimek, B.), 419 - 462. Van Nostrand Reinhold Co Verlag, New York, USA.
- Angermann, R., Flux, J. E. C., Chapman, J. A. & Smith, A. T. (1990).** Lagomorph classification. In: *Rabbits, hares and pikas: Status conservation action plan* (Herausgeber Chapman, J. A. & Flux, J. E. C.), 7 - 13. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Schweiz.
- Armbruster, P. & Reed, D. H. (2005).** Inbreeding depression in benign and stressful environments. *Heredity* **95**, 235 - 242.
- Arneberg, P. (2002).** Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: Comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography* **25**, 88 - 94.
- Arneberg, P., Skorpung, A., Grenfell, B. & Read, A. F. (1998).** Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society B* **265**, 1283 - 1289.

- Atkinson, C. T. & La Pointe, D. A. (2009).** Introduced avian diseases, climate change and the future of Hawaiian honeycreepers. *Journal of Avian Medicine and Surgery* **23**, 53 - 63.
- Atwell, C. A. M. & Bhika, M. (1984).** Feeding ecology of impala on Starvation Island, Lake Kariba. *South African Journal of Wildlife Research* **15**, 41 - 48.
- Averianov, A., Niethammer, J. & Pegel, M. (2003).** *Lepus europaeus* Pallas, 1778 - Feldhase. In: *Handbuch der Säugetiere Europas* (Herausgeber Krapp, F.), 35 - 104. AULA-Verlag, Wiebelsheim, Deutschland.
- Avise, J. C. (2000).** *Phylogeography*. Harvard University Press, Cambridge, England.
- Babos, S. (1955).** Über die Lungenhelminthiasis der Hasen und Wildkaninchen in Ungarn. *Acta Veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae* **5**, 167 - 170.
- Babos, S. (1961).** Zur Kenntnis der Protostrongylosen der Leporiden, unter besonderer Berücksichtigung der in Ungarn vorkommenden *Protostrongylus* Arten. *Helminthologia* **3**, 13 - 37
- Babos, S. (1962).** Lungenwurmbefall bei Hasen und Wildkaninchen in Ungarn. *Magyar Állatorvosok Lapja* **17**, 168 - 172.
- Bader, J. M. (1998).** Measuring genetics variability in natural populations by allozyme electrophoresis. In: *Tested Studies for Laboratory Teaching Band 19* (Herausgeber Karcher, S. J.), 25 - 44. Proceedings of the 19th Workshop / Conference of the Association for Biology Laboratory Education (ABLE), Tallahassee, USA.
- Bangoura, B., Mundt, H.-C., Schmäschke, R. Westphal, B. & Dauschies, A. (2012).** Prevalence of *Eimeria bovis* and *Eimeria zuernii* in German cattle herds and factors influencing oocyst excretion. *Parasitology Research* **110**, 875 - 881.

- Bargues, M. D., Horak, P., Patzner, R. A., Pointier, J. P., Jackiewicz, M., Meier-Brook, C. & Mas-Coma, S. (2003).** Insights into the relationships of Palaearctic and Nearctic lymnaeids (Mollusca: Gastropoda) by rDNA ITS-2 sequencing and phylogeny of stagnicoline intermediate host species of *Fasciola hepatica*. *Parasite* **10**, 243 - 255.
- Bartel, M., Grauer, A., Greiser, G., Heyen, B., Klein, R., Muchin, A., Strauß, E., Wenzelides, L. & Winter, A. (2002).** Status und Entwicklung ausgewählter Wildtierarten in Deutschland, Jahresbericht 2001. In: Wildtier-Informationssystem der Länder Deutschlands. (Herausgeber Deutscher Jagdschutz-Verband e.V.), Bonn, Deutschland.
- Bartel, M., Grauer, A., Greiser, G., Heyen, B., Klein, R., Muchin, A., Strauß, E., Wenzelides, L. & Winter, A. (2007).** Status und Entwicklung ausgewählter Wildtierarten in Deutschland, Jahresbericht 2006. In: Wildtier-Informationssystem der Länder Deutschlands. (Herausgeber Deutscher Jagdschutz-Verband e.V.), Bonn, Deutschland.
- Barth, D. & Brüll, U. (1975).** Magen- und Darmhelminthen und Kokzidien beim Feldhasen (*Lepus europaeus*) und ihre Bekämpfung mit Thibenzole und Theracanzan. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **21**, 15 - 34.
- Batcheler, C. L. & Clarke, C. M. H. (1970).** Note of kidney weights and kidney fat index. *New Zealand Journal of Forestry Science* **13**, 663 - 668.
- Battisti, A., Di Paolo, M. & Di Guardo, G. (2000).** Pulmonary protostrongyliasis in a mountain hare from Italy. *Journal of Wildlife Diseases* **36**, 367 - 369.
- Bauer, C. (2006).** Parasitosen des Kaninchens. In: Veterinärmedizinische Parasitologie Auflage **6** (Herausgeber Schnieder, T.), Parey Verlag, Stuttgart, Deutschland.
- Becker, H., (1993).** Pflanzenzüchtung. UTB Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, Deutschland.

- Beer, R. J. S. (1973).** Studies on the biology of the life-cycle of *Trichuris suis* Schrank, 1788. *Parasitology* **67**, 253 - 262.
- Belfaiza, M., Rondelaud, D., Moncef, M. & Dreyfuss, G. (2004).** *Fasciola hepatica*: cercarial productivity of redial generations in long-surviving *Galba truncatula*. *Journal of Helminthology* **78**, 115 - 120.
- Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N. & Bonhomme, F. (1996-2004).** GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- Ben Slimen, H., Suchentrunk, F., Stamatis, C., Mamuris, Z., Sert, H., Alves, P. C., Kryger, U., Shahin, A. A. B. & Ben Ammar Elgaaied, A. (2008).** Population genetics of cape and brown hares (*Lepus capensis* and *L. europaeus*): A test of Petter's hypothesis of conspecificity. *Biochemical Systematics and Ecology* **36**, 22 - 39.
- Bensinger, S., Kugelschafter, K., Eskens, U. & Sobiraj, A. (2000).** Studies on the fertility of the European hare (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) in Germany. *Zeitschrift für Jagdwissenschaften* **46**, 73 - 83.
- Berghoff, P. C. (1989).** Kleine Heimtiere und ihre Erkrankungen. Tierärztliche Heimtierpraxis Band 1. Parey Verlag, Berlin & Hamburg, Deutschland.
- Bergmann, F. & Leinemann, L. (2000).** Nutzen molekularer Marker bei der Ausweisung von Genreservaten (Genressourcen). *Forest Snow and Landscape Research* **75**, 115 - 120.
- Berrag, B. & Cabaret, J. (2000).** Comparative helminth parasitism of young and adult goats in northern Morocco. In: Proceedings of the Seventh International Conference on Goats. 810 - 812, Tours-Poitiers, Frankreich.

- Bertolino, S., Wauters, L. A., Debryun, L. & Canestri-Trotti, G. (2003).** Prevalence of coccidian parasites (Protozoa) in red squirrels (*Sciurus vulgaris*): Effects of host phenotype and environmental factors. *Oecologia* **137**, 286 - 295.
- Bethel, W. M. & Holmes, J. C. (1973).** Altered evasive behaviour and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths. *Journal of Parasitology* **59**, 945 - 956.
- Bilbo, S. D. & Nelson, R. J. (2001).** Sex steroid hormones enhance immune function in male and female Siberian hamsters. *American Journal of Physiology, Regulatory Integrative and Comparative Physiology* **280**, 207 - 213.
- Bleck, T. P. & Rupprecht, C. E (2009).** Rhabdoviruses. In: *Clinical Virology 3* (Herausgeber Richman, D. D., Whitley, R. J., Hayden, F. G.) ASM Press Washington, Washington, USA.
- Blottner, S., Lange, A., Goeritz, F., Fassbender, M., Broich, A., Quest, M., Gilles, M., Lengwinat, T. & Hildebrandt, B. T. (2001).** Investigation of reproductive fitness in living male European brown hares from different habitats. *Zeitschrift für Jagdwissenschaften* **47**, 84 - 91.
- Boch, J. & Schneidawind, H. (1988).** Krankheiten des jagdbaren Wildes. Parey Verlag, Hamburg, Berlin, Deutschland.
- Boch, J., Supperer, R. & Schnieder, T. (2006).** Veterinärmedizinische Parasitologie Auflage **6**, Parey, Stuttgart, Deutschland.
- Böckeler, W., Okhtari-Derakhshan F. L. M. & Pechter, W. T. (1994).** Zur Parasitenbürde des Feldhasen (*Lepus europaeus*) in Schleswig-Holstein. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **40**, 22 - 29.
- Bonino, N., Cossios, D. & Menegheti, J. (2010).** Dispersal of the European hare, *Lepus europaeus* in South America *Folia Zoologica* **59**, 9 - 15.

VI. Literaturverzeichnis

- Boray, J. C. (1978).** The potential impact of exotic *Lymnaea spp.* on fascioliasis in Australia. *Veterinary Parasitology* **4**, 127 - 141.
- Borkenhagen, P. (2011).** Die Säugetiere Schleswig-Holsteins. Husum Druck-und Verlagsgesellschaft, Husum, Deutschland.
- Bouvier, G., Burgisser, H. & Schneider, P. A. (1954).** Monographie des maladies du lievre en Suisse. Service Veterinaire Cantonal et Institut Galli-Valerio, Lausanne, Schweiz.
- Boye, P. (1996).** Ist der Feldhase in Deutschland gefährdet? *Natur und Landschaft* **71**, 167 - 174.
- Brömel, J. & Zettl, K. (1976).** Ergebnisse mehrjähriger Wilduntersuchungen im nordhessischen Raum. *Der Praktische Tierarzt* **4**, 246 - 252.
- Brown, A. F. & Thompson, D. B. A. (1986).** Parasite manipulation of host behaviour: acanthocephalans and shrimps in the laboratory. *Journal of Biological Education* **20**, 121 - 127.
- Bruce, A. B. (1910).** The Mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science* **32**, 627 - 628.
- Bryant, E. H., McCommas, S. A. & Combs, L. M. (1986).** The effect of an experimental bottleneck upon quantitative genetic variation in the housefly. *Genetics* **114**, 1191 - 211.
- Buchanan, K. L., Evans, M. R. & Goldsmith, A. R. (2003).** Testosterone, dominance signalling and immunosuppression in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **55**, 50 - 59.
- Buhr, K. (1935).** Über Verbreitung und Stärke des Befalls von Hasen aus freier Wildbahn mit Parasiten unter Berücksichtigung geologisch klimatischer Verhältnisse. Dissertation, Universität Berlin, Deutschland.

VI. Literaturverzeichnis

- Bundy, D. A. P & Cooper, E. S. (1988).** Trichuriasis Band 2. In: Tropical and geographical medicine (Herausgeber Warren, K. S. & Mahmoud, A. A.), 120 - 156 McGraw-Hill, New York, USA.
- Bundy, D. A. P. & Cooper, E. S. (1989).** *Trichuris* and Trichuriasis in humans. *Advances in Parasitology* **28**, 107 - 173.
- Cabaret, J. & Gasnier, N. (1994).** Farm history and breeding management influences on the intensity and specific diversity of nematode infection of dairy goats. *Veterinary Parasitology* **53**, 219 - 232.
- Cam, Y., Atasever, A., Eraslan, G., Kibar, M., Atalay, O. & Beyaz, L. (2008).** *Eimeria stiedae*: Experimental infection in rabbits and the effect of treatment with Toltrazuril and Ivermectin. *Experimental Parasitology* **119**, 164 - 72.
- Canete, R., Young, M., Sanchez, J., Wong, L. & Gutierrez, A. (2004).** Population dynamics of intermediate snail hosts of *Fasciola hepatica* and some environmental factors in Juan y Martinez municipality, Cuba. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* **99**, 257 - 262.
- Carius, H. J., Little, T. J. & Ebert, D. (2001).** Genetic variation in a host-parasite association: Potential for coevolution and frequency-dependent selection. *Evolution* **55**, 1136 - 1145.
- Carman R. L. (1976).** En torno a la liebre y su introducción en la Argentina. *Diario La Prensa*, Buenos Aires, Brasilien.
- Carroll, L. (1871).** *Through the looking-glass*. Mcmillan Publishers, London, United Kingdom.
- Carvalho, J. M. (1943).** The coccidia of wild rabbits of Iowa. *Iowa State College Journal of Science* **18**, 103 - 135.

- Catchpole, J., Norton, C. C. & Joyner, L. P. (1976).** Experiments with defined multispecific coccidial infections in lambs. *Parasitology* **72**, 137 - 147.
- Cattadori, I. M., Albert, R. & Boag, B. (2007).** Variation in host susceptibility and infectiousness generated by coinfection: the myxoma-*Trichostrongylus retortaeformis* case in wild rabbits. *Journal of the Royal Society Interface* **4**, 831 - 840.
- Cattadori, I. M., Boag, B., Bjørnstad, O. N., Cornell, S. & Hudson, P. J. (2005).** Immuno-epidemiology and peak shift in a seasonal host-nematode system. *Proceeding of the Royal Society B* **272**, 1163 - 1169.
- Cattadori, I. M., Boag, B. & Hudson, P. J. (2008).** Parasite coinfection and interaction as drivers of host heterogeneity. *Journal of International Parasitology* **38**, 371 - 380.
- Caughley, G. (1970).** Eruption of ungulate populations, with emphasis on Himalayan thar in New Zealand. *Ecology* **51**, 53 - 72.
- Chapman, J. R., Nakagawa, S., Coltman, D. W., Slate, J. & Sheldon, B. C. (2009).** A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Molecular Ecology* **18**, 2746 - 2765.
- Chapuis, M. P. & Estoup, A. (2007).** Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* **24**, 621 - 631.
- Chen, F., Liu, Z., Wu, W., Rozo, C., Bowdridge, S., Millman, A., Van Rooijen, N., Urban Jr., J. F., Wynn, T. A. & Gause, W. C. (2012).** An essential role for TH2-type responses in limiting acute tissue damage during experimental helminth infection. *Nature Medicine* **18**, 260 - 266.
- Chroust, K., Vodnansky, M., Pikula, J. (2012).** Parasite load of European Brown Hares in Austria and the Czech Republic. *Veterinarni Medicina* **57**, 551 - 558.

- Ciberej, J. (1993).** Growth of embryos and losses during the prenatal development in European hare. *Folia Venatoria* **23**, 99 - 113.
- Cordero del Campillo, M., Castañón Ordóñez, L. & Reguera Feo, A. (1994).** Índice- catálogo de zooparásitos ibéricos Band **2**. Secretariado de publicaciones, Universidad de León, Spanien.
- Cornell, H. V. & Hawkins, B. A. (1993).** Accumulation of native parasitoid species on introduced herbivores: A comparison of hosts as natives and hosts as invaders. *American Naturalist* **141**, 847 - 65.
- Cornell, S., Bjørnstad, O. N., Cattadori, I. M., Boag, B. & Hudson, P. J. (2008).** Seasonality, cohort-dependence and the development of immunity in a natural host - nematode system. *Proceedings of the Royal Society B* **275**, 473 - 591.
- Cornuet, J. M. & Luikart, G. (1996).** Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics* **144**, 2001 - 2014.
- Cote, I. M. & Poulin, R. (1995).** Parasitism and group size in a social animals: a metaanalysis. *Behavioral Ecology* **6**, 159 - 165.
- Cox, D. M. & Holland, C. V. (1998).** The relationship between numbers of larvae recovered from the brain of *Toxocara canis* infected mice and social behaviour and anxiety in the host. *Parasitology* **116**, 579 - 594.
- Craine, N. G., Randolph, S. E. & Nutall; P. A. (1995).** Seasonal variation in the role of grey squirrels as hosts of *Ixodes ricinus*, the tick vector of the Lyme disease spirochaete, in a British woodland. *Folia Parasitologica* **42**, 73 - 80.
- Cruz-Mendoza, J., Figueroa, J.A., Correa, D., Ranis- Martinez, E., Lecumberri-Lopez, J. & Qurioz-Romero, H. (2004).** Dynamics of *Fasciola hepatica* infection in two species of snails in a rural locality of Mexico. *Veterinary Parasitology* **121**, 87 - 93.

- Darwin, C. R. (1876).** The effects of cross-and self-fertilization in the vegetable kingdom. John Murray Verlag, London, England.
- De Meeûs, T. & Renaud, F. (2002).** Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. *Trends in Parasitology* **18**, 247 - 251.
- Del Rio, J. (1967).** Epizootiologõia de la dicroceliosis en la provincia de Leon. *Anales de la Facultad de Veterinaria de Leon* **13**, 211 - 253.
- Decristophoris, P. M. A., von Hardenberg, A. & McElligott, A. G. (2007).** Testosterone is positively related to the output of nematode eggs in male Alpine ibex (*Capra ibex*) faeces. *Evolutionary Ecology Research* **9**, 1277 - 1292.
- Delahay, R. J., Speakman, J. R. & Moss, R. (1995).** The energetic consequences of parasitism: effects of a developing infection of *Trichostrongylus tenuis* (Nematoda) on red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) energy balance, body weight and condition. *Parasitology* **110**, 473 - 482.
- Diaz, M. & Alonso, C. L. (2003).** Wood mouse *Apodemus sylvaticus* winter food supply: Density, condition, breeding and parasites. *Ecology*, **84**, 2680 - 2691.
- DJV-Handbuch Jagd (2013).** DJV Service und Marketing GmbH, Bonn, Deutschland.
- Drews, B., Szentiks, C. A., Roellig, K., Fickel, J., Schroeder, K., Duff, J. P., Lavazza, A., Hildebrandt, T. B. & Goeritz, F. (2011).** Epidemiology, control and management of an EBHS outbreak in captive hares. *Veterinary Microbiology* **154**, 37 - 48.
- Dubinsky, P., Vasilková, Z., Hurniková, Z., Miterpáková, M., Slamečka, J. & Jurčik, R. (2010).** Parasitic infections of the European brown hare (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) in south -western Slovakia. *Helminthologia* **47**, 219 - 225.

- Duff, J. P., Chasey, D., Munro, R. & Wooldridge, M. (1994).** European brown hare syndrome in England. *Veterinary Record* **134**, 669 - 673.
- Duff, J. P., Whitwell, K. & Chasey, D. (1997).** The emergence and epidemiology of European brown hare syndrome in the UK. In: Proceedings of the 1st International Symposium on Calicivirus, 176 - 181. Reading, United Kingdom.
- Dunkel, A. M., Rognlie, M. C., Johnson, G. R. & Knapp, S. E. (1996).** Distribution of potential intermediate hosts of *Fasciola hepatica* and *Fascioloides magna* in Montana, USA. *Veterinary Parasitology* **62**, 63 - 70.
- Dunsmore, J. D. (1966).** Nematode parasites of free-living rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in eastern Australia III. Variations in the numbers of *Passalurus ambiguus* (Rudolphi). *Australian Journal of Zoology* **14**, 635 - 645.
- Eckert, J., Friedhoff, K. T., Zahner, H. & Deplazes, P. (2008).** Lehrbuch der Parasitologie für die Tiermedizin Band 2. Enke Verlag, Stuttgart, Deutschland.
- Edwards, P. J., Fletcher, M. R. & Berny, P. (2000).** Review of the factors affecting the decline of the European brown hare, *Lepus europaeus* (Pallas, 1778) and the use of wildlife incident data to evaluate the significance of paraquat. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **79**, 95 - 103.
- Eissner, R. & Lugmayr, Y. (2008).** Vergleichende endoparasitologische Untersuchungen des europäischen Feldhasens (*Lepus europaeus* PALLAS, 1778) aus einem atlantischen (Belgien) und einem (sub)kontinentalen (Österreich) Klimabereich. Diplomarbeit, Veterinärmedizinische Universität Wien, Österreich.
- Endler, J. A. (1986).** Natural Selection in the Wild. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Engelhardt, W., Obergruber, R. & Reichholf, J. H. (1985).** Lebensbedingungen des europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus*) in der Kulturlandschaft und

VI. Literaturverzeichnis

ihre Wirkungen auf Physiologie und Verhalten. Beiheft 5 zu den Berichten der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen / Salzach, Deutschland.

Ernst, J. V. & Benz, G. W. (1986). Intestinal coccidiosis in cattle. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice* **2**, 283 - 291.

Estonba, A., Solis, A., Iriondo, M., Sanz - Martin, M.J., Perez - Suarez, G., Markov, G. & Palacios, F. (2006). The genetic distinctiveness of the three Iberian hare species: *Lepus europaeus*, *L. granatensis*, and *L. castroviejoi*. *Mammalian Biology* **71**, 52 - 59.

Evans, K. L. (2004). The potential for interactions between predation and habitat change to cause population declines of farmland birds. *Ibis* **146**, 1 - 13.

Ezenwa, V. O., Ekernas, L. S. & Creel, S. (2012). Unravelling complex associations between testosterone and parasite infection in the wild. *Functional Ecology* **26**, 123 - 133.

Ewald, P.W. (1994). *Evolution of infectious diseases.* Oxford University Press, New York, USA.

Ewen, J. G., Bensch, S., Blackburn, T. M., Bonneaud, C., Brown, R., Cassey, P., Clarke, R. H. & Perez-Tris, J. (2012). Establishment of exotic parasites: the origins and characteristics of an avian malaria community in an isolated island avifauna. *Ecology Letters* **15**, 1112 - 1119.

Fallon, S. M., Bermingham, E. & Ricklefs, R. E. (2005). Host specialization and geographic localization of avian malaria parasites: A regional analysis in the Lesser Antilles. *American Naturalist* **165**, 466 - 480.

Fayer, R. (1980). Epidemiology of protozoan infections: The coccidia. *Veterinary Parasitology* **6**, 75 - 103.

- Ferguson, M. M. & Drahushchak, L. R. (1990).** Disease resistance and enzyme heterozygosity in rainbow trout. *Heredity* **64**, 413 - 417.
- Ficetola, G. F., Garner, T. W. J. & De Bernardi, F. (2007).** Genetic diversity, but not hatching success, is jointly affected by postglacial colonization and isolation in the threatened frog, *Rana latastei*. *Molecular Ecology* **16**, 1787 - 1797.
- Fickel, J., Lieckfeldt, D. & Pitra, C. (1999).** Analyse der genetischen Diversität und Struktur in benachbarten Populationen des Feldhasen (*Lepus europaeus*, Pallas 1778). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **45**, 230 - 237.
- Fickel, J., Lieckfeldt, D. & Pitra, C. (2003).** Molekularbiologie und Phylogenie von *Lepus europaeus* Pallas, 1778 und anderen europäischen Lepus Arten. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Band **3** (Herausgeber Niethammer, J. & Krapp, F.), 27 - 34, Aula Verlag, Wiebelsheim, Deutschland.
- Fickel, J., Schmidt, A., Putze, M., Spittler, H., Ludwig, A., Streich, W. J. & Pitra, C. (2005).** Genetic structure of populations of European brown hare: Implications for management. *Journal of Wildlife Management* **69**, 760 - 770.
- Folstad, I., Nilssen, A. C., Halvorsen, O. & Andersen, J. (1988).** Why do male reindeer (*Rangifer t. tarandus*) have higher abundance of second and third instar larvae of *Hypoderma tarandi* than females? *Oikos* **55**, 87 - 92.
- Foronda, P., Valladares, B., Lorenzo-Morales, J., Ribas, A., Feliu, C. & Casanova, J. C. (2003).** Helminths of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in Macaronesia. *Journal of Parasitology* **89**, 952 - 957.
- Forstner, M. & Ilg, V. (1982).** Untersuchungen über die Endoparasiten der Feldhasen (*Lepus europaeus*). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, **28**, 169 - 177.
- Frankel, H. & Soule, M. E. (1981).** Conservation and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, England.

VI. Literaturverzeichnis

- Frankham, R. (1995a).** Inbreeding depression: A threshold effect. *Conservation Biology* **9**, 792 - 799.
- Frankham, R. (1995b).** Conservation genetics. *Annual review of genetics* **29**, 305 - 327.
- Frölich, K., Haerer, G., Bacciarini, L., Janovsky, M., Rudolph, M. & Giacometti, M. (2001a).** European brown hare syndrome (EBHS) in free-ranging brown hares (*Lepus europaeus*) and mountain hares (*Lepus timidus*) from Switzerland. *Journal of Wildlife Diseases* **37**, 803 - 807.
- Frölich, K., Thiede, S. & Wisser, J. (2001b).** Infektionskrankheiten des Feldhasen. In: Wo liegt der Hase im Pfeffer? Naturschutz & Rote Liste. *Jagd & Hege* **7**, 34 - 46.
- Gallazzi, G. (1977).** Cyclical variations in the excretion of intestinal coccidial oocysts in the rabbit. *Folia Veterinaria Latina* **7**, 371 - 380.
- Gardner, C. O. (1963).** Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plants and their implications to plant breeding. NAS-NRC, Washington, USA.
- Gasnier, N., Cabaret, J., Chartier, C. & Reche, B. (1997).** Species diversity in gastro-intestinal nematode communities of dairy-goats: species-area and species-climate relationships. *Veterinary Research* **28**, 55 - 64.
- Gavier-Widen, D. & Mörner, T. (1991).** Epidemiology and diagnosis of the European Brown Hare Syndrome in Scandinavian countries: A review. *Revue Scientifique et Technique* **10**, 453 - 458.
- Gavier-Widen, D & Mörner, T. (1993).** Descriptive epizootiological study of European brown hare syndrome in Sweden. *Journal of Wildlife Diseases* **29**, 15 - 20.

VI. Literaturverzeichnis

- Gibbs, H. L. & Chiucchi, J. E. (2012).** Inbreeding, body condition, and heterozygosity-fitness correlations in isolated populations of the endangered eastern massasauga rattlesnake (*Sistrurus c. catenatus*). *Conservation Genetics* **13**, 1133 - 1143.
- Giudici, C., Aumont, G., Mahieu, M., Saulai, M. & Cabaret, J. (1999).** Changes in gastro - intestinal helminth species diversity in lambs under mixed grazing on irrigated pastures in the tropics (French, West Indies). *Veterinary Research* **30**, 573 - 581.
- Goeritz, F., Fassbender, M., Broich, A., Quest, M., Lange, A., Blottner, S., Gilles, M., Lengwinat, T., Spittler, H., & Hildebrandt, T. B. (2001).** Investigations of reproductive fitness in living female European brown hares from different habitats. *Zeitschrift für Jagdwissenschaften* **47**, 92 - 99.
- Goldstein, D. B., Ruiz Linares, A., Cavalli-Sforza, L. L. & Feldman, M. W. (1995).** An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci. *Genetics* **139**, 463 - 471.
- Goodnight, C. J (1987).** On the effect of founder events on epistatic genetic variance. *Evolution* **41**, 80 - 91.
- Goodnight, C. J. (1999).** Epistasis and heterosis. In: *Genetic and Exploitation of Heterosis in Crops* (Herausgeber Coors, J. G. & Pandey, S.), 59 - 67, ASACSSA, Madison, USA.
- Gottschalk, C. (1973).** Endoparasiten der Feldhasen in ihrer Rolle für die Niederwildjagd Ostthüringens. *Angewandte Parasitologie* **14**, 44 - 54.
- Grabner, M. & Lebrette, B. (1971).** Parasites of hares for restocking from Central and Eastern Europe imported into the region of Lyon from 1969 to 1971. *Laboratoire de Parasitologie Ecole Nationale Veterinaire de Lyon*, 39 - 44.

VI. Literaturverzeichnis

- Gräfner, G. (1986).** Krankheiten durch Parasiten. In: Wildkrankheiten **3** (Herausgeber Gräfner, G.) 120 - 209. Fischer Verlag, Jena, Deutschland.
- Gräfner, G. & Graubmann, H. D. (1967).** Die Verbreitung und Bedeutung der Hasenkokzidiose im Bezirk Schwerin. Monatshefte für Veterinärmedizin **22**, 449 - 452.
- Gray, J. S., Dautel, H., Estrada-Peña, A., Kahl, O. & Lindgren, E. (2009).** Effects of climate change on ticks and tick - borne diseases in Europe. Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases **2009**, 593232.
- Grewal, P., Grewal, S. K., Tan, L. & Adams, B. (2003).** Parasitism of molluscs by nematodes: types of associations and evolutionary trends. Journal of Nematology **35**, 146 - 156.
- Grigera, D. E. & Rapoport E. H. (1983).** Status and distribution of the European hare in South America. Journal of Mammalogy **64**, 163 - 166.
- Grueber, C. E., Wallis, G. P. & Jamieson, I. G. (2008).** Heterozygosity-fitness correlations and their relevance to studies on inbreeding depression in threatened species. Molecular Ecology **17**, 3978 - 3984.
- Gruner, L., Malczewski, A., Gawor, J., Nowosad, B., Krupinski, J. & Bouix, J. (1998).** Stability of nematode parasite communities of sheep in a Polish flock in relation to years, seasons and resistance status of hosts. Acta Parasitologica **43**, 154 - 161.
- Gulland, F. M. D., Albon, S. D., Pemberton, J. M., Moorcroft, P. & Clutton-Brock, T. H. (1993).** Parasite-associated polymorphism in a cyclic ungulate population. Proceedings of the Royal Society of London B. **254**, 7 - 13.
- Guthörl, V. & Kalchreuter, H. (1994).** Zum Einfluss des Fuchses auf das Vorkommen des Feldhasen. Gutachten, Bonndorf-Glashütte.

- Hakkarainen, H., Huhta, E., Koskela, E., Mappes, T., Soveri, T. & Suorsa, P. (2007).** *Eimeria*-parasites are associated with a lowered mother's and offspring's body condition in island and mainland populations of the bank vole. *Parasitology* **134**, 23 - 31.
- Hammond, D. M. (1973).** Life cycles and development of coccidia. In: *The Coccidia: Eimeria, Isospora, Toxoplasma and related genera* (Herausgeber Hammond, D. M. & Long, P. L.), 45 - 79. University Park Press, Baltimore, USA.
- Hannemann, G. (1971).** Untersuchungen zur Behandlung des Helminthenbefalls der Hasen. Dissertation, Universität Hannover, Deutschland.
- Hansson, B. & Westerberg, L. (2002).** On the correlation between heterozygosity and fitness in natural populations (Invited Review). *Molecular Ecology* **11**, 2467 - 2474.
- Harris, R. E. & Charleston, W. A. (1976).** The epidemiology of *Fasciola hepatica* infections in sheep on a *Lymnaea columella* habitat in the Manawatu. *New Zealand Veterinary Journal* **24**, 11 - 17.
- Hartl, D. L. & Clark, A. G. (1997).** Principles of Population Genetics Auflage 3. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Hartl, G. B., Suchentrunk, F., Willing, R. & Petznek, R. (1995).** Allozyme heterozygosity and fluctuating asymmetry in the brown hare (*Lepus europaeus*): A test of the developmental homeostasis hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **350**, 313 - 323.
- Hartl, G. B., Willing & Nadlinger, K. (1994).** Allozymes in mammalian population genetics and systematics: Indicative function of marker system reconsidered. *Experientia* **69**, 299 - 310.

- Hasselquist, D., Marsh, J. A., Sherman, P. W. & Wingfield, J. C. (1999).** Is avian humoral immunocompetence suppressed by testosterone? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45, 167 - 175.
- Haupt, H., Ludwig, G., Gruttke, H., Binot-Hafke, M., Otto, C. & Pauly, A. (2009).** Rote Liste gefährdeter Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands Band 1: Wirbeltiere. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg, Deutschland.
- Haupt, W. & Hartung, J. (1977).** Endoparasitenbefall der Hasen aus der Umgebung von Leipzig. *Monatshefte für Veterinärmedizin* 32, 339 - 341.
- Haupt, W., Hertzsch, K. & Kunz, G. (1996).** Parasitologische Untersuchungen. In: Möglichkeiten zur Stabilisierung und Hebung der Feldhasenbesätze in Sachsen-Anhalt. Abschlußbericht, Ministerium für Raumordnung, Landwirtschaft und Umwelt, Magdeburg, 31 - 34.
- Haupt, W. & Stubbe, I. (1990).** Beitrag zum Endoparasitenbefall des Feldhasen (*Lepus europaeus*) in zwei unterschiedlichen Jagdgebieten der DDR. *Beiträge zur Jagd - und Wildforschung* 17, 136 - 140.
- He, F. & Legendre, P. (1996).** On species-area relations. *The American Naturalist* 148, 719 - 737.
- Hechinger, R. F. & Lafferty, K. D. (2005).** Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts. *Proceedings of the Royal Society B* 272, 1059 - 1066.
- Hediger, H. (1948).** Die Zucht des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) in Gefangenschaft. *Physiologia Comparata et Oecologia* 1, 46 - 62.
- Hedrick, P. W. (2001).** Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology & Evolution* 16, 629 - 636.

- Hedrick, R. W. & Miller, P. S. (1992).** Conservation genetics: Techniques and fundamentals. *Ecological Applications* **2**, 30 - 46.
- Heintzelmann-Gröngröft, B. (1976).** Vergleichende endoparasitologische Untersuchungen bei Feldhasen aus verschiedenen Revieren. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **22**, 149 - 161.
- Hindsbo, O. (1972).** Effects of *Polymorphus* (Acanthocephala) on colour and behaviour of *Gammarus lacustris*. *Nature* **238**, 333.
- Hoffmann, A. A. & Parsons, P. A. (1991).** Evolutionary Genetics and Environmental Stress. Oxford University Press, New York.
- Holmes, J. C. & Bethel, W. M. (1972).** Modification of intermediate host behaviour by parasites. In: Behavioural aspects of parasite transmission (Herausgeber Canning, E. U & Wright, C. A.) 123 - 149. Academic Press, London, England.
- Howe, L., Castro, I. C., Schoener, E. R., Hunter, S., Barraclough, R. K. & Alley, M. R. (2012).** Malaria parasites (*Plasmodium spp.*) infecting introduced, native and endemic New Zealand birds. *Parasitology Research* **110**, 913 - 923.
- Hubendick, B. (1951).** Recent Lymnaeidae: their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar Fjarde Serien* **3**, 1 - 223.
- Huot, J. (1988).** Review of methods for evaluating the physical condition of wild ungulates in Northern environments. *Collection Nordicana* **50**, 30.
- Illera, J. C., Emerson, B. C. & Richardson, D. S. (2008).** Genetic characterization, distribution and prevalence of avian pox and avian malaria in the Berthelot's pipit (*Anthus berthelotii*) in Macaronesia. *Parasitology Research* **103**, 1435 - 1443.

- Innes, E. A. & Vermeulen, A. N. (2006).** Vaccination as a control strategy against the coccidial parasites *Eimeria*, *Toxoplasma* and *Neospora*. *Parasitology* **133**, 145 - 168.
- Ippen, R., Schröder, H. D. & Nickel, S. (1995).** Krankheiten des jagdbaren Wildes Auflage 3. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, Deutschland.
- Irvin, A. D. (1970).** A note on the gastrointestinal parasites of British hares (*Lepus europaeus* and *Lepus timidus*). *Journal of Zoology* **162**, 544 - 546.
- Jabbour-Zahab, R., Pointier, J. P., Jourdane, J., Jarne, P., Oviedo, J. A., Bargues, M. D., Mas-Coma, S., Angles, R., Perera, G., Balzan, C., Khallayoune, K. & Renaud, F. (1997).** Phylogeography and genetic divergence of some lymnaeid snails, intermediate hosts of human and animal fascioliasis with special reference to lymnaeids from the Bolivian Altiplano. *Acta Tropica* **64**, 191 - 203.
- Jakšić, B. L. & Cvetkoviv L. J. (1960).** Ein Beitrag zur Kenntnis der Lungenstrongylose des Feldhasen Zeitschrift für Jagdwissenschaft **6**, 56.
- Jaksic, F. M., Iriarte, J. A., Jimenez, J. E. & Martinez, D. R. (2002).** Invaders without frontiers: Cross-border invasions of exotic mammals. *Biological Invasions* **4**, 157 - 173.
- Jiminez, J. A., Hughes, D. A., Alaks, G., Graham, G. & Lacy, R. C. (1994).** An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science* **266**, 271 - 273.
- Johansson, M., Primmer, C. R. & Merila, J. (2007).** Does habitat fragmentation reduce fitness and adaptability? A case study of the common frog (*Rana temporaria*). *Molecular Ecology* **16**, 2693 - 2700.
- Jones, D. F. (1917).** Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics* **2**, 466 - 479.

VI. Literaturverzeichnis

- Joyeux, C. & Gaud, J. (1946).** Recherches helminthologiques marocaines. Etudes sur la pneumonie vermineuse. Archives de l'Institut Pasteur du Maroc **3**, 383 - 461.
- Kalchreuter, H. (2003).** Die Sache mit der Jagd. Auflage **5.**, Franckh - Kosmos Verlag, Stuttgart, Deutschland.
- Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S. & Poulin, R. (2014).** Host diversity drives parasite diversity: Meta-analytical insights into patterns and causal mechanisms. *Ecography* **37**, 1 - 9.
- Keane, R. M. & Crawley, M. J. (2002).** Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 164 - 170.
- Keeble F. & Pellew, C. (1910).** The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum sativum*). *Journal of Genetics* **1**, 47 - 56.
- Keith, I. M., Keith, L. B. & Cary, J. R. (1986).** Parasitism in a declining population of snowshoe hares. *Journal of Wildlife Diseases* **22**, 349 - 363.
- Kerschagl, W. (1965).** Wildkrankheiten. Österreichischer Jagd- und Fischerei-Verlag des Niederösterreichischen Landesjagdverbandes, Wien, Österreich.
- Kheysin, Y. M. (1972).** Sporulation of oocysts and their survival in the external environment. In: *Life Cycles of Coccidia of Domestic Animals* (Herausgeber Todd, K. S. Jr.), 149 – 161. University Park Press, Baltimore, USA.
- Kimura, M. & Crow, J. (1964).** The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics* **49**, 725 - 738.
- Kleiman, F., González, N., Rubel, D. & Wisniveksy, C. (2004).** *Fasciola hepatica* (Linnaeus, 1758) (Trematoda, Digenea) en liebres europeas (*Lepus europaeus*, Pallas 1778) (Lagomorpha, Leporidae) en la región Cordillerana Patagónica, Chubut, Argentina. *Parasitologia Latinoamericana* **59**, 68 - 71.

- Koehn, R. K., Milkman, R. & Mitton, J. B. (1976).** Population genetics of marine pelecypods. 4. Selection, migration and genetic differentiation in the blue mussel *Mytilus edulis*. *Evolution* **30**, 2 - 32.
- Koehn, R. K., Turano, F. J. & Mitton, J. B. (1973).** Population genetics of marine pelecypods. 2. Genetic differences in microhabitats of *Modiolus demissus*. *Evolution* **27**, 100 - 105.
- Koenen, F. (1956).** Der Feldhase. Auflage 1, Brehm Verlag, Wittenberg, Deutschland.
- Kötsche, W. & Gottschalk, C. (1990).** Krankheiten der Kaninchen und Hasen. Band 4. Fischer Verlag. Jena, Deutschland.
- Konrad, F. M. (1986).** Krankheiten durch Bakterien. In Wildkrankheiten (Herausgeber Gräfner, G.), 62 - 120, Fischer Verlag, Jena, Deutschland.
- Kornas, S., Wierzbowska, I. A., Wajdzik, M., Kowal, J., Basiaga, M. & Nosal, P. P. (2014).** Endoparasites of European brown hare (*Lepus europaeus*) from southern Poland based on necropsy. *Annales of Animal Science* **14**, 297 - 305.
- Kozakiewicz, B, Maszewska, I. & Wisniewski, B. (1982).** Parasite-fauna of the alimentary tract of hares in the Wielkopolska region. *Medycyna Weterynaryjna* **38**, 574 - 576.
- Kralka, R. A. & Samuel, W .M. (1984).** Experimental life-cycle of *Protostrongylus boughtoni* (Nematoda: Metastrongyloidea), a lungworm of the snowshoe hare, *Lepus americanus*. *Canadian Journal of Zoology* **62**, 473 - 479.
- Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S. & Poulin, R. (2004).** Relationships between parasite abundance and the taxonomic distance among a parasite's host species: an example with fleas parasitic on small mammals. *International Journal for Parasitology* **34**, 1289 - 1297.

- Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S. & Poulin, R. (2007).** Geographical variation in the 'bottom-up' control of diversity: fleas and their small mammalian hosts. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 179 - 186.
- Krull, W. H. & Mapes, C. R. (1952).** Studies on the biology of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) Looss, 1899 (Trematoda: Dicrocoeliidae), including its relation to the intermediate host, *Cionella lubrica* (Müller). VII. The second intermediate host of *Dicrocoelium dendriticum*. *Cornell Veterinarian* **42**, 603 - 604.
- Krull, W. H. & Mapes, C. R. (1953).** Studies on the biology of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) Looss, 1899 (Trematoda: Dicrocoeliidae), including its relation to the intermediate host, *Cionella lubrica* (Müller). IX. Notes on the cyst, metacercaria, and infection in the ant, *Formica fusca*. *Cornell Veterinarian* **43**, 38 - 410.
- Kryger, U., Robinson, T. J. & Bloomer, P. (2002).** Isolation and characterization of six polymorphic microsatellite loci in South African hares (*Lepus saxatilis* F. Cuvier, 1823 and *Lepus capensis* Linnaeus, 1758). *Molecular Ecology Notes* **2**, 422 - 424.
- Kugel, B. P. (2000).** Pathologisch-anatomische, histopathologische, parasitologische, bakteriologische, virologische, serologische und morphometrische Untersuchungen an Feldhasen (*Lepus europaeus* PALLAS, 1778) aus Hessen. Dissertation, Universität Gießen, Köhler Verlag, Gießen, Deutschland.
- Kutzer, E. (1992).** Parasitosen. In: *Veterinärmedizinische Parasitologie*. Auflage **4** (Herausgeber Eckert, J., Kutzer, E., Rommel, M., Bürger, H. J. & Körting, W.), 749 - 770, Parey Verlag, Hamburg, Berlin, Deutschland.
- Kutzer, E. & Frey, H. (1976).** Die Parasiten der Feldhasen (*Lepus europaeus*) in Österreich. *Berliner und Münchener tierärztliche Wochenschrift* **89**, 480 - 483.

- Kyriazakis, I., Tolkamp, B. & Hutchings, M. (1998).** Towards a functional explanation for the occurrence of anorexia during parasitic infections. *Animal Behaviour* 56, 265 - 274.
- L'Vov, D. N., Dzharkenov, A. F., Aristova, V. A., Kovtunov, A. I., Gromashevskii, V. L. & Vyshemirskii, O. I., et al. (2002).** The isolation of Dhori viruses (Orthomyxoviridae, Thogotovirus) and Crimean-Congo hemorrhagic fever virus (Bunyaviridae, Nairovirus) from the hare (*Lepus europaeus*) and its ticks *Hyalomma marginatum* in the middle zone of the Volga delta, Astrakhan region, 2001. *Voprosy Virusologii* 47, 32 - 6.
- Laakkonen, J., Nyysönen, T., Hiltunen, M., Kauhala, K., Nikander, S. & Soveri, T. (2006).** Effects of *Protostrongylus* sp. and *Pneumocystis* sp. on the pulmonary tissue and the condition of mountain and brown hares from Finland. *Journal of Wildlife Diseases* 42, 780 - 787.
- Lande, R. (1994).** Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. *Evolution* 48, 1460 - 1469.
- Lauckner, G. (1980).** Diseases of Mollusca: Gastropoda. In: *Diseases of Marine Animals 1* (Herausgeber Kinne, O.) 311 - 424. Biologische Anstalt Helgoland, Deutschland.
- Lauckner, G. (1983).** Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: *Diseases of Marine Animals 2* (Herausgeber Kinne, O.) 477 - 961. Biologische Anstalt Helgoland, Deutschland.
- Lavazza, A., Sciculana, M. T. & Capucci, L. (1996).** Susceptibility of hares and rabbits to the European Brown Hare Syndrome Virus (EBHSV) and Rabbit Haemorrhagic Disease Virus (RHDV) under experimental conditions. *Journal of Veterinary Medicine Series B* 43, 401 - 410.

- Lavazza, A., Scicluna, M. T., Corradini, L., Poli, A., Barigazzi, G., Cammi, G. & Cappucci, L. (1992).** Diagnostic procedures for European brown hare syndrome: application in epidemiological surveys in two Italian regions. In: Proceedings of the 14th Conference de la commission regionale de l'OIE pour l'Europe, 152 - 169.
- Lavazza, A. & Vecchi, G. (1989).** Osservazioni su alcuni episodi di mortalita` nelle lepri. Evidenziazione al microscopio elettronico di una particella virale. Nota preliminare. Selezione Veterinaria **30**, 461 - 467.
- Lin, R.-Q., Qiu, L.-L., Liu, G.-H., Wu, X.-Y., Wenig, Y.-B., Xie, W.-Q., Hou, J., Pan, H., Yuan, Z.-G., Zou, F.-C., Hu, M. & Zhu, X.-Q. (2011).** Characterization of the complete mitochondrial genomes of five *Eimeria* species from domestic chickens. Gene **480**, 28 - 33.
- Lincoln, G. A. (1974).** Reproduction and March madness in the Brown hare (*Lepus europaeus*). Journal of Zoology, London **174**, 1 - 14.
- Lomolino, M. V. (2000).** Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. Journal of Biogeography **27**, 17 - 26.
- Lorusso, V., Lia, R. P., Dantas-Torres, F., Mallia, E., Ravagnan, S., Capelli, G. & Otranto, D. (2011).** Ixodid ticks of road-killed wildlife species in southern Italy: New tick-host associations and locality records. Experimental and Applied Acarology **55**, 293 - 300.
- Lowe, A., Harris, S. & Ashton, P. (2004).** Ecological Genetics: Design, Analysis, and Application. Blackwell Publishing, Oxford, England.
- Lukesova, D., Langrova, I., Vadlejch, J., Jankovska, I., Hlava, J., Valek, P. & Cadkova, Z. (2012).** Endoparasites in European hares (*Lepus europaeus*) under gamekeeping conditions in the Czech Republic. Helminthologia **49**, 159 - 163.

- Luquet, E., Léna, J. P., David, P., Joly, P., Lengagne, T. & Perrin, N. et al. (2011).** Consequences of genetic erosion on fitness and phenotypic plasticity in European tree frog populations (*Hyla arborea*). *Journal of Evolutionary Biology* **24**, 99 - 110.
- Luquet, E., Léna, J. P., David, P., Prunier, J., Joly, P., Lengagne, T., Perrin, N. & Plénet, S. (2013).** Within- and among-population impact of genetic erosion on adult fitness-related traits in the European tree frog *Hyla arborea*. *Heredity* **110**, 347 - 354.
- Lutermann, H., Bennett, N. C., Speakman, J. R. & Scantlebury, M. (2013).** Energetic Benefits of Sociality Offset the Costs of Parasitism in a Cooperative Mammal. *PLOS ONE* **8**, e57969.
- Lutz, W. (1991).** Auswertung der im Jagdjahr 1990/91 durchgeführten Fallwilduntersuchungen im Lande Nordrhein-Westfalen, Fallwildbericht der Forschungsstelle für Jagdkunde und Wildschadenverhütung des Landes Nordrhein-Westfalen, Bonn, 10 - 13.
- Lutz, W., Höveler, R. & Frölich, K. (1998).** EBHSV-Antigennachweis bei serologisch negativen Feldhasen (*Lepus europaeus* PALLAS). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **44**, 262 - 265.
- Lynch, M. J., Conery, J. & Burger, J. (1995).** Mutation accumulation and the extinction of small populations. *The American Naturalist* **146**, 489 - 518.
- Macdonald, D. W. & Reynolds, J. C. (2008).** *Vulpes vulpes*. IUCN List of Threatened Species Version 2012.1. International Union for Conservation of Nature.
- Madsen, H. (1938).** The coccidia of the East Greenland hare. *Meddelser om Gronland* **116**, 1 - 38.

- Mahieu, M., Aumont, G., Michaux, Y., Alexandre, G., Archimede, H., Boval, M. & Theriez, M. (1997).** Mixing grazing sheep/cattle on irrigated pastures in Martinique (FWI). *INRA Productions Animales* **10**, 55 - 65.
- Majuro, O. M. & Dipeolu, O. O. (1981).** The seasonal incidence of coccidian infections in trade cattle, sheep and goats in Nigeria. *Veterinary Quarterly* **3**, 85 - 90.
- Malek, E. A. (1980).** Snail-Transmitted Parasitic Diseases Band **1 & 2**. CRC Press, Florida, USA.
- Malo, A. F., Roldan, E. R. S., Garde, J. J., Soler, A. J., Vicente, J., Gortazar, C. & Gomendio, M. (2009).** What does testosterone do for red deer males? *Proceedings of the Royal Society B* **276**, 971 - 980.
- Malone, J. B., Gommers, R., Hansen, J., Yilma, J. M., Slingenberg, J., Snijders, F., Nachtergaele, F. & Ataman, E. (1998).** A geographic information system on the potential distribution and abundance of *Fasciola hepatica* and *F. gigantica* in east Africa based on Food and Agriculture Organization databases. *Veterinary Parasitology* **78**, 87 - 101.
- Manga-Gonzalez, M. Y. (1987).** Some aspects of the biology and helminthofauna of *Helicella (Helicella) itala* (Linnaeus, 1758) (Mollusca). Natural infection by Dicrocoeliidae (Trematoda). *Revista Iberica de Parasitologia Volumen Extraordinario*, 131 - 148.
- Manga-Gonzalez, M. Y. (1992).** Some land molluscs species involved in the life cycle of *Dicrocoelium dendriticum* (Trematoda) in the wild in the province of Leon (NW Spain). In: Abstracts of the 11th International Malacological Congress, Siena (Herausgeber Giusti, F. & Manganelli, G.), 248 - 249. University of Siena, Siena, Italien.
- Manga-González, M. Y., González-Lanza, C., Cabanas, E. & Campo, R. (2001).** Contributions to and review of dicrocoeliosis, with special reference to the intermediate hosts of *Dicrocoelium dendriticum*. *Parasitology* **123**, 91 - 114.

- Markowski, J., Osmulski, P., Duda, W., Dyner, E. & Swiatecki, A. (1990a).** Could haplotypes be an indicator of health status of brown hare populations? Lagomorph Newsletter **11**, 14 - 16.
- Markowski, J., Osmulski, P., Duda, W., Dyner, E., Swiatecki, A., Ulanska, M. & Janiszewski, T. (1990b).** Relation between haptoglobin polymorphism and the health status of brown hare populations in Poland. Acta Theriologica **35**, 215 - 224.
- Martinet, L., Legouis, J. J. & Moret, B. (1970).** Quelques observations sur la reproduction du lièvre européen (*Lepus europaeus* PALLAS) en captivité. Annales de Biologie Animale, Biochimie, Biophysique **10**, 195 - 202.
- Martinez, J. G., Carranza, Fernandez-Garcia, J. L. & Sanchez-Prieto, C. B. (2002).** Genetic variation of red deer populations under hunting exploitation in southwestern Spain. Journal of Wildlife Management **66**, 1273 - 1282.
- Maruyama T. & Fuerst, P. A. (1985).** Population bottlenecks and non equilibrium models in population genetics. II. Number of alleles in a small population that was formed by a recent bottleneck. Genetics **111**, 675 - 689.
- Mayr, A. (2007).** Medizinische Mikrobiologie, Infektions- und Seuchenlehre. Auflage **8**. Georg Thieme Verlag, Berlin, Deutschland.
- McKown, R. D. & Ridley, R. K. (1995).** Distribution of fasciolosis in Kansas, with results of experimental snail susceptibility studies. Veterinary Parasitology **56**, 281 - 291.
- Medzhitov, R. (2007).** Recognition of microorganisms and activation of the immune response. Nature **449**, 819 - 826.
- Mehlhorn, H. & Piekarski, G. (2002).** Grundriss der Parasitenkunde. Gustav Fischer Verlag, Jena, Deutschland.

- Mekroud, A., Benakla, A., Vignoles, P., Rondelaud, D. & Dreyfuss, G. (2004).** Preliminary studies on the prevalences of natural fasciolosis in cattle, sheep, and the host snail (*Galba truncatula*) in north-eastern Algeria. *Parasitology Research* **92**, 502 - 505.
- Meunier, C., Tirard, C., Hurtez-Bousses, S., Durand, P., Bargues, M. D., Mas-Coma, S., Pointier, J. P., Jourdane, J. & Renaud, F. (2001).** Lack of molluscan host diversity and the transmission of an emerging parasitic disease in Bolivia. *Molecular Ecology* **10**, 1333 - 1340.
- Meyer, S. (2005).** Untersuchung zur Überlebensstrategie der Kammolchpopulationen (*Triturus cristatus* Laurenti 1768) in der Kulturlandschaft Sachsen-Anhalts. Dissertation Universität Halle-Wittenberg, Deutschland.
- Meyer, S., Pospisil, H. & Scholten, S. (2006).** Heterosis associated gene expression in maize embryos 6 days after fertilization exhibits additive, dominant and overdominant pattern. *Plant Molecular Biology* **63**, 381 - 391.
- Miles, D. B., Sinervo, B., Hazard, L. C., Svensson, E. I. & Costa, D. (2007).** Relating endocrinology, physiology and behaviour using species with alternative mating strategies. *Functional Ecology* **21**, 653 - 665.
- Mills, S. L. & Smouse, P. E. (1994).** Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *The American Naturalist* **144**, 412 - 431.
- Mitchell, B., McCowan, D. & Nicholson, I. A. (1976).** Annual cycles of body weight and composition in Scottish Red deer, *Cervus elephas*. *Journal of Zoology* **180**, 107 - 127.
- Mitchell, C. E. & Power, A G. (2003).** Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**, 625 - 627.

VI. Literaturverzeichnis

- Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J. B. M., Vohralik, V. & Zima, J. (1999).** Atlas of European Mammals. Academic Press, London, England.
- Mitton, J. B. (1997).** Selection in natural populations. Oxford University Press, Oxford, England.
- Mitton, J. B. & Koehn, R. K. (1975).** Genetics organisation and adaptive response of allozymes to ecological variables in *Fundulus heteroclitus*. *Genetics* **79**, 97 - 111.
- Möller, D. (1980).** Der Verlauf der Fortpflanzungsaktivität beim Feldhasen (*Lepus europaeus*) im Jahresablauf. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* **11**, 310 - 324.
- Moghaddam, A. S., Massoud, J. F., Mahmoodi, M., Khoubbane, M., Artigas, P., Periago, M. V., Fuentes, M. V., BARGUES, M. D. & Mas-Coma, S. (2004).** Distributional outline of lymnaeid snails (Gastropoda) in the fascioliasis endemic area of Mazandaran, Iran. *Acta Parasitologica* **49**, 145 - 152.
- Mohamed, A. R. E. & Mummery, V. (1990).** Human dicrocoeliosis. Report on 208 cases from Saudi Arabia. *Tropical and Geographical Medicine* **42**, 1 - 7.
- Moll, R. H., Lindsey, M. F. & Robinson, H. F. (1964).** Estimates of genetic variances and level of dominance in maize. *Genetics* **49**, 411 - 423.
- Moore, J. (2002).** Parasites and the Behaviour of Animals. Oxford University Press, New York, USA.
- Morand, S. & Poulin, R. (1998).** Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology* **12**, 717 - 727.

VI. Literaturverzeichnis

- Muehlenbein, M. P. & Bribiescas, R. G. (2005).** Testosterone-mediated immune functions and male life histories. *American Journal of Human Biology* **17**, 527 - 558.
- Müller-Using, D. (1962).** Diezels Niederjagd. Parey Verlag, Hamburg, Berlin, Deutschland.
- Mulvey, M., Goater, T. M., Esch, G. W. & Crews, A. E. (1987).** Genotype frequency differences in *Halipegus occidualis* infected and uninfected *Helisoma anceps*. *Journal of Parasitology* **73**, 751 - 761.
- Murray, D., Keith, L. & Cary, J. (1998).** Do parasitism and nutritional status interact to affect production in snowshoe hares? *Ecology* **79**, 1209 - 1222.
- Nicholas, F. W. (1996).** Introduction to veterinary genetics. Oxford University Press, New York, USA.
- Nickel, E. A. & Haupt, W. (1986).** Experimental studies on the course and consequences of infection with *Graphidium strigosum* (Nematoda, Trichostrongylidae) in *Oryctolagus cuniculus*. *Angewandte Parasitologie*. **27**, 215 - 219.
- Nickel, S. & Gottwald, A. (1979).** Contributions to the parasite fauna in the GDR. Third communication. Endoparasites of hares (*Lepus europaeus*). *Angewandte Parasitologie* **20**, 57 - 62.
- Nieschulz, O. (1923).** Über Hasenkokzidien (*Eimeria leporis*). *Deutsche tierärztliche Wochenschrift* **21**, 245 - 247.
- Novillo, A. & Ojeda, R. A. (2008).** The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasion* **10**, 1333 - 1344.

VI. Literaturverzeichnis

- Nowotny, N., Ros-Bascunana, C., Ballagi-Pordaany, A., Gavier-Widen, D., Uhleen, M. & Belaak, S. (1997).** Phylogenetic analysis of rabbit haemorrhagic disease and European brown hare syndrome viruses by comparison of sequences from the capsid protein gene. *Archives of Virology* **142**, 657 - 673.
- Obwolo, M. (1976).** A review of yersiniosis. *The Veterinary Bulletin* **46**, 167-171.
- Ohlinger, V. F. & Thiel, H. J. (1991).** Identification of the viral haemorrhagic disease virus of rabbits as a calicivirus. *Revue Scientifique et Technique* **10**, 311 - 323.
- Olt, A. & Ströse, A. (1914).** Die Wildkrankheiten und ihre Bekämpfung, Verlag Neumann - Neudamm, Melsungen, Deutschland.
- Underscheka, K. & Gattinger, G. (1976).** Aktuelles zum Hasenproblem. *Österreichisches Weidwesen* **6**, 312 - 317.
- Ortego, J., Aparicio, J. M., Calabuig, G. & Cordero, P. J. (2007).** Risk of ectoparasitism and population genetic diversity in a wild lesser kestrel. *Molecular Ecology* **16**, 3712 - 3720.
- Paetkau, D., Slade, R., Burden, M. & Estoup, A. (2004).** Direct, real-time estimation of migration rate using assignment methods: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology* **13**, 55 - 65.
- Pajersky, A., Svarc, R. & Medvedova, M. (1992 a).** Focal lesions in the lungs of hares induced by the parasite *Protostrongylus commutatus*. *Veterinary Medicine Praha* **37**, 249 - 255.
- Pajersky, A., Svarc, R. & Medvedova, M. (1992 b).** Vital manifestations of the helminth *Protostrongylus commutatus* (Diesing 1851) in the lungs of hare and rabbit. *Biologia* **47**, 411 - 416.

- Panek, M. (2009).** Factors affecting predation of Red Foxes *Vulpes vulpes* on Brown Hares *Lepus europaeus* During the Breeding Season in Poland. *Wildlife Biology* **15**, 345 - 349.
- Pastuszko, J. (1961).** W sprawie odrebnosci gatunkow rodzaju *Eimeria* pasozytujacych u krolikow I zajecy. *Wiadomosci Parazytologiczne* **7**, 305 - 307.
- Pegel, M. (1986).** Der Feldhase (*Lepus europaeus* Pallas) im Beziehungsgefüge seiner Um- und Mitweltfaktoren. Schriftenreihe Arbeitskreis Wildbiologie und Jagdwissenschaft an der Gustav-Liebig Universität Gießen, Enke-Verlag, Stuttgart.
- Peig, J. & Green, A. J. (2010).** The paradigm of body condition a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* **24**, 1323 - 1332.
- Pellerdy, L. P. (1956).** On the status of the *Eimeria* species of *Lepus europaeus* and related species. *Acta Veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae* **4**, 450 - 467.
- Pellerdy, L. P. (1974).** Coccidia and coccidiosis. Akadémiai Kiado, Budapest, Hungary.
- Pellerdy, L. P., Hönich, M. & Sugar, L. (1974).** Studies on the development of *Eimeria leporis* (Protozoa: Sporozoa) and on its pathogenicity for the hare (*Lepus europaeus*, PALLAS). *Acta Veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae* **24**, 163 - 175.
- Penn, D. & Potts, W. K. (1998).** Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *TREE* **13**, 391 - 396.
- Penn, D. J. (2002).** Major Histocompatibility Complex (MHC). *Ethology* **108**, 1 - 21.

- Pereira de Souza, C., Magalhaes, G. K., Konovaloff Janotti Passos, L., Pereira dos Santos, G. C., Ribeiro, F. & Katz, N. (2002).** Aspects of the maintenance of the life cycle of *Fasciola hepatica* in *Lymnaea columella* in Minas Gerais, Brazil. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* **97**, 407 - 410.
- Petrak, M. (1990).** Einflüsse landwirtschaftlicher Nutzung auf die Population des Feldhasen (*Lepus europaeus*). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* **19**, 88 - 97.
- Pfäffle, M. (2010).** Influence of parasites on fitness parameters of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*). Dissertation, Universität Karlsruhe, Deutschland.
- Pielowski, Z. (1990).** Über die Abhängigkeit der Besatzdichte und anderer Populationsparameter des Hasen von der Agrarstruktur und landwirtschaftlichen Aktivitäten. *Beiträge zur Jagd - und Wildforschung* **17**, 156 - 162.
- Poglayen, G., Roda, R, Zanni, M. L., Amendola, B. & Pepa, M. (1994).** Digestive system parasites of hares (*Lepus europaeus*) in Bologna and Bolzano provinces. *Selezione Veterinaria* **35**, 193 - 199.
- Ponder, W. F. (1975).** The occurrence of *Lymnaea (Pseudosuccinea) columella*, an intermediate host of *Fasciola hepatica*, in Australia. *Australian Veterinary Journal* **51**, 494 - 495.
- Portejoie, Y., Faure, E., Georges, F., Artois, M., Peroux, R. & Guitton, J. S. (2009).** Investigation of specific European Brown Hare Syndrome antibodies in wild hares using blood samples dried on blotting paper. *European Journal of Wildlife Research* **55**, 53 - 58.
- Poulin, R. (2014).** Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *International Journal for Parasitology* **44**, 581 - 589.

VI. Literaturverzeichnis

- Poulin, R. & Morand, S. (2000).** The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology* **75**, 277 - 293.
- Poulin, R. & Morand, S. (2004).** *Parasite Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Poulin, R. & Thomas, F. (1999).** Phenotypic Variability Induced by Parasites: Extent and Evolutionary Implications. *Parasitology Today* **15**, 28 – 32.
- Prechtl, S. (1995).** Geburtszeitpunkt und parasitäre Erkrankungen bei Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*. L). Diplomarbeit, Universität Bayreuth, Deutschland.
- Price, P. W. (1980).** *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Ralls, K., Ballou, J. D. & Templeton, A. (1988).** Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. *Conservation Biology* **2**, 185 - 193.
- Randolph, S. E. (1975).** Patterns of distribution of the tick *Ixodes trianguliceps* Birula on its hosts. *Journal of Animal Ecology* **44**, 451 - 474.
- Rannala, B. & Mountain, J. L. (1997).** Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **94**, 9197 - 9201.
- Raymond, M. & Rousset, F. (1995).** Genepop (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* **86**, 248 - 249.
- Reed, D. H. (2005).** Relationship between population size and fitness. *Conservation Biology* **19**, 563 - 568.
- Reed, D. H. & Frankham, R. (2003).** Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* **17**, 230 - 237.

VI. Literaturverzeichnis

- Reid, W. M., & Long, P. L. (1979).** A diagnostic chart for nine species of fowl coccidia. In: Georgia Agricultural Experiment Stations Technical Bulletin (Herausgeber Bowen, N. B.), 5 – 24. University of Georgia, Athens, USA.
- Rice, W. R. (1989).** Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**, 223 - 225.
- Ricker, W. E. (1975).** Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* **191**, 1 - 382.
- Rieck, W. (1956).** Der Junghasenanteil auf den Strecken 1953 und 1954. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* **2**, 160 - 164.
- Rieck, W. (1962).** Analyse von Feldhasenstrecken nach dem Gewicht der Augenlinse. *Supplemento alle Ricerche di Zoologia applicata alla Caccia* **4**, 21 - 29.
- Rieck, W. (1967).** Ergebnis der Untersuchung von Feldhasenstrecken. VII'e Congress des Biologistes du Gibier Beograd - Ljubljana, 383 - 388.
- Rinaldi, L., Russo, T., Schioppi, M., Pennacchio, S. & Cringoli, G. (2007).** *Passalurus ambiguus*: New insights into copromicroscopic diagnosis and circadian rhythm of egg excretion. *Parasitology Research* **101**, 557 - 561.
- Riney, T. (1955).** Evaluating condition of free-ranging red deer (*Cervus elephas*), with special reference to New Zealand. *New Zealand Journal of Science and Technology* **36**, 429 - 463.
- Riney, T. (1960).** A field technique for assessing physical condition in some ungulates. *Journal of Wildlife Management* **24**, 92 - 94.
- Röllig, K. R. (2008).** Experimentelle Untersuchungen zur Superkonzeption (Superfetation) beim Europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas, 1778). Dissertation, Freie Universität Berlin, Deutschland.

- Rognlie, M. C., Dimke, K. L., Potts, R. S. & Knapp, S. E. (1996).** Seasonal transmission of *Fasciola hepatica* in Montana, USA, with detection of infected intermediate hosts using a DNA-based assay. *Veterinary Parasitology* **65**, 297 - 305.
- Rondelaud, D., Vignoles, P., Abrous, M. & Dreyfuss, G. (2001).** The definitive and intermediate hosts of *Fasciola hepatica* in the natural watercress beds in central France. *Parasitology Research* **87**, 475 - 478.
- Rowe, G. & Beebee, T. J. C. (2001).** Fitness and microsatellite diversity estimates were not correlated in two outbred anuran populations. *Heredity* **87**, 558 - 565.
- Rowe, G., Beebee, T. J. C. & Burke, T. (1999).** Microsatellite heterozygosity, fitness and demography in natterjack toads *Bufo calamita*. *Animal Conservation* **2**, 85 - 92.
- Rowsewitt, C. N. (1986).** Seasonal variation in activity rhythms of male voles: Mediation by gonadal hormones. *Physiology and Behavior* **37**, 797 - 803.
- Rowsewitt, C. N. (1989).** Activity of castrated male voles: rhythms of responses to testosterone replacement. *Physiology and Behavior* **45**, 7 - 13.
- Ruiz, M., French, S. S., Demas, G. E. & Martins, E. P. (2010).** Food supplementation and testosterone interact to influence reproductive behaviour and immune function in *Sceloporus graciosus*. *Hormones and Behavior* **57**, 134 - 139.
- Schneider, E. (1978).** Der Feldhase - Biologie, Verhalten, Hege, Jagd. BLV Verlagsgesellschaft, München, Deutschland.
- Schoeb, T. R., Cartner, S. C., Baker, R. A. & Gerrity, L. W. (2007).** Parasites of Rabbits. In: Flynn's Parasites of Laboratory Animals Band 2 (Herausgeber Baker, D. G.), 251 - 499, Wiley Blackwell Publishing, Hoboken, USA.

- Sciicluna, M. T., Lavazza, A. & Capucci, L. (1994).** European brown hare syndrome in northern Italy: Results of a virological and serological survey. *Revue Scientifique et Technique* **13**, 893 - 904
- Sebek, J. (1969).** Parazitarni invaze u sajicu v. Novem Prerove na Breclavsku. *Veterinrstvi* **19**, 353 - 354.
- Seck-Lanzendorf, S. von (1997).** Der Einfluss des Ökofaktors Erkrankungen auf die Populationsentwicklung des Feldhasen (*Lepus europaeus*) im Forschungsrevier Czempin in Polen. Dissertation, Freie Universität Berlin, Deutschland.
- Shackelton, C. M. & Granger, J. E. (1989).** Bone marrow index and kidney fat index of several antelope species from Transkei. *South African Journal of Wildlife Research* **19**, 129 - 134.
- Shaw, P. W., Pierce, G. J. & Boyle, P. R. (1999).** Subtle population structuring within a highly vagile marine invertebrate, the veined squid *Loligo forbesi*, demonstrated with microsatellite DNA markers. *Molecular Ecology* **8**, 407 - 417.
- Sheng, L., Cui, P., Fang, S. F., Lin, R. Q., Zou, F. C., & Zhu, X. Q. (2014).** Sequence variability in four mitochondrial genes among rabbit pinworm (*Passalurus ambiguus*) isolates from different localities in China. *Mitochondrial DNA*, Artikel befindet sich noch in Druck.
- Shinde, D., Lai, Y. L., Sun, F. Z. & Arnheim, N. (2003).** Taq DNA polymerase slippage mutation rates measured by PCR and quasi-likelihood analysis: (CA/GT)(n) and (A/T)(n) microsatellites. *Nucleic Acid Research* **31**, 974 - 980.
- Shull, G.H. (1908).** The composition of a field of maize. *American Breeders Association Reports* **4**, 296 - 301.

- Silvestre, A., Chartier, C., Sauvé, C. & Cabaret, J. (2000).** Relationship between helminth species diversity, intensity of infection and breeding management in dairy goats. *Veterinary Parasitology* **94**, 91 - 105.
- Slatkin, M. (1993).** Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**, 264 - 279.
- Smith, A. T. & Johnston, C. H. (2008).** *Lepus europaeus*. In IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2.
- Smith, R. K., Jennings, N. V. & Harris, S. (2005).** A quantitative analysis of the abundance and demography of European hares *Lepus europaeus* in relation to habitat type, intensity of agriculture and climate. *Mammal Review* **35**, 1 - 24.
- Smith, R. K., Jennings, N. V., Robinson, A. & Harris, S. (2004).** Conservation of European hares *Lepus europaeus* in Britain: Is increasing habitat heterogeneity in farmland the answer? *Journal of Applied Ecology* **41**, 1092 - 1102.
- Smith, T. M. & Smith, R. L. (2009).** Ökologie Auflage **6**, Pearson Studium Verlag, München, Deutschland.
- Snyder, L. A., Freifelder, D. & Hartl D. L. (1985).** General Genetics. Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, USA.
- Soulsby, E. J. L. (1982).** Helminths, Arthropods and Protozoa of Domesticated Animals. Baillière Tindall, London, England.
- Soveri, T. & Valtonen, M. (1983).** Endoparasites of hares (*Lepus timidus* L. and *L. europaeus* Pallas) in Finland. *Journal of Wildlife Diseases* **19**, 337 - 341.
- Späth, V. (1989).** Untersuchungen zur Populationsökologie des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) in der Oberrheinebene. Dissertation, Universität Freiburg im Breisgau.

VI. Literaturverzeichnis

- Spiecker, D. (1966).** Versuche zur Bekämpfung der Hasenkokzidiose in freier Wildbahn. Zeitschrift für Jagdwissenschaft **12**, 176 - 188.
- Spittler, H. (1987).** Zur Ursache sprunghaften Streckenrückganges beim Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas 1778) in den Jahren 1978 und 1979. Zeitschrift für Jagdwissenschaft **33**, 175 - 184.
- Stelfox, J. B. & Hudson, R. J. (1986).** Body condition of male Thompson's and Grant's gazelles in relation to season and resource. African Journal of Ecology **24**, 111 - 120.
- Stevenson, R. D. & Woods, W. A. (2006).** Condition indices for conservation: New uses for evolving tools. Integrative and Comparative Biology, **46**, 1169 - 1190.
- Stieve, H. (1952).** Zur Fortpflanzungsbiologie des Europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus* PALLAS). Zoologischer Anzeiger **148**, 101 - 114.
- Stockdale, P. H. G., Bainborough, A. R., Bailey, C. B. & Niilo, L. (1981).** Some pathophysiological changes associated with infection of *Eimeria zuernii* in calves. Canadian Journal of Comparative Medicine **45**, 34 - 37.
- Stroh, G. (1931).** Zwei sichere Altersmerkmale beim Hasen. Berliner Tierärztliche Wochenschrift **47**, 180 - 181.
- Stuber, C. W. (1994).** Heterosis in plant breeding. Plant Breeding Reviews **12**, 227 - 251.
- Sugar, L., Murai, E. & Meszaros, F. (1978).** Über die Endoparasiten der wildlebenden Leporidae Ungarns. Parasitologia Hungarica **11**, 63 - 85.
- Sunnucks, P. (2000).** Efficient genetic markers for population biology. Trends in Ecology and Evolution **15**, 199 - 203.

- SurrIDGE, A. K., Bell, D. J., Rico, C. & Hewitt, G. M. (1997).** Polymorphic microsatellite loci in the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) are also amplified in other lagomorph species. *Animal Genetics* **28**, 302 - 305.
- Svensson, E., Raberg, L., Koch, C. & Hasselquist, D. (1998).** Energetic stress, immunosuppression and the cost of an antibody response. *Functional Ecology* **12**, 912 - 919.
- Szpiech, Z. A. & Rosenberg, N. A. (2011).** On the size distribution of private microsatellite alleles. *Theoretical Population Biology* **80**, 100 - 113.
- Szulkin, M., Bierne, N. & David, P. (2010).** Heterozygosity-fitness correlations: A time for reappraisal. *Evolution* **64**, 1202 - 1217.
- Tacconi, G., Piergili-Fioretti, D., Moretti, A., Nobilini, N. & Pasquali, P. (1995).** Coccidia in hare (*Lepus europaeus*) reared in Umbria, Italy: Bioepidemiological study. *Journal of Protozoological Research* **5**, 77 - 85.
- Tälleklint, L. & Jaenson, T. G. T. (1993).** Maintenance by hares of European *Borrelia burgdorferi* in ecosystems without rodents. *Journal of Medical Entomology* **30**, 273 - 276.
- Takatsuki, S. (2000).** Kidney fat and marrow fat indices of the sika deer population at Mount Goyo, northern Japan. *Ecological Research* **15**, 453 - 457.
- Taraschewski, H. (2006).** Parasiten und Wirte als Bestandteile von Ökosystemen, In: Allgemeine Parasitologie (Herausgeber Hiepe, T., Lucius, R. & Gottstein, B.), 276 - 325, Parey Verlag, Stuttgart, Deutschland.
- Thieltges, D. W., Hof, C., Dehling, D. M., Brändle, M., Brandl, R. & Poulin, R. (2011).** Host diversity and latitude drive trematode diversity patterns in the European freshwater fauna. *Global Ecology and Biogeography* **20**, 675 - 682.

- Thompson, J. N. (1994).** The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Torchin, M. E., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., McKenzie, V. J. & Kuris, A. M. (2003).** Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**, 628 - 630.
- Torchin, M. E. & Mitchell, C. E. (2004).** Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**, 183 - 190.
- Torgerson, P. & Claxton, J. (1999).** Epidemiology and control. In: Fasciolosis (Herausgeber Dalton, J. P.), 113 - 149. CABI Publishing, Wallingford, USA.
- Tropilo, J. (1964).** Intensity and extensity of invasion by *Cysticercus pisiformis* and *Fasciola hepatica* in hares. *Medycyna Weterynaryjna Warszawa* **20**, 259 - 269.
- Turner, W. C., Versfeld, W. D., Kilian, J. W. & Getz, W. M. (2012).** Synergistic effects of seasonal rainfall, parasites and demography on fluctuations in springbok body condition. *Journal of Animal Ecology* **81**, 58 - 69.
- Tyzzar, E. E. (1929).** Coccidiosis in gallinaceous birds. *American Journal of Hygiene* **10**, 269 - 383.
- Uzarowska, A., Keller, B., Piepho, H. P., Schwarz, G., Ingvaridsen, C., Wenzel, G. & Lübberstedt, T. (2006).** Comparative expression profiling in meristems of inbred-hybrid triplets of maize based on morphological investigations of heterosis for plant height. *Plant Molecular Biology* **63**, 21 - 34.
- Valkiunas, G., Santiago-Alarcon, D., Levin, I., Iezhova, T. A. & Parker, P. G. (2010).** A new Haemoproteus species (*Haemosporida: Haemoproteidae*) from the endemic Galapagos dove *Zenaida galapagoensis*, with remarks on the parasite distribution, vectors and molecular diagnostics. *Journal of Parasitology* **96**, 783 - 792.

- Van Houte, S., Ros, V. I. D. & Van Oers, M. M. (2013).** Walking with insects: Molecular mechanisms behind parasitic manipulation of host behaviour. *Molecular Ecology* **22**, 3458 - 3475.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M. & Shipley, P. (2004).** MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* **4**, 535 - 538.
- Van Rooyen, A. F. (1993).** Variation in body condition of impala and nyala in relation to social status and reproduction. *South African Journal of Wildlife Research* **23**, 36 - 38.
- Van Valen, L. (1973).** A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* **1**, 1 - 30.
- Vaughan, N., Lucas, E., Harris, S. & White, P. C. L. (2003).** Habitat associations of European hares *Lepus europaeus* in England and Wales: Implications for farmland management. *Journal of Applied Ecology* **40**, 163 - 175.
- Vicente, J., Fierro, Y., Martínez, M. & Gortázar, C. (2004).** Long-term epidemiology, effect on body condition and interspecific interactions of concomitant infection by nasopharyngeal bot fly larvae (*Cephenemyia auribarbis* and *Pharyngomyia picta*, Oestridae) in a population of Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). *Parasitology* **129**, 349 - 361.
- Vigo, M., Bargues, M. D., Yong, M., Arenas, J. A., Naquira, C., Paraense, W. L., Pointier, J. P. & Mas-Coma, S. (2000).** Molecular characterization of a snail species transmitting fasciolosis, *Lymnaea columella* (Gastropoda. Lymnaeidae), from Cuba, Guadeloupe, Venezuela, Peru and Brazil. In: Proceedings of the 15th International Congress for Tropical Medicine and Malaria, 156. Cartagena, Colombia.
- Vitone, N. D., Altizer, S. & Nunn, C. L. (2004).** Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research* **6**, 183 - 199.

VI. Literaturverzeichnis

- Vrijenhoek, R. C. (1994).** Genetic diversity and fitness in small populations. In: Conservation Genetics (Herausgeber Loeschke, V., Tomiuk, J. & Jain, S. K), 37 - 53, Birkhauser Verlag, Basel, Schweiz.
- Walhovd, H. (1966).** Reliability of age criteria for Danish hares (*Lepus europaeus* Pallas). Danish Review of Game Biology **4**, 105 - 128.
- Warrell, M. J. & Warrell, D. A. (2004).** Rabies and other lyssavirus diseases. Lancet **363**, 959 - 969.
- Wattier, R., Engel, C. R., Saumitou-Laprade, P. & Valero, M. (1998).** Short allele dominance as a source of heterozygote deficiency at microsatellite loci: Experimental evidence at the dinucleotide locus Gv1CT in *Gracilaria gracilis* (Rhodophyta). Molecular Ecology **7**, 1569 - 1573.
- Webster, J. P. (2007).** The impact of *Toxoplasma gondii* on animal behaviour: Playing cat and mouse. Schizophrenia Bulletin **33**, 752-756.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. (1984).** Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution **38**, 1358 - 1370.
- Wesenburg-Lund, C. (1931).** Contributions to the development of the Trematoda Digenea. I. The biology of *Leucochloridium paradoxum*. Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark, Copenhague., Section des Sciences **4**, 90 - 142.
- Whiteman, N. K., Matson, K. D., Bollmer, J. L. & Parker, P. G. (2006).** Disease ecology in the Galapagos Hawk (*Buteo galapagoensis*): Host genetic diversity, parasite load and natural antibodies. Proceedings of the Royal Society B **273**, 797 - 804.
- Windsor, D. A. (1998).** Most of the species on Earth are parasites. International Journal of Parasitology **28**, 1939 - 1941.

- Winternitz, J., Yabsley, M. & Altizer, S. (2012).** Parasite infection and host dynamics in a naturally fluctuating rodent population. *Canadian Journal of Zoology* **90**, 1149 - 1160.
- Wirblich, C., Meyers, Ohlinger, V. F., Capucci L., Eskens, U., Haas, B. & Thiel, H. J. T. (1994).** European brown hare syndrome virus: Relationship to rabbit hemorrhagic disease virus and other caliciviruses. *Journal of Virology* **68**, 5164 - 5173.
- Wright, S. (1943).** Isolation by distance. *Genetics* **28**, 139 - 156.
- Wright, S. (1951).** The genetical structure of populations. *Annales of Eugenics* **15**, 323 - 354.
- Yakimoff, W. L., Matschoulsky, S. N. & Spartansky, O. A. (1936).** Neue Kokzidien der Hasen. *Wiener Tierärztliche Monatsschrift* **23**, 490 - 491.
- Yanchew, Y. A. (1973).** Study of the helminth fauna of *Lepus europaeus* in Bulgaria. *Bulletin de l' Institute de Zoologie et Musee Academie des Sciences Sofia* **38**, 67 - 78.
- Zanni, M. L., Benassi, M. C., Scicluna, M. T., Lavazza, A. & Capucci, L. (1993).** Clinical evolution and diagnosis of an outbreak of European brown hare syndrome in hares reared in captivity. *Revue Scientifique et Technique* **12**, 931 - 940.
- Zörner, H. (1978).** Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Bewirtschaftung des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas 1778) im Wildforschungsgebiet Hakel. Dissertation, Technische Universität Dresden Tharandt, Deutschland.
- Zörner, H. (1981).** Der Feldhase Auflage 3. Neue Brehmbücherei Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben, Deutschland

Internet-Quellen

Jagdzeiten für *Lepus europaeus* in den einzelnen Bundesländern

www.schonzeiten.de

Link zum Text der „Convention on Biological Diversity“

<https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf>

Links zur verwendeten Karte aus Abbildung 6

http://www.ginkgomaps.com/landkarten_deutschland.html

Lizenz: <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/legalcode>

http://www.ginkgomaps.com/de/rl3c_de_deutschland_landkarte_illdtmcolgw30s_ja_mres.jpg

Die Karte wurde nach meinen Bedürfnissen verändert.

Link zum Bundesjagdgesetz Fassung von 2013

<http://www.gesetze-im-internet.de/bundesrecht/bjagd/gesamt.pdf>

Künstlerische Quellen

Dürer, A. (1502). Junger Feldhase. Aquarell, Albertina, Wien

VII. Abkürzungs-, Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

1. Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung oder Symbol	Bedeutung
Ad	Adult
a. d. I.	An der Isar
AI	Aiterhofen
BE	Bellheim
bp	Basenpaare
BÖ	Börger
EBHS	European Brown Hare Syndrome
EBHSV	European Brown Hare Syndrome Virus
EDTA	Ethylendiamintetraessigsäure
EV	Endvolumen
FÖ	Föhr
GE	Gensingen
Hi-Di	Highly deionized
M	Männlich
Max	Maximum
MHC	Major Histocompatibility Complex
Min	Minimum
OS	Osthofen
PE	Pellworm
rpm	Rounds per minute
Sa	Subadult
TBE-Puffer	Tris-Borat-EDTA-Puffer
TEMED	N,N,N',N'-Tetramethylethylendiamin
W	Weiblich
WÖ	Wörth

2. Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Europäischer Feldhase (Lepus europaeus), juvenil

Abb. 2: Entwicklungszyklus von Eimeria spp.

Abb. 3: Eimeria-Oozysten bei Lepus europaeus

Abb. 4: Lepus europaeus; Innenansicht des eröffneten Magens mit Graphidium strigosum Befall

Abb. 5: Landkarte von Deutschland mit Gesamtüberblick über die beprobten Gebiete

Abb. 6: Vorbereitung zur Probennahme während einer Treibjagd

Abb. 7: Ermittlung von Körpergröße und Körpergewicht

Abb. 8: Organentnahme

Abb. 9: Durchschnittlicher Allelreichtum jeder Population

Abb. 10: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Populationsebene aller untersuchter Populationen

Abb. 11: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Bellheim

Abb. 12: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Osthofen

Abb. 13: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Gensingen

VII. Abkürzungs-, Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Abb. 14: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Wörth a. d. I.

Abb. 15: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Aiterhofen

Abb. 16: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Börger

Abb. 17: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Föhr

Abb. 18: Gruppierung der Allelfrequenzen auf Individuenebene für die Population Pellworm

Abb. 19: Wahrscheinlichkeit, mit der sich die Stichprobe in die entsprechende Anzahl an genetische Cluster einteilen lässt

Abb. 20: Einteilung der Stichprobe in vier genetische Cluster

Abb. 21: Einteilung der Stichprobe in fünf genetische Cluster

Abb. 22: Einteilung der Stichprobe in sechs genetische Cluster

Abb. 23: Befallsintensitäten mit „Eimeria spp. Gesamt“ in den einzelnen Populationen

Abb. 24: Befallsintensitäten unterteilt nach Altersgruppen

Abb. 25: Nach Populationen unterteilte Befallsintensitäten subadulter und adulter Europäischer Feldhasen

Abb. 26: Signifikante, positive Korrelation zwischen der Infektionsintensität und der Eimeria-Diversität in der Population Wörth a. d. I.

VII. Abkürzungs-, Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Abb. 27: Signifikanter, negativer Zusammenhang zwischen der T. leporis Befallsintensität und der Körperkondition in der Population Aiterhofen

Abb. 28: Signifikanter, negativer Zusammenhang zwischen der Eimeria-Diversität und dem Heterozygotiegrad in der Population Bellheim

Abb. 29: Signifikanter, negativer Zusammenhang zwischen der Eimeria-Diversität und dem Heterozygotiegrad in der Population Gensingen

Abb. 30: Exemplarische Darstellung von zehn negativen EBHS-Befunden

3. Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Entwicklung der Feldhasen-Strecken in den Jagdjahren 2009/10, 2010/11 und 2011/12 in den beprobten Bundesländern

Tab. 2: Verwendete Chemikalien und ihre Bezugsquellen

Tab. 3: Eingesetzte Pufferlösungen sowie deren Zusammensetzungen, Bezugsquellen und Verwendungen

Tab. 4: Verwendete Enzyme, deren Bezugsquellen und Verwendungen

Tab. 5: Verwendete Nukleotide, ihre Bezugsquellen und der Verwendungszwecke

Tab. 6: Verwendete Kits und ihre Bezugsquellen

Tab. 7: Verwendete Größenstandards und ihre Bezugsquellen

Tab. 8: Verwendetes Oligonukleotid für Cytochrom B-PCR mit Sequenzen der Vorwärts- und Rückwärtsstränge sowie der Bezugsquelle

Tab. 9: Verwendetes Oligonukleotid für EBHS-PCR mit Sequenzen der Vorwärts- und Rückwärtsstränge sowie der Bezugsquelle

Tab. 10: Verwendete Oligonukleotide der einzelnen Mikrosatelliten mit Bezeichnung und Sequenzen der Vorwärts- und Rückwärtsstränge

Tab. 11: Bezeichnung und Beschreibung der Fluoreszenzfarbstoffe zur Markierung der Forward Primer

Tab. 12: Übersicht der verwendeten Geräte, Verbrauchsmaterialien und Glaswaren

Tab. 13: Übersicht über die verwendete Software und deren Einsatzgebiete

VII. Abkürzungs-, Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Tab. 14: Übersicht der Jagdzeiten für den Europäischen Feldhasen in den beprobten Bundesländern

Tab. 15: Bestimmungsschlüssel für die gefundenen Eimeria-Arten

Tab. 16: Deskriptive Populationsgenetik der Population Bellheim

Tab. 17: Deskriptive Populationsgenetik der Population Osthofen

Tab. 18: Deskriptive Populationsgenetik der Population Gensingen

Tab. 19: Deskriptive Populationsgenetik der Population Wörth a. d. I.

Tab. 20: Deskriptive Populationsgenetik der Population Aiterhofen

Tab. 21: Deskriptive Populationsgenetik der Population Börger

Tab. 22: Deskriptive Populationsgenetik der Population Föhr

Tab. 23: Deskriptive Populationsgenetik der Population Pellworm

Tab. 24: Gesamtzahl der Allele pro Locus einzeln für jeden Locus

Tab. 25: Populationsspezifischer Inzuchtkoeffizient F_{is} für jede Population

Tab. 26: Locusspezifischer Inzuchtkoeffizient F_{is} für jede Population

Tab. 27: Signifikanzwerte p für das Auftreten eines rezenten genetischen Flaschenhalseffekts in allen untersuchten Populationen

Tab. 28: Nach Populationen gegliederter Anteil der genetisch eindeutig und nicht eindeutig ihrer Herkunftspopulation zuordenbaren Individuen

Tab. 29: Relative genetische Fixierung F_{ST} unterteilt nach Populationen

VII. Abkürzungs-, Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Tab. 30: Protostrongylus pulmonalis Prävalenzen

Tab. 31: Protostrongylus pulmonalis Intensitäten

Tab. 32: Graphidium strigosum Prävalenzen

Tab. 33: Graphidium strigosum Intensitäten

Tab. 34: Trichostrongylus retortaeformis Prävalenzen

Tab. 35: Trichostrongylus retortaeformis Intensitäten

Tab. 36: Jahres-Prävalenzen von Trichuris leporis für jede Population

Tab. 37: Trichuris leporis Prävalenzen in den untersuchten Populationen

Tab. 38: Trichuris leporis Intensitäten

Tab. 39: Cittotaenia pectinata Prävalenzen

Tab. 40: Cittotaenia pectinata Intensitäten

Tab. 41: Taenia pisiformis Gesamt Prävalenzen

Tab. 42: Eimeria europea Prävalenzen

Tab. 43: Eimeria europea Intensitäten

Tab. 44: Jahres-Prävalenzen von Eimeria robertsoni für jede Population

Tab. 45: Eimeria robertsoni Prävalenzen

Tab. 46: Eimeria robertsoni Intensitäten

VII. Abkürzungs-, Abbildungs- und Tabellenverzeichnis

Tab. 47: Eimeria semisculpta Prävalenzen

Tab. 48: Eimeria semisculpta Intensitäten

Tab. 49: Eimeria townsendi Prävalenzen

Tab. 50: Eimeria townsendi Intensitäten

Tab. 51: Eimeria septemtrionales Prävalenzen

Tab. 52: Eimeria septemtrionales Intensitäten

Tab. 53: Eimeria leporis Prävalenzen

Tab. 54: Eimeria leporis Intensitäten

Tab. 55: Eimeria hungarica Prävalenzen

Tab. 56: Eimeria hungarica Intensitäten

Tab. 57: „Eimeria spp. Gesamt“ Prävalenzen

Tab. 58: „Eimeria spp. Gesamt“ Intensitäten

*Tab. 59: „Eimeria spp. Gesamt“ Prävalenzen separat für jede Population nach
Kalendertag aufgegliedert*

VIII. Danksagung

VIII. Danksagung

Viele Menschen und Tiere haben zum Gelingen meiner Promotion beigetragen.

Als erstes möchte ich Herrn Professor Dr. Horst Taraschewski für die Überlassung des anspruchsvollen und interessanten Promotionsthemas, konstruktive Kritik und Betreuung danken.

Nicht weniger viel Dank gilt Herrn Professor Dr. Eberhard Frey für die Übernahme der Zweitkorrektur.

Meinem Kooperationspartner Herrn Dr. Franz Suchentrunk vom Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie in Wien danke ich für die Möglichkeit der Bearbeitung der genetischen Fragestellungen und für die große Hilfe bei der statistischen Auswertung. Ganz besonderer Dank gilt an dieser Stelle Frau Anita Haiden für ihre Arbeit an meinen Proben. An Yvonne Ehrlich, die die Auswertung der Mikrosatelliten-Daten übernahm, ebenfalls ein großes Dankeschön.

Meiner Kooperationspartnerin Frau Dr. Claudia Szentiks danke ich dafür, dass ich die virologische Untersuchung zahlreicher Proben am Institut für Zoo- und Wildtierforschung in Berlin durchführen konnte.

Frau Diplom Tierärztin Annika Posautz und Team danke ich für die Überlassung der Daten, die sich aus ihrer Probennahme auf Pellworm in den Jahren 2010 und 2011 ergeben haben.

Den Mitgliedern der Arbeitsgruppe am Karlsruher Institut für Technologie, Zoologie I, Abteilung Ökologie und Parasitologie, danke ich für die fachlich kompetente Kritik und Unterstützung bei der Durchführung meiner Promotion.

Das Projekt war in erheblichem Umfang auf die Mithilfe der Jagdpächter der betreffenden Reviere und der an den Treibjagden beteiligten Jäger und Treiber angewiesen. Hierfür gilt ganz besonderer Dank!

Die Promotion konnte darüber hinaus nur mit Hilfe der großzügigen finanziellen Unterstützungen der Stiftung Landesbank Baden-Württemberg, der Krieger Stiftung und der Gillet-Stiftung durchgeführt werden, hierfür ebenfalls vielen herzlichen Dank!

VIII. Danksagung

Meinem Verlobten Michael Schmid danke ich für praktische Mithilfe bei der Probennahme auf zahlreichen Jagden. Ohne diese Hilfe wäre der Probenumfang deutlich geringer ausgefallen! Außerdem danke ich ihm für seine Geduld, die biologische und mathematische Unterstützung!

Meinen Eltern Sibylle Kartes-Kohler und Harald Kartes danke ich für die große finanzielle Unterstützung, ohne die die Durchführung des Projekts ebenfalls nicht machbar gewesen wäre. Meiner Mutter gilt darüber hinaus noch besonderer Dank für die Begleitung auf diversen Jagden und die Mithilfe bei der Probennahme.

Meinem Bruder Roman Kartes danke ich für die moralische Unterstützung.

Danke an Estrella, Baghira, Panda, Fohlo, Louie, Havana, Manni, Lili, Kalle, Donnie, Micky, Beli, Rieke, Dottie, Bobby und Lana... ihr wart und seid meine größte Motivation!

Danke Meister Lampe!

IX. Anhang**1. Parasitenabundanzen in den einzelnen Populationen**Population Bellheim

N = 49

Parasitenart	Min.	Max.	Ø
<i>P. pulmonalis</i>	0	0	0
<i>G. strigosum</i>	0	4	0,33
<i>C. pectinata</i>	0	0	0
<i>T. retortaeformis</i>	0	102	5,90
<i>T. leporis</i>	0	21	2,76
<i>T. pisiformis</i>	0	0	0
<i>E. europea</i>	0	400	44,90
<i>E. robertsoni</i>	0	2600	293,88
<i>E. semisculpta</i>	0	2400	289,80
<i>E. townsendi</i>	0	600	36,73
<i>E. septemtrionales</i>	0	200	4,08
<i>E. leporis</i>	0	400	8,16
<i>E. hungarica</i>	0	1000	20,41
„E. spp. Gesamt“	0	3400	697,96

Tab. A 1: Übersicht über die Parasitenabundanzen in der Population aus Bellheim.

Population Osthofen

N = 19

Parasitenart	Min.	Max.	Ø
<i>P. pulmonalis</i>	0	0	0
<i>G. strigosum</i>	0	25	3,74
<i>C. pectinata</i>	0	0	0
<i>T. retortaeformis</i>	0	0	0
<i>T. leporis</i>	0	22	1,79
<i>T. pisiformis</i>	0	0	0
<i>E. europea</i>	0	4000	347,37
<i>E. robertsoni</i>	0	2000	294,74
<i>E. semisculpta</i>	0	11000	1273,68
<i>E. townsendi</i>	0	3800	515,79
<i>E. septemtrionales</i>	0	200	10,53
<i>E. leporis</i>	0	200	10,53
<i>E. hungarica</i>	0	0	0
„E. spp. Gesamt“	0	20800	2452,63

Tab. A 2: Übersicht über die Parasitenabundanz in der Population aus Osthofen.

IX. Anhang

Population Gensingen

N = 64

Parasitenart	Min.	Max.	Ø
<i>P. pulmonalis</i>	0	0	0
<i>G. strigosum</i>	0	108	9,47
<i>C. pectinata</i>	0	1	1,56
<i>T. retortaeformis</i>	0	83	2,48
<i>T. leporis</i>	0	105	7,81
<i>T. pisiformis</i>	0	0	0
<i>E. europea</i>	0	14000	771,88
<i>E. robertsoni</i>	0	10600	462,50
<i>E. semisculpta</i>	0	18200	1031,25
<i>E. townsendi</i>	0	10200	631,25
<i>E. septemtrionales</i>	0	2400	43,75
<i>E. leporis</i>	0	800	40,63
<i>E. hungarica</i>	0	0	0
„ <i>E. spp. Gesamt</i> “	0	38600	2981,25

Tab. A 3: Übersicht über die Parasitenabundanzen in der Population aus Gensingen.

Population Wörth a. d. I.

N = 86

Parasitenart	Min.	Max.	Ø
<i>P. pulmonalis</i>	0	620	25,76
<i>G. strigosum</i>	0	0	0
<i>C. pectinata</i>	0	1	2,33
<i>T. retortaeformis</i>	0	0	0
<i>T. leporis</i>	0	22	2,65
<i>T. pisiformis</i>	0	0	0
<i>E. europea</i>	0	6200	387,21
<i>E. robertsoni</i>	0	6200	774,42
<i>E. semisculpta</i>	0	4200	560,47
<i>E. townsendi</i>	0	4200	353,49
<i>E. septemtrionales</i>	0	1000	20,93
<i>E. leporis</i>	0	3000	102,33
<i>E. hungarica</i>	0	600	16,28
„E. spp. Gesamt“	0	14600	2215,12

Tab. A 4: Übersicht über die Parasitenabundanzen in der Population aus Wörth a. d. I.

Population Aiterhofen

N = 143

Parasitenart	Min.	Max.	Ø
<i>P. pulmonalis</i>	0	42	2,86
<i>G. strigosum</i>	0	0	0
<i>C. pectinata</i>	0	1	0
<i>T. retortaeformis</i>	0	0	0
<i>T. leporis</i>	0	54	3,94
<i>T. pisiformis</i>	0	0	0
<i>E. europea</i>	0	3000	71,33
<i>E. robertsoni</i>	0	17800	655,94
<i>E. semisculpta</i>	0	5200	257,34
<i>E. townsendi</i>	0	2800	95,10
<i>E. septemtrionales</i>	0	400	13,99
<i>E. leporis</i>	0	1600	48,95
<i>E. hungarica</i>	0	0	0
„E. spp. Gesamt“	0	23800	1142,66

Tab. A 5: Übersicht über die Parasitenabundanzen in der Population aus Aiterhofen.

IX. Anhang

Population Börger

N = 24

Parasitenart	Min.	Max.	Ø
<i>P. pulmonalis</i>	0	17	1,83
<i>G. strigosum</i>	0	105	23,67
<i>C. pectinata</i>	0	2	0,17
<i>T. retortaeformis</i>	0	0	0
<i>T. leporis</i>	0	0	0
<i>T. pisiformis</i>	0	0	0
<i>E. europea</i>	0	7800	1041,67
<i>E. robertsoni</i>	0	6400	625,00
<i>E. semisculpta</i>	0	6600	1441,67
<i>E. townsendi</i>	0	3400	566,67
<i>E. septemtrionales</i>	0	0	0
<i>E. leporis</i>	0	600	75,00
<i>E. hungarica</i>	0	0	0
„E. spp. Gesamt“	0	23200	3750,00

Tab. A 6: Übersicht über die Parasitenabundanzen in der Population aus Börger.

IX. Anhang

Population Föhr

N= 203

Parasitenart	Min.	Max.	Ø
<i>P. pulmonalis</i>	0	0	0
<i>G. strigosum</i>	0	0	0
<i>C. pectinata</i>	0	18	0,38
<i>T. retortaeformis</i>	0	0	0
<i>T. leporis</i>	0	1800	44,33
<i>T. pisiformis</i>	0	0	0
<i>E. europea</i>	0	3200	236,45
<i>E. robertsoni</i>	0	15600	766,50
<i>E. semisculpta</i>	0	40200	933,99
<i>E. townsendi</i>	0	3200	216,75
<i>E. septemtrionales</i>	0	3000	31,53
<i>E. leporis</i>	0	1600	48,95
<i>E. hungarica</i>	0	200	2,96
„E. spp. Gesamt“	0	40400	2232,51

Tab. A 7: Übersicht über die Parasitenabundanzen in der Population von Föhr.

Population Pellworm

N= 110

Parasitenart	Min.	Max.	Ø
„E. spp. Gesamt“	0	100000	3140,49

Tab. A 8: Übersicht über die Parasitenabundanz für „Eimeria spp. Gesamt“ in der Population von Pellworm. Abundanzen für andere Parasitenarten und die Abundanzen der einzelnen Eimeria Arten wurden in dieser Population nicht ermittelt.

2. Daten zu den untersuchten Europäischen Feldhasen

Population Bellheim

Jahr 2009, Kalendertag 290

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersklasse
w	5,00	59,0	ad
w	5,22	59,0	ad
m	3,51	54,0	sa
m	3,54	53,0	sa
m	3,63	55,0	sa
w	4,57	58,0	ad
w	4,02	57,0	sa
w	4,07	56,0	sa
m	3,80	54,5	sa
w	4,95	56,0	ad
m	4,13	55,0	ad
w	4,32	55,0	sa
w	4,52	57,5	ad

Tab. A 9: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Bellheim im Jahr 2009 an Kalendertag 290 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
13	4	1	3	5

Tab. A 10: Übersicht über die Gesamtzahl der in Population aus Bellheim im Jahr 2009 an Kalendertag 290 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

IX. Anhang

Jahr 2009, Kalendertag 296

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	4,35	55,0	ad
w	4,07	54,0	ad
m	4,29	52,0	ad
w	3,52	56,0	sa
m	3,00	51,0	sa
m	4,10	59,0	ad
m	4,01	61,0	ad
m	4,22	54,0	sa
w	4,04	53,0	sa
m	3,76	54,0	ad
w	3,89	55,0	sa
m	3,90	58,0	ad
w	3,98	57,0	ad
m	4,16	59,0	ad
w	3,91	56,0	sa
w	4,34	55,0	ad
w	3,41	54,0	sa
w	3,78	55,0	sa
w	4,79	60,0	ad
m	3,81	58,0	ad
w	4,29	58,0	ad

Tab. A 11: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Bellheim im Jahr 2009 an Kalendertag 296 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
21	2	7	6	6

Tab. A 12: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Bellheim im Jahr 2009 an Kalendertag 296 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

IX. Anhang

Jahr 2010, Kalendertag 275

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	4,00	55,0	ad
w	4,38	57,0	ad
w	4,39	57,0	ad
m	4,41	58,0	ad
w	4,43	52,5	ad
m	3,62	57,5	ad
w	4,15	59,0	ad

Tab. A 13: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Bellheim im Jahr 2010 an Kalendertag 275 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
7	0	2	0	5

Tab. A 14: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Bellheim im Jahr 2010 an Kalendertag 275 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Jahr 2011, Kalendertag 275

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	2,79	56,0	sa
m	3,47	59,5	ad
m	3,74	54,5	ad
m	2,19	44,0	sa

Tab. A 15: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Bellheim im Jahr 2011 an Kalendertag 275 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

IX. Anhang

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
4	2	2	0	0

Tab. A 16: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Bellheim im Jahr 2011 an Kalendertag 275 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Jahr 2011, Kalendertag 287

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,23	57,0	ad
w	3,75	58,5	ad
w	4,21	63,0	ad
w	4,25	61,5	ad

Tab. A 17: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Bellheim im Jahr 2011 an Kalendertag 287 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
4	0	1	0	3

Tab. A 18: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Bellheim im Jahr 2011 an Kalendertag 287 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Population Osthofen

Jahr 2009, Kalendertag 331

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,95	58,5	ad
m	3,28	55,0	sa
m	3,45	58,0	ad
m	3,61	57,5	ad
w	4,03	59,0	ad
w	3,68	58,0	ad
w	2,89	52,0	sa
w	3,85	56,5	ad
w	4,37	60,5	ad
w	4,00	54,0	sa
m	4,04	59,0	ad
w	3,92	55,0	sa
w	4,18	57,5	ad
m	4,30	61,0	ad
m	3,89	58,0	ad
m	2,20	58,0	sa
m	3,62	57,0	ad
w	3,82	56,0	ad
w	3,77	58,0	ad

Tab. A 19: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Osthofen im Jahr 2009 an Kalendertag 331 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
19	2	6	3	8

Tab. A 20: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Osthofen im Jahr 2009 an Kalendertag 331 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen. In diesem Revier konnten nur im Jahr 2009 Proben gewonnen werden, da die Bejagung des Europäischen Feldhasen anschließend eingestellt wurde.

Population Gensingen

Jahr 2009, Kalendertag 338

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,10	52,0	ad
m	3,82	55,0	ad
m	4,04	56,0	ad
m	2,98	48,0	ad
w	3,60	50,0	ad
m	3,73	53,0	ad
w	4,54	55,0	ad
w	3,42	55,0	ad
m	3,15	48,5	ad
m	3,80	50,5	ad
w	4,22	54,0	ad
w	3,98	56,0	ad

Tab. A 21: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Gensingen im Jahr 2009 an Kalendertag 338 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
12	0	6	0	6

Tab. A 22: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Gensingen im Jahr 2009 an Kalendertag 338 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

IX. Anhang

Jahr 2010, Kalendertag 344

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,61	54,0	ad
m	2,99	53,0	ad
w	3,42	54,0	ad
w	3,78	54,0	ad
m	3,95	56,0	ad
w	3,72	58,0	ad
m	3,38	53,0	sa
w	4,09	57,0	ad
m	3,65	55,0	ad
w	4,55	59,0	ad
w	4,36	56,0	ad
w	3,62	57,0	ad
w	4,14	56,0	ad
w	3,81	55,0	ad
w	4,00	61,0	ad
m	3,62	58,0	ad
w	4,19	61,0	ad
m	3,62	54,0	ad
m	3,53	54,0	ad
w	3,65	59,0	ad
m	3,66	57,0	ad
w	3,50	53,0	ad
m	3,04	52,0	ad
w	3,55	56,0	ad
m	4,17	61,0	ad
m	3,72	55,0	ad
m	3,72	56,0	ad
m	3,10	56,0	ad
w	4,04	58,0	ad
w	3,98	57,0	ad

Tab. A 23: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Gensingen im Jahr 2010 an Kalendertag 344 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

IX. Anhang

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
30	1	14	0	15

Tab. A 24: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Gensingen im Jahr 2010 an Kalendertag 344 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Jahr 2011, Kalendertag 321

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	2,29	50,0	sa
m	2,46	53,5	sa
m	3,42	58,5	ad
w	3,87	59,0	ad
m	3,61	59,0	ad
m	3,64	58,5	ad
w	3,96	58,5	ad
w	4,62	58,0	ad
w	3,25	55,5	sa
m	3,46	58,0	ad
w	3,62	57,0	ad
w	4,07	58,5	ad
w	3,49	57,0	ad
w	3,54	56,5	ad
w	3,92	54,5	ad
w	3,95	58,0	ad
m	3,57	59,0	ad
w	3,44	55,5	ad
w	3,55	54,5	ad
w	3,01	57,5	ad
m	3,66	57,0	ad
w	4,50	58,0	ad

Tab. A 25: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Gensingen im Jahr 2011 an Kalendertag 321 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

IX. Anhang

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
22	1	6	2	13

Tab. A 26: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Gensingen im Jahr 2011 an Kalendertag 321 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Population Wörth a.d. I.

Jahr 2009, Kalendertag 344

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	4,21	57,5	ad
m	4,33	55,0	ad
m	4,50	57,0	ad
m	3,87	55,5	ad
w	4,20	58,0	ad
m	4,11	55,0	ad
m	4,33	57,0	ad
m	3,83	58,0	ad
m	4,36	59,0	ad
w	3,97	61,0	ad
m	4,14	60,5	ad
m	3,45	53,0	sa
m	3,82	57,0	ad
m	3,41	54,0	ad
w	3,65	57,5	ad
w	4,29	64,0	ad
m	3,97	58,5	ad
m	3,79	58,0	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,32	58,0	ad
w	4,45	56,0	sa
w	3,82	57,5	sa
w	4,11	56,5	ad
m	3,55	63,0	ad
m	3,53	58,0	ad
w	3,17	57,5	sa
w	4,10	61,0	ad
w	4,54	60,5	ad
m	3,59	58,0	ad
m	4,35	61,0	ad
w	4,10	60,5	ad
w	4,30	60,0	ad
m	3,80	59,5	ad
w	4,76	59,0	ad
w	4,18	62,0	ad

Tab. A 27: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Wörth a. d. I. im Jahr 2009 an Kalendertag 344 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
33	1	18	3	11

Tab. A 28: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Wörth a. d. I. im Jahr 2009 an Kalendertag 344 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Jahr 2010, Kalendertag 344

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,69	57,0	ad
w	3,58	54,0	ad
w	3,80	59,0	ad
w	3,82	53,0	ad
w	3,57	55,0	ad
w	4,09	58,5	ad
w	3,76	53,0	ad
w	3,13	50,0	sa
w	3,65	54,0	ad
w	3,95	54,0	ad
m	3,84	58,0	ad
w	3,31	55,0	ad
m	3,84	55,5	ad
w	4,12	54,0	ad
w	3,42	55,0	ad
m	3,96	59,0	ad
m	3,64	52,0	ad
m	3,39	50,5	ad
m	3,04	51,5	ad
w	3,41	56,0	ad
m	3,82	57,0	ad
m	3,82	55,0	ad
m	3,84	56,0	ad
m	3,40	50,5	sa

Tab. A 29: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Wörth a. d. I. im Jahr 2010 an Kalendertag 344 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

IX. Anhang

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
24	1	10	1	12

Tab. A 30: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Wörth a. d. I. im Jahr 2010 an Kalendertag 344 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Jahr 2011, Kalendertag 343

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,55	62,0	ad
m	3,74	61,5	ad
m	3,61	59,0	ad
w	4,51	63,5	ad
w	3,72	60,0	ad
m	3,89	59,0	ad
m	3,78	60,0	ad
w	4,38	61,5	ad
w	3,98	63,0	ad
w	4,54	63,5	ad
w	4,01	65,0	ad
m	4,21	63,0	ad
w	4,20	61,5	ad
m	3,72	62,0	ad
m	3,54	60,5	ad
m	4,05	63,0	ad
m	4,02	63,0	ad
w	4,21	63,5	ad
w	3,61	59,5	ad
m	3,80	58,5	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	4,42	63,0	ad
m	4,20	62,0	ad
m	4,57	62,5	ad
w	4,13	61,5	ad
w	4,17	61,5	ad
m	3,79	60,5	ad
m	3,92	61,0	ad
m	4,90	67,5	ad

Tab. A 31: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Wörth a. d. I. im Jahr 2011 an Kalendertag 343 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
28	0	16	0	12

Tab. A 32: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Wörth a. d. I. im Jahr 2011 an Kalendertag 343 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unter-teilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

IX. Anhang

Population Aiterhofen

Jahr 2009, Kalendertag 345

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	4,79	64,0	ad
m	3,61	57,0	sa
w	4,20	61,0	ad
m	4,03	61,0	ad
w	4,04	59,5	ad
w	3,20	57,5	sa
w	3,91	60,0	ad
w	3,67	56,5	sa
w	4,00	63,0	sa
w	3,41	56,0	sa
m	3,87	59,5	ad
w	4,05	61,0	ad
m	4,48	60,5	ad
m	3,70	56,5	sa
w	4,15	60,0	ad
m	3,91	59,5	ad
w	4,04	58,0	sa
w	3,90	57,5	sa
w	3,74	58,5	sa
w	5,10	65,0	ad
m	4,24	59,0	ad
m	3,92	53,0	sa
m	3,57	57,0	sa
m	3,73	58,0	ad
w	3,60	57,0	sa
w	4,10	60,5	ad
w	3,74	57,0	sa
m	4,02	59,5	ad
m	4,07	59,0	ad
w	4,18	63,5	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,52	57,0	ad
m	3,21	54,5	sa
m	4,30	62,0	ad
w	3,80	57,0	sa
w	4,06	61,5	ad
m	3,93	59,5	ad
m	3,70	61,0	ad
m	3,62	57,0	ad
m	3,47	57,0	ad
m	3,98	59,5	ad
w	3,63	59,0	sa
m	3,68	59,0	ad
m	3,09	52,0	sa
m	3,66	60,0	ad
w	4,46	63,0	ad
w	3,46	54,0	sa
w	3,76	63,0	ad
w	3,45	53,5	ad

Tab. A 33: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Aiterhofen im Jahr 2009 an Kalendertag 345 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
48	7	15	11	15

Tab. A 34: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Aiterhofen im Jahr 2009 an Kalendertag 345 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen

IX. Anhang

Jahr 2010

Im Jahr 2010 wurde dieses Revier nicht beprobt.

Jahr 2011, Kalendertag 344

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	4,12	60,5	ad
m	3,81	62,0	ad
w	4,23	63,0	ad
w	3,87	60,0	ad
m	3,61	58,0	ad
m	4,09	61,5	ad
m	3,47	56,5	ad
m	3,60	59,0	ad
w	4,12	62,5	ad
m	3,46	58,5	ad
m	3,70	60,5	ad
w	3,74	60,5	ad
m	3,79	58,5	ad
m	4,15	62,5	ad
m	3,92	62,0	ad
m	4,23	61,0	ad
w	3,97	62,0	ad
m	3,95	61,0	ad
m	3,58	59,5	ad
w	4,15	61,0	ad
m	3,63	61,0	ad
m	3,34	59,0	ad
w	3,44	59,0	ad
w	4,41	62,0	ad
w	4,32	63,0	ad
m	3,49	59,0	ad
w	2,97	54,5	sa

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,89	60,0	ad
w	3,80	61,5	ad
w	3,76	62,0	ad
w	3,82	60,0	ad
m	3,21	56,0	sa
w	4,16	61,0	ad
m	3,70	59,0	ad
w	4,11	60,5	ad
w	3,03	56,0	sa
m	3,82	62,0	sa
m	4,00	62,0	ad
w	4,22	63,5	ad
w	3,22	61,0	ad
m	3,66	56,0	ad
m	3,57	55,0	ad
w	3,59	54,0	ad
m	3,41	59,0	ad
m	3,69	60,0	ad
w	3,61	58,0	ad
m	4,00	62,0	ad
w	4,17	61,0	ad
w	3,92	60,0	ad
m	3,86	61,5	ad
w	2,58	52,0	sa
w	3,78	61,0	ad
w	3,93	58,5	ad
m	4,31	61,0	ad
w	3,43	60,5	ad
w	4,26	59,5	ad
m	3,53	57,0	ad
w	2,25	49,0	sa
m	3,85	58,0	ad
m	3,19	54,0	sa
m	3,17	53,0	sa
w	3,42	59,0	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,88	58,0	ad
w	3,67	56,0	ad
w	4,15	57,0	ad
m	3,99	54,5	ad
m	4,02	59,0	ad
w	3,61	58,0	ad
m	3,89	59,5	ad
w	4,18	61,5	ad
w	3,91	60,0	ad
w	3,88	59,0	ad
w	3,81	64,5	ad
m	3,84	59,5	ad
w	3,97	61,0	ad
w	4,39	64,5	ad
m	4,25	64,0	ad
m	3,60	61,0	ad
w	4,09	61,5	ad
w	4,46	65,5	ad
w	4,00	64,0	ad
w	3,72	62,0	ad
w	3,61	62,5	ad
w	4,05	59,5	ad
w	4,67	65,0	ad
w	4,12	61,0	ad
w	4,05	59,5	ad
m	3,98	65,5	ad
w	4,06	59,5	ad
w	4,20	62,5	ad
m	4,03	61,0	ad
w	3,75	57,5	ad
w	4,02	63,0	ad
w	3,90	61,0	ad
m	3,53	58,5	ad

Tab. A 35: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Aiterhofen im Jahr 2011 an Kalendertag 344 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

IX. Anhang

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
95	4	36	4	51

Tab. A 36: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Aiterhofen im Jahr 2011 an Kalendertag 344 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Population Börger

Jahr 2009

Im Jahr 2009 wurde dieses Revier nicht beprobt.

Jahr 2010, Kalendertag 308

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,76	52,0	ad
m	4,25	56,0	ad
w	3,49	55,0	sa
m	3,65	57,5	ad
w	3,55	59,5	ad
m	4,08	62,5	ad
m	4,16	62,5	ad
w	4,39	63,5	ad
w	4,16	62,0	ad
m	4,00	60,0	ad
w	3,65	56,5	ad
m	4,14	61,5	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,36	57,5	ad
w	3,70	56,5	ad
m	3,84	58,5	ad

Tab. A 37: Untersuchte Europäische Feldhasen in der Population aus Börger im Jahr 2010 an Kalendertag 308 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
15	0	9	1	5

Tab. A 38: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Börger im Jahr 2010 an Kalendertag 308 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Jahr 2011, Kalendertag 315

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	4,12	56,0	ad
m	3,85	59,5	ad
w	3,65	61,0	ad
w	3,85	56,5	ad
w	3,96	62,5	ad
w	3,49	59,0	ad
m	3,61	58,0	ad
m	3,20	55,0	sa
m	4,32	59,5	ad

Tab. A 39: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population aus Börger im Jahr 2011 an Kalendertag 315 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

IX. Anhang

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
9	1	4	0	4

Tab. A 40: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population aus Börger im Jahr 2011 an Kalendertag 315 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen

Population Föhr

Jahr 2009

In diesem Jahr wurde dieses Revier nicht beprobt.

Jahr 2010, Kalendertag 337

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,91	59,0	ad
w	3,81	60,0	ad
w	2,44	51,0	ad
w	3,66	59,0	ad
w	3,64	60,0	ad
w	2,65	51,0	ad
m	3,05	53,0	ad
w	2,15	50,0	ad
w	3,18	61,0	ad
w	2,94	58,0	ad
w	3,25	57,0	ad
m	3,96	61,0	ad
m	3,82	61,0	ad
w	3,88	60,0	ad
w	3,99	61,0	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	2,04	50,0	sa
w	3,45	57,0	ad
m	3,35	62,0	ad
w	3,80	57,0	ad
m	3,71	61,0	ad
w	4,30	61,0	ad
w	3,47	58,0	ad
w	1,66	44,5	sa
w	3,51	57,5	ad
w	3,82	59,0	ad
w	3,99	60,0	ad
w	3,54	58,0	ad
w	2,60	52,0	sa
m	3,30	58,0	sa
m	3,17	58,0	ad
m	4,02	60,0	sa
w	3,80	63,0	sa
w	4,17	55,0	ad
m	3,14	59,0	ad
w	4,16	64,0	ad
w	2,41	52,0	ad
w	4,40	61,0	sa
w	3,89	60,0	ad
w	3,76	61,0	ad
w	2,85	52,0	ad
m	3,25	58,0	ad
w	2,88	57,0	sa
w	3,90	61,0	ad
w	3,66	61,0	ad
w	3,82	61,0	ad
m	3,44	57,0	ad
m	3,47	56,0	ad

Tab. A 41: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population von Föhr im Jahr 2010 an Kalendertag 337 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

IX. Anhang

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
47	3	10	5	29

Tab. A 42: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population von Föhr im Jahr 2010 an Kalendertag 337 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Jahr 2011, Kalendertag 301

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,58	55,0	ad
w	3,70	57,0	ad
w	3,18	55,0	sa
w	4,51	58,0	ad
w	3,36	56,0	ad
m	4,03	59,5	ad
m	4,01	57,0	ad
w	1,76	45,0	sa
m	3,69	60,0	ad
w	4,64	63,0	ad
m	3,95	61,0	ad
w	3,50	58,0	ad
w	4,22	60,0	ad
w	3,72	61,0	ad
m	3,68	59,0	ad
w	2,70	51,0	sa
m	3,66	56,5	ad
m	3,61	60,0	ad
w	2,43	52,0	sa
w	4,38	61,5	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,84	55,5	ad
m	1,64	42,0	sa
m	3,05	54,0	ad
w	3,72	56,0	ad
w	3,90	59,5	ad
m	4,04	62,0	ad
w	2,03	45,0	sa
w	3,88	60,0	ad
m	3,61	60,0	ad
m	2,80	55,5	sa
w	4,10	62,0	ad
w	3,79	57,5	ad
m	3,84	64,0	ad
w	2,77	54,0	sa
w	3,65	59,0	ad
m	3,97	64,0	ad
w	3,74	56,5	ad
w	4,25	62,0	ad
w	2,76	52,0	sa
w	1,43	45,0	sa
m	3,95	64,0	ad
m	3,42	56,0	ad
m	3,60	61,5	ad
m	3,28	56,5	ad
w	4,09	62,0	ad
w	1,88	45,0	sa
w	2,66	53,0	sa
w	4,10	61,5	ad
m	4,04	63,5	ad
w	3,53	59,5	ad
w	3,78	62,0	ad
m	3,59	61,0	ad
w	2,03	50,0	sa
m	3,74	61,0	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,36	59,0	ad
m	3,74	60,0	ad
m	3,34	58,0	ad
m	3,56	58,0	ad
w	3,59	59,0	ad
w	3,84	58,5	ad
w	3,55	57,0	ad
w	3,41	52,0	sa
w	1,92	46,0	sa
w	1,91	48,0	sa

Tab. A 43: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population von Föhr im Jahr 2011 an Kalendertag 301 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
64	2	24	14	24

Tab. A 44: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population von Föhr im Jahr 2011 an Kalendertag 301 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

IX. Anhang

Jahr 2011, Kalendertag 336

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,30	55,5	ad
m	4,20	59,0	ad
w	3,59	56,5	ad
m	3,05	56,0	ad
m	3,50	62,0	ad
w	4,08	60,5	ad
w	2,38	49,5	sa
w	2,79	56,5	sa
w	3,64	60,0	ad
m	3,79	61,0	ad
m	2,96	55,0	sa
w	4,13	61,0	ad
w	3,74	61,0	ad
m	3,94	64,5	ad
m	3,49	59,5	ad
m	3,94	59,0	ad
w	3,58	58,0	ad
m	2,59	51,5	sa
m	3,73	60,0	ad
w	4,46	60,0	ad
w	3,64	58,5	ad
m	2,96	55,0	ad
w	2,69	52,5	sa
w	3,26	57,5	ad
w	3,52	59,5	ad
w	2,92	55,5	ad
m	3,81	58,5	ad
w	3,85	63,0	ad
w	3,80	57,5	ad
m	3,99	59,0	ad
m	3,19	56,5	ad
w	3,40	55,5	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,17	50,0	sa
w	4,48	62,0	ad
m	3,82	53,5	ad
m	2,62	53,0	sa
w	3,77	60,0	ad
m	3,69	54,5	ad
w	4,22	59,0	ad
w	3,84	60,0	ad
w	4,25	62,0	ad
m	3,02	55,0	ad
m	3,34	55,5	ad
w	3,91	60,0	ad
m	3,78	56,5	ad
m	3,74	58,0	ad
w	4,64	64,0	ad
m	3,56	55,5	ad
w	2,52	52,0	sa
m	4,08	60,0	ad
w	3,87	62,5	ad
m	1,69	49,5	sa
m	3,10	59,5	sa
m	4,15	55,5	ad
m	3,61	59,0	ad
m	3,91	58,5	ad
w	3,64	58,0	ad
m	3,51	58,0	ad
m	3,48	56,0	ad
w	2,41	50,0	sa
w	3,94	63,0	ad
w	3,88	63,0	ad
w	3,98	58,5	ad
m	3,88	61,5	ad
m	3,73	61,5	ad
w	4,36	56,5	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	4,37	62,5	ad
w	3,94	57,0	ad
w	4,04	62,0	ad
m	3,51	60,0	ad
m	2,21	53,0	sa
w	4,37	62,5	ad
m	3,81	57,5	ad
w	2,02	51,5	sa
w	3,91	61,0	ad
w	4,02	58,5	ad
w	3,03	59,5	ad
w	2,73	50,0	ad
m	3,23	59,0	ad
w	3,41	59,0	ad
m	3,48	60,0	ad
m	4,29	65,0	ad
m	4,34	62,0	ad
w	4,30	60,5	ad
m	2,90	61,5	ad
w	3,84	61,0	ad
w	3,66	59,0	ad
w	3,55	58,0	ad
w	3,78	63,5	ad
m	3,50	61,0	ad
w	2,61	54,5	sa
m	2,77	55,5	sa

Tab. A 45: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population von Föhr im Jahr 2011 an Kalendertag 336 mit Geschlecht, Gewicht, Körperlänge und Altersklasse.

IX. Anhang

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
92	7	36	8	41

Tab. A 46: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population von Föhr im Jahr 2011 an Kalendertag 336 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

Population Pellworm

Jahr 2010, Kalendertag 273

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,55	f. D.	ad
m	3,50	f. D.	ad
w	3,35	f. D.	ad
w	2,21	f. D.	sa
w	3,91	f. D.	ad
w	3,44	f. D.	ad
m	4,18	f. D.	ad
m	3,33	f. D.	sa
w	3,88	f. D.	sa
w	2,16	f. D.	sa
w	3,35	f. D.	sa
w	4,06	f. D.	ad
m	3,38	f. D.	ad
w	3,72	f. D.	ad
m	3,64	f. D.	ad
m	3,34	f. D.	ad
w	3,63	f. D.	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	3,44	f. D.	ad
m	2,63	f. D.	sa
w	3,75	f. D.	ad
m	3,12	f. D.	ad
w	3,67	f. D.	ad
w	3,74	f. D.	ad
m	1,95	f. D.	ad
m	3,59	f. D.	ad
m	3,83	f. D.	ad
w	3,42	f. D.	ad
m	3,80	f. D.	ad
m	3,72	f. D.	ad
m	3,38	f. D.	ad
m	3,65	f. D.	ad
w	3,49	f. D.	sa
w	2,57	f. D.	sa
w	2,27	f. D.	sa
w	4,00	f. D.	ad
m	3,10	f. D.	ad
w	3,85	f. D.	ad
w	3,80	f. D.	sa
m	3,73	f. D.	sa
w	3,46	f. D.	ad
w	4,12	f. D.	ad
m	2,55	f. D.	sa
w	3,66	f. D.	sa
m	4,07	f. D.	ad
w	2,91	f. D.	sa
m	1,89	f. D.	sa
m	2,73	f. D.	sa
w	3,59	f. D.	ad
m	3,77	f. D.	ad
m	3,46	f. D.	sa
w	3,58	f. D.	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,83	f. D.	ad
w	2,14	f. D.	sa
w	3,47	f. D.	ad
w	4,10	f. D.	ad
m	3,23	f. D.	sa
m	3,05	f. D.	sa
w	4,15	f. D.	ad

Tab. A 47: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population von Pellworm im Jahr 2010 an Kalendertag 273 mit Geschlecht, Gewicht und Altersklasse. Die Körperlänge wurde in dieser Population nicht ermittelt (f. D. bedeutet fehlende Daten).

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
58	9	17	11	21

Tab. A 48: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population von Pellworm im Jahr 2010 an Kalendertag 273 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

IX. Anhang

Jahr 2011, Kalendertag 316

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
w	3,51	f. D.	ad
w	3,44	f. D.	ad
m	3,58	f. D.	ad
w	3,73	f. D.	ad
w	3,59	f. D.	sa
m	3,44	f. D.	sa
w	3,65	f. D.	sa
m	4,02	f. D.	ad
w	3,33	f. D.	ad
w	4,05	f. D.	ad
w	4,01	f. D.	ad
m	1,89	f. D.	sa
w	2,72	f. D.	sa
m	3,20	f. D.	sa
w	3,25	f. D.	sa
w	2,92	f. D.	ad
w	3,72	f. D.	ad
m	3,62	f. D.	ad
w	1,54	f. D.	sa
m	2,60	f. D.	sa
m	2,34	f. D.	sa
w	3,90	f. D.	ad
m	2,92	f. D.	ad
w	4,21	f. D.	ad
m	1,85	f. D.	sa
m	3,60	f. D.	ad
m	3,30	f. D.	ad
m	1,72	f. D.	sa
w	1,21	f. D.	sa
w	3,54	f. D.	ad
m	3,41	f. D.	ad
w	4,04	f. D.	ad

IX. Anhang

Geschlecht	Gewicht [kg]	Körperlänge [cm]	Altersgruppe
m	2,52	f. D.	ad
w	4,21	f. D.	ad
w	3,81	f. D.	ad
w	4,69	f. D.	ad
m	3,06	f. D.	ad
m	3,23	f. D.	ad
w	4,11	f. D.	ad
w	2,33	f. D.	sa
w	4,11	f. D.	ad
w	4,05	f. D.	ad
w	3,73	f. D.	ad
m	3,21	f. D.	sa
w	3,73	f. D.	ad
w	3,78	f. D.	ad
m	3,25	f. D.	sa
w	3,43	f. D.	ad
m	2,86	f. D.	sa
w	3,59	f. D.	ad
m	3,48	f. D.	ad
m	4,01	f. D.	ad

Tab. A 49: Beprobte Europäische Feldhasen in der Population von Pellworm im Jahr 2011 an Kalendertag 316 mit Geschlecht, Gewicht und Altersklasse. Die Körperlänge wurde in dieser Population nicht ermittelt (f. D. bedeutet fehlende Daten).

Gesamtzahl Individuen	Anzahl M sa	Anzahl M ad	Anzahl W sa	Anzahl W ad
52	10	12	7	23

Tab. A 50: Übersicht über die Gesamtzahl der in der Population von Pellworm im Jahr 2011 an Kalendertag 316 beprobten Europäischen Feldhasen mit Unterteilung in die Anzahl der subadulten Männchen, adulten Männchen, subadulten Weibchen und adulten Weibchen.

X. Lebenslauf

Persönliche Angaben

Name: Liane Nadine Kartes

Geburtsdatum: 22. Oktober 1981

Geburtsort: Karlsruhe

Staatsangehörigkeit : deutsch

Bildungsweg

Schulbildung : 1988 – 1992 Friedrich Ebert Grundschule Karlsruhe

1992 – 2001 Humboldt-Gymnasium Karlsruhe

Schulabschluss : Abitur im Sommer 2001

Wissenschaftlicher Werdegang

Studium: Diplom-Biologie von 2002 bis 2007 an der Universität Karlsruhe

Diplomarbeit: Von Oktober 2007 bis März 2008 am Institut für Toxikologie und Genetik (ITG) am Forschungszentrum Karlsruhe bei Frau PD Dr. C. Blattner mit dem Titel: „Die Rolle der Protein-Arginin-Methyltransferase PRMT1 bei der zellulären Antwort auf ionisierende Strahlung.“ Diplomnote 1,3 (sehr gut).

Promotion: Doktorandin am Zoologischen Institut I, Abteilung Parasitologie und Ökologie des Karlsruher Instituts für Technologie (KIT) Campus Süd unter der Betreuung von Professor Dr. H. Taraschewski seit September 2009.

X. Lebenslauf

Förderungen: Bereitstellung von finanziellen Mitteln zur Durchführung der Promotionsprojekts durch die Stiftung Landesbank Baden-Württemberg, die Krieger-Stiftung und die Gillet-Stiftung.

Teilnahme an Kongressen: 4th World Lagomorph Conference 23.-27.7.2012 in Wien.
Posterpräsentation: "Parasitological examinations on European Brown Hares (*Lepus europaeus*) from the German mainland and the island of Föhr – Is there parasite escape?"

Weitere wissenschaftliche Tätigkeiten: Wissenschaftliche Mitarbeit bei einer ökologischen Untersuchung zum Fischbestand im Rhein im Auftrag des Regierungspräsidiums Karlsruhe und der EnBW unter Leitung der AG.L.N. Dr. U. Tränkle - Landschaftsplanung und Naturschutzmanagement von Juni 2006 bis Mai 2007.

Wissenschaftliche Mitarbeit an einem Projekt zur Entwicklung eines Ozonisierungsschranks zur Keimbeseitigung aus Kleidungsstücken für die Firma Studsvik von August 2009 bis September 2009.

Gemeinnützige Tätigkeiten

Referentin bei Vorbereitungsseminaren zur Sachkundeprüfung nach §11 Tierschutzgesetz im Bereich Kleinsäuger und Vögel für den Bundesverband für fachgerechten Natur-, Tier- und Artenschutz e. V. (BNA)

Ehrenamtliche Tätigkeiten

Kinder- und Jugendförderung bei der Reitsportgruppe Linkenheim-Hochstetten e. V. von 2009 bis 2013.

Sonstige Tätigkeiten

Schulungen für Zoofachhändler und Auszubildende im Zoofachhandel seit April 2007 in den Bereichen Kleinsäuger, Vögel, Hund, Katze, Pferd sowie Tierernährung für die Firmen Kölle Zoo, Zoo & Co., Obi und Fressnapf.

Tiergestützte Fortbildungen im Bereich der Kinder- und Jugendpädagogik seit März 2010 für die Firma Kölle Zoo.

Durchführung der Arbeitsgemeinschaft Zoologie am Privatgymnasium in Sankt Leon-Rot von September 2011 bis Juli 2012.

Erteilung von praktischem Reitunterricht für die Reitsportgruppe Linkenheim-Hochstetten e. V. sowie Durchführung von Theorieunterricht zu allen Bereichen des Pferdesports und der Pferdehaltung von August 2009 bis Februar 2013.

Sprachkenntnisse

Englisch, Französisch, Spanisch