

**Die Kleinsäugerfauna und ihre ökologische Bedeutung für Zecken und zecken-
übertragene Krankheiten verschiedener Habitats des Bienwalds, Rheinland-
Pfalz**

Zur Erlangung des akademischen Grades einer

DOKTORIN DER NATURWISSENSCHAFTEN

(Dr. rer. nat.)

von der KIT-Fakultät für Chemie und Biowissenschaften

des Karlsruher Instituts für Technologie (KIT)

genehmigte

DISSERTATION

Von

Monika Christiane Schaeffer

aus

Karlsruhe

KIT-Dekan: Prof. Dr. Manfred Wilhelm

Referent: Prof. Dr. Horst Taraschewski

Korreferent: Prof. Dr. Eberhard Frey

Tag der mündlichen Prüfung: 21.04.2020



Dieses Werk ist lizenziert unter einer Creative Commons Namensnennung -
Nicht kommerziell - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz (CC BY-NC-ND 4.0 DE):
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.de>

Meinen Eltern

Danksagungen

Mein erster Dank geht an Herrn Prof. Dr. Horst Taraschewski, der mir die Möglichkeit einräumte, diese Arbeit anzufertigen, mich nochmals an wissenschaftliche Arbeiten heranführte und mich in allen inhaltlichen und organisatorischen Belangen unterstützte. Die Beschäftigung mit dem Thema Zecken brachte mich mit Dr. Trevor Petney in Kontakt, dem ich wohl gar nicht genug danken kann. Vielen, vielen Dank, Trevor, für Deine aufmunternden Worte, Deine unendliche Geduld, Deine hilfreichen Tipps, Deine sorgfältige Anleitung meines Schaffensprozesses, das Teilen Deines enormen Wissens. Es war beruhigend, Dich im Hintergrund zu wissen.

Ein weiterer Dank geht an das Institut für Angewandte Biowissenschaften (KIT) unter Leitung von Prof. Dr. Johannes Gescher, der mir die Durchführung der molekularbiologischen Arbeiten ermöglichte. Eine große Unterstützung erfuhr ich dabei durch Herrn Dr. Gunnar Sturm, der für alle Fragen rund um die labortechnischen Arbeiten immer ein offenes Ohr hatte und durch seine vielseitige Erfahrung half, manches Problem zu lösen. Vielen Dank dafür, Gunnar.

Für die Laborarbeiten wurden mir sowohl infizierte Zecken als auch verschiedene Positiv-Proben von Pathogenen durch Dr. Hans Dautel, Berlin, Dr. Rainer Oehme, Stuttgart, Alexander Lindau, Stuttgart, Dr. Alejandro Cabezas-Cruz, Paris, zur Verfügung gestellt. An dieser Stelle ein Dank für diese Unterstützung. Vielen Dank auch an Dr. Olaf Kahl, Berlin, mit dem ich immer wieder anregende Gespräche über Zecken führte und der mich auf manch interessante Literatur verwies.

Am ehemaligen Institut für Ökologie und Parasitologie wurde ich von zwei weiteren wichtigen Personen begleitet, Frau Bärbel-Seufert-Dausmann, der Sekretärin und „guten Seele“ des Instituts, die nicht nur in allen Fragen zur Bürokratie meine Ansprechpartnerin war, sondern auch immer wieder moralische Unterstützung leistete, sowie Herrn Rainer Müller, der mir in allen IT-Belangen zur Hand ging, mich geduldig anleitete und bei allen „Notfällen“ hilfreich einschritt. Ein herzlicher Dank an Euch beide.

In der Freiland-Arbeit wurde ich zum einen durch Axel Behrendt, Revierleiter Scheibenhardt, und Johannes Becker, Landesforsten Rheinland-Pfalz, sowohl tatkräftig als auch mit vielen interessanten Informationen zum Bienwald unterstützt, wofür ich mich an dieser Stelle bedanken möchte.

Zum anderen wurde ich während der dreijährigen Beprobungsphase von verschiedenen Master- und Staatsexamenskandidatinnen begleitet, Gaby Wagner-Vogel, Mirijana Marz, Frederike Scharfenberger, Maike Zittel und Lena Schuhmacher, bei denen ich mich bedanken möchte. An Lena geht ein besonderer Dank für die sorgfältige Arbeit im Labor. Ein Dank auch an Dr. Nina Littwin für die Einführung in die Freiland-Arbeit, das stetige Aufzeigen von Grenzen und das Überlassen der Daten aus ihrer Forschungsarbeit.

Im Rahmen der statistischen Auswertungen wurde ich durch Frau Daniela Keller äußerst hilfreich unterstützt. Vielen Dank für online-Treffen, in denen komplizierte Fragen geklärt werden konnten, unzählige Mails und Tutorials mit Anleitungen speziell für meine Arbeit, das sorgfältige Korrekturlesen vor allem der statistisch relevanten Kapitel dieser Arbeit.

Die Durchführung eines Projektes hängt entscheidend von der finanziellen Unterstützung ab. Ein herzlicher Dank geht an die Konrad-Krieger-Stiftung, Wesel, ohne deren großzügige Zuwendung die Ausführung dieses Projektes nicht möglich gewesen wäre. Dank auch an Frau Thekla Hürkens, mit der ich immer wieder nette Gespräche führen durfte. Ebenso wurde mein Projekt durch die Paul und Yvonne Gillet Stiftung, Rhodt, wiederholt gefördert, wofür ich mich bedanken möchte, auch bei Herrn Hasslinger, der die organisatorischen Dinge regelte.

Ein weiterer Dank geht an die Schulleitungen des Fichte-Gymnasiums Karlsruhe, Frau Kraus und Herrn Wehrmann, die es mir ermöglichten, mein Deputat zu reduzieren um diese Arbeit anfertigen zu können.

Abschließend geht mein Dank an alle aus meiner Familie sowie an Freunde, die in vielfältiger Weise zum Gelingen dieses Projektes beigetragen haben: An meinen Mann, Tom, für moralische und praktische Unterstützung im Freiland und bei Präsentationen, an Jan für Anleitungen bei IT-Problemen, an Friedemann und Anna für Kost und Logis, wenn ich für Workshops in Berlin weilte, an Lucia für das Korrekturlesen dieser Arbeit.

Es ist geschafft! Danke!

Zusammenfassung

In den letzten Jahrzehnten sind Zecken und die von ihnen übertragenen Pathogene zunehmend ins Blickfeld der Öffentlichkeit gerückt. Zecken gehören zu den blutsaugenden Arthropoden, die in der nördlichen Hemisphäre, Europa und Nord-Amerika, die größte Bandbreite an humanpathogenen Erregern übertragen und mehr Krankheitsfälle verursachen als jeder andere Vektor. Es gibt Hinweise darauf, dass medizinisch bedeutsame Zeckenarten ihre Verbreitungsgebiete ausweiten und daraus ein höheres gesundheitliches Risiko für den Menschen resultiert.

Dennoch gibt es wenig Untersuchungen, die das Vorkommen von Zecken, ihre Populationsdynamik und die Interaktionen zwischen Zecken und Wirten in natürlicher Umgebung eingehend untersuchen. Gleichzeitig fehlen Studien, die das komplexe Zusammenspiel zwischen Zecken und zecken-übertragenen Pathogenen untersuchen, vor allem wenn Reservoir-Wirte in den Transmissions-Zyklus eingebunden sind.

Zahlreiche Studien aus den USA und Europa verweisen auf eine besondere Bedeutung von Kleinsäu- gern für die Entwicklung von Zeckenpopulationen und den von ihnen übertragenen Pathogenen. Für den Erhalt eines Pathogens in natürlicher Umgebung muss dieses von einer Zecke entweder über Blut- mahlzeit an einem infizierten Wirt oder mittels Ko-Feeding an ein und demselben Wirt aufgenommen werden. Dabei parasitieren die unterschiedlichen Stadien an verschiedenen Wirten. Die ersten Ent- wicklungsstadien, Larve und Nymphe, suchen kleinere Säuger für ihre Blutmahlzeit auf, während die adulten Stadien an größeren Wirten wie Rehen oder Hirschen saugen. Der Einfluss dieser Wirte auf die Zeckenabundanz und die von ihnen übertragenen Pathogene sollte in der vorliegenden Studie in ver- schiedenen Habitaten untersucht werden.

Dazu wurden an drei Standorten im Bienwald, Rheinland-Pfalz, in drei aufeinander folgenden Jahren (2014-2016) Kleinsäuger mit Lebend-Fallen gefangen und auf Zecken untersucht. Die abgesammelten Zecken wurden hinsichtlich Art und Stadium bestimmt und anschließend auf drei Erreger, *Borrelia burgdorferi* s.l., *Rickettsia* spp. und *Anaplasma phagocytophilum*, untersucht. Ergänzend wurden wirts- suchende Zecken mittels Flaggen von der Vegetation abgesammelt und ebenfalls auf die genannten Pathogene getestet. Die gewonnenen Ergebnisse wurden durch weitere Daten zur Zeckenfauna aus dem Bienwald ergänzt und mit einer methodisch identischen Studie zu Kleinsäu- gern und deren Zecken sowie Pathogenen aus Baden-Württemberg verglichen.

In meiner Studie konnte gezeigt werden, dass deutlich geringe Abundanzen von Kleinsäuger-Populati- onen an den beprobten Standorten im Bienwald als in der Studie in Baden-Württemberg vorlagen, was auf besondere Bedingungen in den Habitaten des Bienwaldes zurückgeführt werden kann. Dennoch

war die Kleinsäuger-Gemeinschaft in ihrer Zusammensetzung mit der der Habitats in Baden-Württemberg vergleichbar. Trotz geringerer Abundanz der Kleinsäuger wiesen diese einen annähernd gleichen Befall mit Zeckenarten und -stadien auf, wie er an den Standorten in Baden-Württemberg festgestellt wurde. Damit wird das Ergebnis der baden-württembergischen Studie, dass Kleinsäuger-Populationen nur einen geringen Einfluss auf die Zeckendichte in den Untersuchungsgebieten haben, bestätigt und erneut herausgestellt, dass Zecken-Wirts-Interaktionen in Europa anderen Mechanismen unterliegen als die in den USA.

Daraus resultiert eine besondere ökologische und epidemiologische Bedeutung der hauptsächlich gefundenen Art *I. ricinus*, die stabile Populationen im Bienenwald ausbildet, unabhängig von Kleinsäuger- oder Rehwild-Aufkommen. Da diese Art Vektorpotenzial für alle getesteten Pathogene besitzt, ergibt sich trotz geringerer Abundanzen als in Baden-Württemberg ein hohes Infektionsrisiko für den Menschen. Dabei zeigten sich spezifische Reservoir-Vektor-Pathogen-Systeme: Während die Prävalenzen für *Borrelia* spp. wegen der geringen Kleinsäuger-Abundanz im Bienenwald niedrig lagen und wegen fehlender transovarialer Transmission auch im Vektor gering waren, zeigte sich für *Rickettsia* spp. ein von Kleinsäufern unabhängiger Zyklus, der unter natürlichen Bedingungen allein durch den Vektor erhalten bleibt. Daraus resultiert ein hohes Infektionsrisiko für den Menschen. Die Prävalenzen für *A. phagocytophilum* schwankten in den drei Beprobungsjahren stark und lassen den Schluss zu, dass dieses Pathogen offenbar zur Resistenzbildung im Wirt führt und daher nur in bestimmten Jahren im Vektor auftritt und auf den Menschen übertragen werden kann.

Die Ergebnisse meiner Studie verdeutlichen die Notwendigkeit von Langzeitstudien zu Zecken, ihren Wirten und den zeckenübertragenen Pathogenen. Da in meiner Studie zahlreiche Erst-Nachweise für Pathogene in bestimmten Zeckenarten sowie zahlreiche Ko-Infektionen von Pathogenen in Zecken nachgewiesen werden konnten, bestätigt sich die bedeutende epidemiologische Rolle von Zecken und zeckenübertragenen Pathogenen.

Summary

Over the last few decades our awareness of ticks and the pathogens they transmit has increased substantially. Ticks belong to blood-ingesting arthropods and in the northern hemisphere, Europe and North-America, they transmit a greater variety of pathogens, inducing more cases of human illness than any other arthropod vector group. There is also evidence that the distribution and abundance of medically important tick species have been increasing over recent years, causing a higher risk for public health.

Up to now, there is a lack in our understanding of the factors that influence the distribution and dynamics of ticks in their natural environment, and there are only few studies on the complex relationships between ticks and the pathogens that they transmit, particularly those involving host animals.

There are numerous studies in the US and Europe which point out the role of small mammals in the natural cycle of ticks and tick-borne diseases. To maintain a pathogen in the environment it has to be picked up by a tick either by having a bloodmeal on an infected host or via co-feeding on the same host. The immature stages, larva and nymph, tend to feed on small mammals while the adults prefer larger animals like roe deer or cervids. One aim of this study was to investigate the influence of these hosts on the abundance of ticks and tick-borne pathogens in different habitats.

For three consecutive years (2014-2016) small mammals were captured in three model habitats in the Bienwald, Rhineland-Palatinate. The trapped animals were examined for ticks and the specimens collected were subsequently analyzed for the presence of three important tick-borne pathogens, *Borrelia burgdorferi* s.l., *Rickettsia* spp. and *Anaplasma phagocytophilum*. Additionally questing ticks were sampled from vegetation by flagging and tested for the agents mentioned above. Results were supplemented by further data of the tick fauna in the Bienwald and compared to a methodically identical study from Baden-Württemberg on small mammals, their ticks and pathogens.

Results of my study show clearly lower abundances of small mammal populations in the examined habitats in the Bienwald compared to the study placed in Baden-Württemberg due to particular conditions in the habitats of the Bienwald. However, one can compare the small mammal composition with the one of the sites in Baden-Württemberg. Despite lower abundances of small mammals tick infestation level and tick species were comparable to the sites in Baden-Württemberg. Therefore the result of the study from Baden-Württemberg has been confirmed, pointing out that small mammal populations are of minor influence on tick population densities in the examined places, emphasizing the different mechanisms regulating tick host interaction in Europe and the USA.

The ecological and epidemiological importance of the species *I. ricinus* has been highlighted in my study. This species develops stable populations in the Bienwald independent of small mammal or roe

deer abundance. The high vector potential for all of the analysed pathogens results in a high infection risk for humans.

At the same time specific reservoir-vector-pathogen systems were detected. While the prevalences for *Borrelia* spp. were low because of the little small mammal abundances and ineffective transovarial transmission in the vector tick, for *Rickettsia* spp. there was an endemic cycle independent of small mammals supported by the vector. Hence, the potential risk for humans to acquire infection is high. Prevalences for *A. phagocytophilum* fluctuated over the years leading to the conclusion that host animals might develop resistance against the pathogens resulting in high incidence in the vector only in some years. Thus infection risk for humans is year-dependent.

The results of my study emphasize the urgent need for long-term studies on ticks, their hosts and the tick-borne pathogens. My study has provided the first demonstration of specific pathogens in different tick species as well as numerous co-infections with pathogens indicating its significance for tick-borne disease epidemiology.

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Bedeutung der Ökologie	1
1.2	Kleinsäuger – eine Einteilung	2
1.3	Kleinsäuger-Arten im Bienwald	3
1.3.1	<i>Myodes glareolus</i> Schreber, 1780	3
1.3.2	<i>Apodemus flavicollis</i> Melchior, 1834	6
1.3.3	<i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758	9
1.3.4	<i>Sorex minutus</i> Linnaeus, 1766	11
1.4	Zecken	14
1.4.1	Taxonomie	14
1.4.2	Morphologie	15
1.4.3	Lebenszyklus	17
1.4.4	Phänologie	20
1.4.5	Wirtsspezifität und Wirtsfindung	21
1.4.6	Blutmahlzeit	24
1.4.7	Zeckenabundanz	26
1.5	Zeckenarten auf Kleinsäufern und der Vegetation im Bienwald	27
1.5.1	<i>Ixodes ricinus</i> Linnaeus, 1758	28
1.5.2	<i>Ixodes acuminatus</i> Neumann, 1901	34
1.5.3	<i>Ixodes trianguliceps</i> Birula, 1895	35
1.5.4	<i>Dermacentor marginatus</i> Sulzer, 1776	38
1.5.5	<i>Dermacentor reticulatus</i> Fabricius, 1794	41
1.6	Zecken und zeckenübertragene Krankheiten	45
1.6.1	Zecken als Vektoren	45
1.6.2	Zeckenübertragene Pathogene	47
1.6.3	Zeckenübertragene Pathogene in Deutschland	48
1.6.4	Ko-Infektionen	58
1.7.	Zielsetzungen der Arbeit	60
2	Material und Methoden	62
2.1	Untersuchungsgebiete	62
2.2	Dreijährige Beprobung	64
2.2.1	Eichelgarten	65
2.2.2	Viehunger Allee	67
2.2.3	Porbelsee	67
2.3	Einjährige Beprobung	68
2.4	Untersuchungsmethoden im Freiland	70
2.4.1	Kleinsäuger-Fang	70
2.4.2	Probennahme	73
2.4.3	Klassifizierung	74
2.4.4	Klimadaten	75
2.5.	Statistische Analyse	76
2.5.1	Untersuchung von Unterschieden in Häufigkeitsverteilungen	76
2.5.2	Zentrale Tendenzen unabhängiger Stichproben	77

2.5.3	Korrelationen	77
2.5.4	Regressionsanalysen	77
2.5.4.1	Multiple lineare Regression	78
2.5.4.2	Generalized Additive Model for Location, Scale and Shape (GAMLSS)	78
2.5.5	Populationsanalyse mittels Capture-Mark-Recapture-Modellen	79
2.6	Molekularbiologische Methoden	84
2.6.1	Homogenisation der Zecken	84
2.6.2	DNA-Isolation	84
2.6.3	Polymerase-Kettenreaktion	85
2.6.4	Agarose-Gelelektrophorese	88
2.6.5	Sequenzierung	88
3	Ergebnisse	89
3.1	Kleinsäuger	89
3.1.1	Kleinsäugerfänge	89
3.1.2	Zusammensetzung der Kleinsäuger-Fauna	95
3.1.3	Populationsanalyse mittels CMR-Modellen	99
3.1.4	Korrelationsanalyse zu gefangenen Kleinsäufern und abiotischen Faktoren	100
3.1.5	Zeckenbefall der Kleinsäugerspezies	107
3.2	Zecken	124
3.2.1	Zecken von Kleinsäufern	124
3.2.2	Zeckenabundanz verschiedener Kleinsäuger-Arten	127
3.2.3	Statistische Analyse der Zeckenabundanz	130
3.2.4	Korrelationsanalyse zu Zeckenbefall der Kleinsäuger und abiotischen Faktoren	136
3.2.5	Statistische Modelle zu Zeckenabundanz der Kleinsäuger und abiotischen Faktoren	144
3.2.6	Räumliche und zeitliche Befallsdynamik der Kleinsäuger	149
3.2.7	Verteilungsmuster Zecken auf Mäusen	154
3.2.8	Zeckenabundanz und Wirtseigenschaften	156
3.3	Pathogenlast	157
3.3.1	Prävalenzen in Zecken auf Kleinsäufern	158
3.3.2	Prävalenzen <i>Rickettsia</i> spp. und <i>Anaplasma</i> spp. in Zecken von <i>M. glareolus</i> und <i>A. flavicollis</i>	163
3.3.3	Statistische Modelle zur Pathogenlast in Zecken von Kleinsäufern	169
3.4	Wirtssuchende Zecken auf der Vegetation	172
3.5	Larven auf Kleinsäufern im Vergleich zu geflaggtten Nymphen	175
3.6	Analyse wirtssuchender Zecken	177
3.6.1	Wirtssuchende Zecken in verschiedenen Habitaten	177
3.6.2	Korrelationsanalyse zu wirtssuchenden Zecken und abiotischen Faktoren	180
3.6.3	Statistische Modelle zu wirtssuchenden Zecken	181
3.6.4	Pathogenlast in wirtssuchenden Zecken	183
3.6.5	Vergleich der Pathogenlast in wirtssuchenden Zecken und Zecken von Kleinsäufern	188
3.6.6	Statistische Modelle zur Pathogenlast in wirtssuchenden Zecken der Vegetation	189
3.7	Wirtssuchende Zecken weiterer Standorte im Bienwald	191
3.7.1	Wirtssuchende Zecken und deren Pathogenlast am Standort Sandbuckel	191
3.7.2	Wirtssuchende Zecken und an trockenen und feuchten Standorten	193

3.7.3	Statistische Analyse der wirtssuchenden Zecken an trockenen und feuchten Standorten	196
3.7.4	Pathogenprävalenz in wirtssuchenden Zecken trockener und feuchter Standorte ..	197
4	Diskussion	200
4.1	Kleinsäuger-Wirte	200
4.1.1	Kleinsäuger-Fauna der Untersuchungsgebiete	201
4.1.2	Populationsdynamiken	204
4.1.3	<i>A. flavicollis</i> und <i>M. glareolus</i> als dominante Arten	208
4.1.4	Abiotische Faktoren und ihre Auswirkungen auf Kleinsäuger-Populationen	213
4.2	Zeckenbefall der Kleinsäuger	215
4.2.1	Kleinsäugerarten und Zeckenfauna	215
4.2.2	Zeckenbefall von <i>Mg</i> und <i>Af</i>	218
4.3	Zeckenfauna im Bienwald	222
4.3.1	Zecken auf Kleinsäufern	223
4.3.2	Zecken auf der Vegetation	229
4.3.2.1	Geflaggte Zecken in den Habitaten	230
4.3.2.2	Vergleich rehwildreicher und rehwildarmer Standorte	233
4.3.2.3	Vergleich geflaggter Zecken auf Laubstreu und Waldweg	234
4.3.2.4	Wirtssuchende Zecken trockener und feuchter Standorte im Bienwald	236
4.4	Pathogene in Zecken	240
4.4.1	<i>Borrelia</i> spp. in Zecken	242
4.4.2	<i>Rickettsia</i> spp. in Zecken	245
4.4.3	<i>Anaplasma</i> spp. in Zecken	250
4.4.4	Pathogenlast in Zecken weiterer Standorte im Bienwald	252
4.4.5	Ko-Infektionen	254
5	Fazit und Ausblick	256
6	Literaturverzeichnis	258
7	Anhänge	291
	Anhang A	292
	Anhang B	294
	Anhang C	297
	Anhang D	299
	Anhang E	366
	Anhang F	374
	Anhang G	379

Abbildungsverzeichnis

Abb. 1.1:	<i>Myodes glareolus</i> , Habitus	3
Abb. 1.2:	<i>Myodes glareolus</i> , Verbreitung	4
Abb. 1.3:	<i>Apodemus flavicollis</i> , Habitus	6
Abb. 1.4:	<i>Apodemus flavicollis</i> , Verbreitung	7
Abb. 1.5:	<i>Sorex araneus</i> , Habitus	9
Abb. 1.6:	<i>Sorex araneus</i> , Verbreitung	10
Abb. 1.7:	<i>Sorex minutus</i> , Habitus	12
Abb. 1.8:	<i>Sorex minutus</i> , Verbreitung	13
Abb. 1.9:	Taxonomie der Argasidae, Nuttalliellidae und Ixodidae	15
Abb.1.10:	<i>Ixodes ricinus</i> , Weibchen dorsal	16
Abb. 1.11:	<i>Ornithodoros moubata</i> , dorsal	16
Abb. 1.12:	Lebenszyklus einer dreiwirtigen Zecke	18
Abb. 1.13:	Schema zum Aktivitätsmuster aller Stadien von <i>Ixodes ricinus</i> in verschiedenen Regionen	21
Abb. 1.14:	<i>Ixodes ricinus</i> , Weibchen in Lauerstellung	23
Abb. 1.15:	Hallersches Organ am Tarsus des ersten Beinpaars	23
Abb. 1.16:	Ansicht der Mundwerkzeuge, dorsal	24
Abb. 1.17:	<i>Ixodes ricinus</i> , Verbreitung in Europa	28
Abb. 1.18:	Stadien von <i>Ixodes ricinus</i>	29
Abb. 1.19:	<i>Ixodes trianguliceps</i> , Verbreitung	36
Abb. 1.20:	<i>Ixodes trianguliceps</i> , adultes Weibchen	37
Abb. 1.21:	<i>Dermacentor marginatus</i> , Verbreitung	39
Abb. 1.22:	<i>Dermacentor marginatus</i> , adulte Stadien, Habitus	40
Abb. 1.23:	<i>Dermacentor reticulatus</i> , Verbreitung	42
Abb. 1.24:	<i>Dermacentor reticulatus</i> , Larve und Nymphe, Habitus	43
Abb. 1.25:	<i>Dermacentor reticulatus</i> , ungesogenes Weibchen	44
Abb. 2.1:	Rheinland-Pfalz, Übersichtskarte	62
Abb. 2.2:	Lage des Bienwalds in Rheinland-Pfalz	62
Abb. 2.3:	Waldort „Blaubrück“ am 06.02.2001	63
Abb. 2.4:	Waldort „Blaubrück“ am 11.07.2001	63
Abb. 2.5:	Standort Eichelgarten, Juli 2014	65

Abb. 2.6:	Untersuchungsgebiete zur Rehwilddichte im Bienwald, Ergebnisse Kotfunde	65
Abb. 2.7:	Standort EG im Mai 2014	66
Abb. 2.8:	Standort EG im Mai 2015	66
Abb. 2.9:	Standort Viehunger Allee	67
Abb. 2.10:	Standort Porbelsee	67
Abb. 2.11:	Lage aller drei Standorte im Bienwald	68
Abb. 2.12:	Lage der Untersuchungsstandort im trockenen und feuchten Bienwald	70
Abb. 2.13:	Fallenraster am Beprobungsstandort	70
Abb. 2.14:	Falle mit Markierungsstab	71
Abb. 2.15:	Tatowierschema zur Markierung der Kleinsäuger, Fine Science Tools	72
Abb. 2.16:	Methode des Flaggens	74
Abb. 2.17:	Waldklimastation Schaidt, hydrometeorologische Station Büchelberg	75
Abb. 3.1:	Abundanz aller gefangenen Mäuse (2014-16) an drei Standorten	91
Abb. 3.2:	Altersstrukturen <i>Af</i> 2014-16	93
Abb. 3.3:	Altersstrukturen <i>Mg</i> 2014-16	93
Abb. 3.4:	Geschlechterverteilung <i>Af</i> und <i>Mg</i> 2014-16, alle Habitate	95
Abb. 3.5:	Zeckenbefall <i>Mg</i> und <i>Af</i> über drei Jahre, Eichelgarten	110
Abb. 3.6:	Zeckenbefall <i>Mg</i> und <i>Af</i> über drei Jahre, Viehunger Allee	112
Abb. 3.7:	Zeckenbefall <i>Mg</i> und <i>Af</i> über drei Jahre, Porbelsee	114
Abb. 3.8:	<i>M. glareolus</i> , Zeckenarten und -stadien	116
Abb. 3.9:	<i>A. flavicollis</i> , Zeckenarten und -stadien	118
Abb. 3.10:	Befall <i>Af</i> mit <i>I. ricinus</i> Larven und Nymphen hinsichtlich Geschlecht, getrennt nach Standorten	119
Abb. 3.11:	Befall <i>Mg</i> mit <i>I. ricinus</i> Larven und Nymphen hinsichtlich Geschlecht, getrennt nach Standorten	121
Abb. 3.12:	Befall von <i>Af</i> mit <i>I. ricinus</i> nach Altersklassen, getrennt nach Standorten	122
Abb. 3.13:	Befall von <i>Mg</i> mit <i>I. ricinus</i> nach Altersklassen, getrennt nach Standorten	123
Abb. 3.14:	Anzahl Larven von <i>I. ricinus</i> auf zwei Mäusespezies, <i>Mg</i> und <i>Af</i> im Jahresverlauf	129
Abb. 3.15:	Wormplot zum GAMLSS Modell <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Af</i> und <i>Mg</i>	146
Abb. 3.16:	Wormplot zum GAMLSS Modell <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Mg</i>	147
Abb. 3.17:	Wormplot zum GAMLSS Modell <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Af</i>	148
Abb. 3.18:	Verteilungsmuster von <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Mg</i> und <i>Af</i> , Histogramm	155
Abb. 3.19:	Boxplot zur Häufigkeit von <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	156
Abb. 3.20:	Mittlere Befallsrate <i>Mg</i> und <i>Af</i> mit Larven von <i>I. ricinus</i> , getrennt nach Geschlecht	157

Abb. 3.21: Überblick Prävalenzen <i>Rickettsia</i> spp und <i>Anaplasma</i> spp in Zecken von Kleinsäugetern	161
Abb. 3.22: Überblick Prävalenzen <i>Rickettsia</i> spp in Zecken aller Stadien auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	164
Abb. 3.23: Überblick Prävalenzen <i>Anaplasma</i> spp in Zecken aller Stadien auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	167
Abb. 3.24: Wormplot zum GAMLSS-Modell <i>Rickettsia</i> spp. in <i>I. ricinus</i> Larven und Nymphen auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	170
Abb. 3.25: Wormplot zum GAMLSS-Modell für <i>Anaplasma</i> spp. in <i>I. ricinus</i> Larven und Nymphen auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	172
Abb. 3.26: Geflaggte Individuen der Art <i>I. ricinus</i> aller drei Standorte in drei Jahren	173
Abb. 3.27: Geflaggte Nymphen (<i>I. ricinus</i>) von drei Standorten in drei Jahren	174
Abb. 3.28: Vergleich jahreszeitlicher Abundanz geflaggte Nymphen und Larven (<i>I. ricinus</i>) auf den Kleinsäugeterspezies <i>Mg</i> und <i>Af</i> , Standorte EG und VA	176
Abb. 3.29: Vergleich jahreszeitlicher Abundanz geflaggte Nymphen und Larven (<i>I. ricinus</i>) auf den Kleinsäugeterspezies <i>Mg</i> und <i>Af</i> , Standort PS	177
Abb. 3.30: Häufigkeiten geflaggte Nymphen von <i>I. ricinus</i> , drei Standorte, getrennt nach Waldweg und Laubstreu	178
Abb. 3.31: Wormplot zum GAMLSS-Modell geflaggte Nymphen (<i>I. ricinus</i>)	182
Abb. 3.32: Überblick Prävalenzen <i>Rickettsia</i> spp. und <i>Anaplasma</i> spp., geflaggte Zecken	185
Abb. 3.33: Prävalenz von <i>Rickettsia</i> spp. in <i>I. ricinus</i> in Larven von Kleinsäugetern und Nymphen der Vegetation	188
Abb. 3.34: <i>I. ricinus</i> auf der Vegetation, Standort Sandbuckel	191
Abb. 3.35: <i>I. ricinus</i> auf der Vegetation an feuchten und trockenen Standorten im Bienwald	193
Abb. 3.36: Stadien von <i>I. ricinus</i> auf der Vegetation, feuchte und trockene Standorte	194
Abb. 3.37: Verteilung geflaggte Nymphen (<i>I. ricinus</i>) auf feuchte und trockene Standorte	195

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Wirbeltier-Wirte und Stadien von <i>I. ricinus</i>	31
Tabelle 2: In Deutschland nachgewiesene Krankheitserreger, von Zecken der Familie Ixodidae übertragbar	49-51
Tabelle 3: Übersicht über Lage und Eigenschaften der beprobten Standorte	64
Tabelle 4: Überblick über Lage, Fläche und Zeiträume der einjährig beprobten Standorte	69
Tabelle 5: Überblick über die Einteilungskriterien zur Bestimmung der Altersklassen verschiedener Kleinsäuger-Arten	72
Tabelle 6: Ergebnisse der Anpassungsgüte-Tests für Datensätze als Grundlage für Jolly-Seber-Modelle	81
Tabelle 7: Übersicht über POPAN-Modelle zu Kleinsäugerpopulationen	83
Tabelle 8: Überblick über die Anzahl der Zeckenstadien für die Homogenisation	84
Tabelle 9: Master Mix für PCR, <i>BbsI</i>	85
Tabelle 10: Primersequenzen zur Vervielfältigung von Borrelien-DNA	86
Tabelle 11: Temperaturprofil der PCR	86
Tabelle 12: Master Mix für PCR, <i>Rickettsia</i> spp.	86
Tabelle 13: Primersequenzen zur Vervielfältigung von Rickettsien-DNA	86
Tabelle 14: Temperaturprofil der PCR	87
Tabelle 15: Master Mix für PCR, <i>Anaplasma</i> spp.	87
Tabelle 16: Primersequenzen zur Vervielfältigung von Anaplasma-DNA	87
Tabelle 17: Temperaturprofil der PCR	87
Tabelle 18: Anzahl gefangener Mäuse nach Jahr und Standort	89
Tabelle 19: Anzahl gefangener <i>Af</i> und <i>Mg</i> nach Altersklassen	92
Tabelle 20: Kreuztabelle zum Auftreten aller Mausarten	96
Tabelle 21: Regressionsmodell zur absoluten Anzahl aller gefangenen Mäuse	106
Tabelle 22: Von Zecken befallene Mausarten	109
Tabelle 23: Gesamtzahl aller Zeckenstadien auf Mäusen nach Standorten	124
Tabelle 24: Überblick über Zeckenarten und -stadien an den verschiedenen Standorten, getrennt nach Probejahren	125
Tabelle 25: Gesamtanzahl aller Zeckenarten und -stadien, getrennt nach Mausarten	127
Tabelle 26: Zeckenstadien der Gattung <i>Ixodes</i> auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	128
Tabelle 27: Spearman-Rangkorrelationen zu <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>M. glareolus</i>	139
Tabelle 28: Spearman-Rangkorrelationen zu <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>A. flavicollis</i>	141
Tabelle 29: Übersicht Korrelationen von Umweltfaktoren mit <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	143
Tabelle 30: Finales GAMLSS-Modell für <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	145

Tabelle 31: Finales GAMLSS-Modell für <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Mg</i>	146
Tabelle 32: Finales GAMLSS-Modell für <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Af</i>	148
Tabelle 33: Prävalenzen, Abundanzen und Intensitäten <i>I. ricinus</i> und <i>I. trianguliceps</i> auf <i>Mg</i>	150
Tabelle 34: Prävalenzen, Abundanzen und Intensitäten <i>I. ricinus</i> auf <i>Af</i>	152
Tabelle 35: Deskriptive Statistik zur Anzahl <i>I. ricinus</i> Larven auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	155
Tabelle 36: Überblick Nachweis von <i>Borrelia</i> spp. und <i>Anaplasma</i> spp. in untersuchten Pools	159
Tabelle 37: Überblick Nachweis von <i>Rickettsia</i> spp. in untersuchten Pools	159
Tabelle 38: Prävalenzen <i>Rickettsia</i> spp. in <i>I. ricinus</i> von <i>Mg</i> und <i>Af</i>	165
Tabelle 39: Prävalenzen <i>Anaplasma</i> spp. in <i>I. ricinus</i> von <i>Mg</i> und <i>Af</i>	168
Tabelle 40: Finales GAMLSS-Modell <i>Rickettsia</i> spp. in <i>I. ricinus</i> Larven/Nymphen auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	170
Tabelle 41: Finales GAMLSS-Modell <i>Anaplasma</i> spp. in <i>I. ricinus</i> Larven/Nymphen auf <i>Mg</i> und <i>Af</i>	171
Tabelle 42: Finales GAMLSS-Modell für geflaggte Nymphen (<i>I. ricinus</i>)	182
Tabelle 43: Überblick Nachweis von <i>Borrelia</i> und <i>Anaplasma</i> in Pools, geflaggte Zecken	184
Tabelle 44: Überblick Nachweis von <i>Rickettsia</i> in Pools, geflaggte Zecken	184
Tabelle 45: Prävalenzen <i>Rickettsia</i> spp. und <i>Anaplasma</i> spp. in <i>I. ricinus</i> , geflaggt	186
Tabelle 46: Finales GAMLSS-Modell für <i>Rickettsia</i> spp. in <i>I. ricinus</i> Nymphen der Vegetation	190
Tabelle 47: Finales GAMLSS-Modell für <i>Anaplasma</i> spp. in <i>I. ricinus</i> Nymphen der Vegetation	190
Tabelle 48: Prävalenzen <i>Rickettsia</i> spp. in <i>I. ricinus</i> , geflaggte Nymphen, 2016-2017	198

<i>Af</i>	<i>Apodemus flavicollis</i>
AIC	Akaike-Informationskriterium
<i>Aph</i>	<i>Anaplasma phagocytophilum</i>
<i>As</i>	<i>Apodemus sylvaticus</i>
<i>Bbsl</i>	<i>Borrelia burgdorferi</i> sensu lato
<i>Bbss</i>	<i>Borrelia burgdorferi</i> sensu stricto
BW	BW
EG	Eichelgarten (Probenstandort)
GAMLSS	Generalized additive model for location, scale and shape; generalisierte additive Modelle für Lokations-, Skalen- und Formparameter
<i>Ir</i>	<i>Ixodes ricinus</i>
IrLL	<i>Ixodes ricinus</i> , Larven
IrNN	<i>Ixodes ricinus</i> , Nymphen
IrAM	<i>Ixodes ricinus</i> , adulte Männchen
IrAW	<i>Ixodes ricinus</i> , adulte Weibchen
IR	Infektionsrate
Kr	Kopf-Rumpf-Länge
LB	Lyme Borreliose
<i>Mg</i>	<i>Myodes glareolus</i>
PS	Porbelsee (Probenstandort)
RH	Relative Luftfeuchte
RP	Rheinland-Pfalz
<i>Sa</i>	<i>Sorex araneus</i>
SB	Sandbuckel (Probenstandort)
<i>Sm</i>	<i>Sorex minutus</i>
VA	Viehunger Allee (Probenstandort)

1. EINLEITUNG

1.1 Bedeutung der Ökologie

„Die Ökologie kann für sich beanspruchen, die älteste Wissenschaft der Welt zu sein, denn schon die ersten primitiven Menschen müssen in gewisser Weise Ökologen gewesen sein, angetrieben durch die Notwendigkeit zu verstehen, wann und wo sie ihre Nahrung finden und ihren (nichtmenschlichen) Feinden begegnen.“ (aus Begon et al. 2017, "Ökologie", S. 4f.)

Seit der Begriff „Ökologie“ vor über 150 Jahren von Ernst Haeckel geprägt wurde, ist diese Wissenschaft zu einer bedeutenden eigenständigen Disziplin herangewachsen, auf deren Erkenntnisse sich Gesetze und Behörden stützen. Sie hat die schwierige Aufgabe, Vorhersagen für Systeme zu treffen, die durch eine Fülle von Parametern beeinflusst werden, und steht dabei im Brennpunkt des Interesses als Hilfestellung für politische und gesellschaftliche Entscheidungen. Ökologische Forschung unterliegt der Herausforderung, der Komplexität aller Aspekte in der Natur Rechnung zu tragen, ohne sich von der Vielzahl der Faktoren überwältigen zu lassen, so dass Muster erkannt werden können, auf deren Basis Schlüsse gezogen und Empfehlungen gegeben werden können. Sie ist eine dynamische Wissenschaft, die sich beständig entwickelt. Da der Mensch Teil der Ökologie ist, „der gesamten Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt“ (Ernst Haeckel, 1866), kann sie nie an Aktualität einbüßen.

1.2 Kleinsäuger – eine Einteilung

Dem Begriff „Kleinsäuger“ liegt keine taxonomische Klassifizierung zugrunde, die Einteilung erfolgt nach Körpergröße (Kopf-Rumpf-Länge) und Gewicht der Tiere und umfasst verschiedene Ordnungen wie die der Rodentia, Chiroptera oder Insectivora (Merritt, 2010). Es werden z.T. sehr unterschiedliche Grenzen gezogen, während Delany (1974) Insectivora und Rodentia unter 120 Gramm Gewicht als „Kleinsäuger“ zusammenfasst, legt Heusner (1991) die Obergrenze bei 20 Kilogramm fest (Delany, 1974, Heusner, 1991). Mehrheitlich werden unter dem Begriff Säugetiere zusammengefasst, deren Körpergröße unter 31cm liegt und die weniger als 5kg Gewicht aufweisen (Merritt, 2010). Die Kleinsäuger-Arten bilden mehr als 50% der europäischen Säugetier-Fauna (Schröpfer, 1990), Bordes (2015) führt aus, dass durch Reduktion der Artenvielfalt („Anthropocene defaunation“) der Anteil der größeren Säuger stetig abnimmt, so dass Kleinsäuger in allen vom Menschen beeinflussten Gebieten zunehmend die größte Gruppe der Säugetiere stellen werden (Bordes et al., 2015).

Die Ordnung Rodentia umfasst die meisten Kleinsäuger-Arten, die vor allem in den Familien der Gliridae, Arvicolidae und Muridae zu finden sind (Walder und Vorauer, 2013). Untersuchungen zur Zusammensetzung von Kleinsäuger-Populationen in verschiedenen Habitaten Europas zeigen, dass diese zu 75% aus drei Hauptgruppen bestehen, dem Wühlmaus-Typus, dem Maus-Typus und dem Spitzmaus-Typus, daneben werden Begleitarten gefunden (Schröpfer, 1990).

Für Mittel-Europa führen Blatt und Resch (2019) 40 Kleinsäuger-Arten aus acht Familien (Muridae, Dipodidae, Cricetidae, Gliridae, Sciuridae, Erinacidae, Soricidae, Talpidae) an, die meisten Arten sind unter den echten Mäusen (Muridae), den Wühlmäusen (Cricetidae) und den Spitzmäusen (Soricidae) verzeichnet (Blatt und Resch, 2019). Ihre weitläufige Verbreitung und hohe Abundanz machen sie zum einen zu wichtigen Wirten für Larven und Nymphen verschiedener Zeckenarten (Bordes et al., 2015, Paulauskas et al., 2009, Rosa et al., 2007), zum anderen stellen sie Reservoir-Wirte für zoonotische Krankheitserreger dar (Obiegala et al., 2019), die zunehmend an Bedeutung gewinnen (siehe Kapitel 1.6.2). Diese umfassen Bakterien (z.B. *Yersinia pestis*, *Borrelia* spp., *Leptospira* spp.), Viren (z.B. Hantaviren, Pockenviren) sowie Protista (z.B. *Babesia microti*, *Toxoplasma gondii*), die auf vielfältige Art und Weise auf den Menschen übertragen werden können, direkt durch einen Biss (Hantavirus), indirekt über kontaminierte Umgebung (Leptospiren) oder mittels Vektoren wie Flöhen (*Yersinia*), Zecken (*Borrelia*, *Babesia*) oder Stechmücken (Equines Enzephalitis Virus) (Bordes et al., 2015). Artengemeinschaft und Populationsökologie der Rodentia sind dabei mit der Krankheitsökologie der meisten Erreger eng verknüpft (Mihalca und Sándor, 2013).

Innerhalb der Rodentia stellen vor allem die Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) und die Rötelmaus (*Myodes glareolus*) in europäischen Wäldern eudominante Arten dar (Fasola und Canova, 2000, Paziewska et al., 2010, Radzijeuskaja et al., 2013, Suchomel et al., 2014, Zwolak et al., 2016). Auch in der vorliegenden Arbeit wurden diese beiden Arten hauptsächlich gefangen, daneben spielten Spitzmäuse eine Rolle für die Datenerhebung. Die beobachteten Arten werden im Weiteren beschrieben.

1.3 Kleinsäugerarten im Bienwald

1.3.1 *Myodes glareolus* Schreber, 1780

Die Rötelmaus (*Myodes glareolus*, *Mg*) wird taxonomisch innerhalb der Rodentia zur Familie der Cricetidae und der Unterfamilie der Arvicolinae (Wühlmäuse und Lemminge) gerechnet (Grimmberger, 2014, Resch und Resch, 2019a) und zeigt durch ihren gedrungenen, walzenförmigen Körper mit stumpfer Schnauze eine typische Wühlmausgestalt. Die Kopf-Rumpf-Länge (Kr) beträgt 80-135 mm, der Schwanz ist etwa halb so lang wie Kr, womit die Rötelmaus die langschwänzigste der europäischen Rötelmaus-Arten ist (Viro und Niethammer, 1982). Der Rücken ist rötlich braun gefärbt, die Flanken bräunlich und der Bauch hell, die Färbung kann aber jahreszeitlich und geografisch variieren (Burkhardt und Schlund, 2005). Das Körpergewicht beträgt 12-40 g, Gebirgspopulationen können großwüchsiger sein, der Geschlechtsdimorphismus ist gering ausgeprägt und von der Jahreszeit abhängig. Bei Einsetzen der Fortpflanzung (Mai) sind Weibchen schwerer, zu Beginn des Jahres (Februar) wiegen die Männchen mehr (Viro und Niethammer, 1982, Burkhardt und Schlund, 2005). Abbildung 1.1 zeigt eine adulte Rötelmaus.



Abb. 1.1: *Myodes glareolus*, mit freundlicher Genehmigung von kleinsaeuger.at

Die Rötelmaus ist in der westlichen Paläarktis verbreitet, in Europa wird sie nördlich des Polarkreises und südlich bis Nord-Spanien, von den Britischen Inseln bis zum Baikalsee nachgewiesen, ebenfalls in

Klein-Asien, in Deutschland ist sie in geeigneten Habitaten überall zu finden (Grimmberger, 2014, Mitchell-Jones et al., 1999). Abbildung 1.2 zeigt die europäische Verbreitung der Rötelmaus.



Abb. 1.2: Verbreitung *Myodes glareolus*, IUCN Red List of Threatened Species, Version 2019-2.

Bezogen auf den Lebensraum wird die Rötelmaus als Generalist angesehen, sie gilt als typischer Waldbewohner, wird selten an offenen Standorten oder in offenem Gelände wie Grasland oder Steppe gefunden und ist in allen Waldtypen vorzufinden (Immler, 1973, Mazurkiewicz, 1994, Jerabek und Reiter, 2003a, Horváth und Tóth, 2018). Sie bevorzugt Habitats mit dichtem Unterwuchs, einer reichen Kraut- und Strauchschicht, die neben einer guten Deckung vor Feinden auch ein reiches Nahrungsangebot aufweisen (Apeldoorn et al., 1992, Mazurkiewicz, 1994, Jerabek und Reiter, 2003a, Olsson et al., 2005, Benedek und Sîrbu, 2016). Zahlreiche Studien zeigen, dass sie auch feuchte Bodenverhältnisse gut toleriert bzw. gut durchfeuchtete Waldstellen bevorzugt (Immler, 1973, Leibl, 1988, Torre und Arrizabalaga, 2008), zu trockenen Gebieten (z.B. Nadelwäldern) konnten keine Korrelationen festgestellt werden (Olsson et al., 2005).

Die Rötelmaus ist als polyphage Art mit einem weiten Nahrungsspektrum in der Lage, ihre Fress-Gewohnheiten je nach Habitat zu variieren (Gebczynska, 1983). Im nördlichen Verbreitungsgebiet kann sie Flechten, Beeren, Blätter, Pilze und tierische Kost zu sich nehmen, in südlicheren Gebieten nimmt sie neben Blättern von Buche, Ulme, Ahorn und Eiche auch Fichtensamen, Kräuter, Rinde, frische Früchte sowie junge Schößlinge oder grüne Pflanzenteile zu sich (Gebczynska, 1983, Watts, 1968). Je nach Jahreszeit zeigt sie sich herbi-insektiv (Frühjahr und Sommer) oder überwiegend granivor (Herbst und Winter), wobei Jungtiere weniger Samen fressen als adulte Tiere. Im Frühjahr und Sommer

konsumieren Weibchen deutlich mehr tierische Nahrung, in Großbritannien im Herbst (September bis November) mehr Samen und Pilze (Gebczynska, 1983). Futtermittel legt sie nur spärlich und sehr verstreut an (Gasperini et al., 2018).

Auch in der Fortpflanzung zeigt sich die Rötelmaus flexibel, in gemäßigten Klimaten liegt der Höhepunkt der Fortpflanzungszeit in den Sommermonaten, es kann sogar Wintervermehrung beobachtet werden, in alpinen Hochlagen reduziert sich die Vermehrungszeit auf dreieinhalb Monate (Burkhardt und Schlund, 2005). Beide Geschlechter können bis zum Lebensalter von mehr als zwei Jahren fortpflanzungsfähig bleiben, erreichen aber nur unter Laborbedingungen ein Alter von maximal vier Jahren, im Freiland werden Weibchen im Mittel 17,5 Monate, Männchen 23 Monate alt (Viro und Niethammer 1982). Weibchen erreichen mit einem bis eineinhalb Monaten Geschlechtsreife, Männchen frühestens mit zwei Monaten, die mittlere Tragzeit beträgt 20 Tage, bei jungen Weibchen ist sie kürzer als bei älteren (Burkhardt und Schlund, 2005). Die Anzahl der Würfe pro Jahr hängt von der geografischen Region ab, in Norddeutschland wurden im Mittel zwei Würfe beobachtet, in Frankreich sechs bis sieben.

Durch geringere Überlebensraten im Frühjahr, verglichen zu den restlichen Jahreszeiten, ergeben sich jahreszeitliche Schwankungen der Population, im Winter werden Populationen durch Abwanderung reduziert (Crespin et al., 2002). Populationsschwankungen zwischen einzelnen Jahren werden durch die Verfügbarkeit von Samen bestimmt, wobei die Buchenmast als Vorhersage-Faktor für Populationsdichten angesehen wird (Crespin et al., 2002, Imholt et al., 2017, Zwolak et al., 2016). Die Rötelmaus-Populationen schwanken zyklisch in Intervallen von etwa drei bis fünf Jahren (Boonstra et al., 1998, Imholt et al., 2017, Tkadlec et al., 2019). Je nach geografischer Breite und Habitat lassen sich Populationsdichten von 6 Tieren/ha bis 100 Tiere/ha finden (Burkhardt und Schlund 2005).

Die Rötelmaus zeigt ein gleichmäßiges Aktivitätsmuster am Tag und in der Nacht und wird als multiphasisch angesehen (Canova, 1993, Kolakowski et al., 2018). Die Aktivitätsphasen schwanken zwischen eineinhalb und knapp vier Stunden, es ergeben sich drei bis neun Schübe pro Tag, mit Aktivitätsspitzen in Morgen- und Abenddämmerung (Burkhardt und Schlund, 2005, Kolakowski et al., 2018). Männchen haben größere Aktionsräume als Weibchen, wobei sich eine Dichteabhängigkeit ergibt: Bei hoher Dichte sind Männchen in Gebieten von 825 m², bei niedriger Dichte in Gebieten bis 3800 m² aktiv, im Winter auf Futtersuche bis 14 000 m², Weibchen zeigen kleinere Aktionsradien von 500 bis 1140 m² (Viro und Niethammer, 1982, Burkhardt und Schlund, 2005). Auch wenn die Rötelmaus eher eine bodenbewohnende Art ist, die unterirdische Gänge benutzt und Nester bewohnt, die etwa 50 cm unter der Oberfläche in modernden Baumstümpfen oder unter Totholz liegen (Burkhardt und Schlund, 2005), zeigt eine Studie aus Großbritannien, dass die Art auch auf Bäume klettert (Buesching et al., 2008) und mehrheitlich in einer Höhe von 50-100 cm, maximal bis 150 cm gefunden werden kann.

Allerdings lässt sich dieses Verhalten nur bei hohen Populationsdichten und Futterknappheit beobachten, adulte Rötelmäuse klettern zudem signifikant mehr in Wäldern mit dichtem Unterholz, in denen die verflochtene Vegetation ein Art Auffangnetz bildet (Buesching et al., 2008).

Myodes glareolus fungiert als Wirt für verschiedene Ektoparasiten, die Anzahl gefundener Arthropoden-Arten auf Rötelmäusen ist enorm, wobei die Gruppe der Acarina dominiert und die Ixodida den geringsten Anteil einnehmen (Haitlinger, 1983). Dennoch stellt die Rötelmaus für Larven und Nymphen von *Ixodes ricinus* eine wichtige Wirtsgruppe dar (vgl. Kapitel 1.5.1). Es konnte allerdings beobachtet werden, dass *M. glareolus* bei wiederholtem Befall durch *I. ricinus* Resistenzen entwickelt, die sich in signifikanter Reduktion vollständig gesogener Larven, reduzierter Anhaftungszeit partiell gesogener Larven und geringerem Häutungserfolg zeigen (Dizij und Kurtenbach, 1995). Diese Resistenz reduziert die Rolle der Rötelmaus als Nahrungsquelle für *I. ricinus* (Perez et al., 2016). Für die Art *Dermacentor reticulatus* wird *Mg* als Hauptwirt angesehen (Galfsky et al., 2019, Immler, 1973, Paziewska et al., 2010, Pfäffle et al., 2015a), als weitere Arten werden *I. trianguliceps* und *I. apronophorus* auf Rötelmäusen in Europa nachgewiesen (Haitlinger, 1983, Bespyatova und Bugmyrin, 2015). *M. glareolus* fungiert für verschiedene Pathogene als Reservoirwirt, neben dem FSME-Virus wurden Bakterien der Gattungen *Bartonella* und *Anaplasma* in den Tieren nachgewiesen (Grzybek et al., 2018, Obiegala et al., 2019).

1.3.2. *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834

Der Habitus der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*, Af), zugespitzte Schnauze, große Ohren und Hinterfüße, auffallend langer Schwanz, spiegelt die taxonomische Einordnung wieder: *A. flavicollis* wird innerhalb der Rodentia zur Familie der Muridae, Unterfamilie Murinae (echte Mäuse und Ratten) gezählt (Resch und Resch, 2019b). Abbildung 1.3 zeigt den Habitus der Gelbhalsmaus.



Abb. 1.3: *Apodemus flavicollis*, mit freundlicher Genehmigung von kleinsaeuger.at

Die Körperoberseite ist dunkelbraun bis orangebraun gefärbt, die Bauchseite weiß, der Übergang zwischen Ober- und Bauchseite scharf abgegrenzt (Turni, 2005a). Der Artname weist auf eine charakteristische Zeichnung hin, ein ockergelbes Kehlblatt, das durchgängig sein kann, oft aber auch unterbrochen und zum Teil nur als Kehlfleck vorhanden ist. Die Kopf-Rump-Länge (Kr) variiert zwischen 70-112 mm, das Gewicht liegt zwischen 26 und 36 g (Resch und Resch, 2019b). Der Schwanz ist meist größer als die Kr und misst 77-120 mm, geografisch nicht variierend (Niethammer, 1982, Resch und Resch, 2019b).

Die Verbreitung ist westlich paläarktisch (Europa und Naher Osten) und erstreckt sich nördlich in Finnland und Schweden über 64°N, im Südwesten bis Nord-Spanien mit eingeschränktem Vorkommen in Frankreich, im Südosten bis Syrien und den Iran, die westliche Verbreitungsgrenze reicht bis zum Ural (Montgomery, 1999). In Deutschland ist *Af* flächendeckend verbreitet, kann aber nicht im Nordwesten und nicht auf den Nordfriesischen Inseln beobachtet werden (Resch und Resch, 2019b). Abbildung 1.4 zeigt die Verbreitung der Gelbhalsmaus in Europa.



Abb. 1.4: Verbreitung *Apodemus flavicollis*, IUCN Red List of Threatened Species, Version 2019-2.

Zusammen mit Rötelmaus und Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) stellt *Af* eine hauptsächliche Art der Kleinsäuger-Fauna Zentral-Europas dar (Suchomel et al., 2012, Zwolak et al., 2016). Sie ist eine typisch waldbewohnende Art, bevorzugt ältere Waldbestände mit mehr oder weniger dichtem Kronenschluss und reichlich Unterholz (Radda et al., 1969, Jerabek und Reiter, 2003b, Kraft, 2008, Simeonovska-Nikolova et al., 2016). Sie zeigt sich anpassungsfähig und kann auch in unterwuchsfreien Waldbeständen gefunden werden, Unterwuchs bietet ihr aber Schutz vor Räufern (Kraft, 2008, Simeonovska-Nikolova et al., 2016). Für die Anlage von Bauen präferiert sie trockenen Bodenuntergrund mit Wurzelstöcken und zeigt sich als migrationsfreudige Art (Leibl, 1988).

Sie ist vor allem in sommergrünen Laubwäldern, Buchen- oder Eichenwäldern, zu finden, da diese eine gute Ernährungsgrundlage bilden (Niethammer, 1982, Flowerdew und Ellwood, 2001). *Af* benötigt als granivore Art Lebensräume mit einer hohen Rate fruktierender Bäume (Keten et al., 2016, Suchomel et al., 2012), in allen Jahreszeiten ist sie auf Samen spezialisiert, das Spektrum umfasst neben Baumsamen auch Getreide und andere Samen, außerdem werden Pilze und Beeren gefressen und gelegentlich Insektenlarven, Spinnen, Regenwürmer, Schnecken und Muskulatur von Wirbeltieren (Gasperini et al., 2018, Niethammer, 1982, Turni, 2005a). Für den Winter werden z.T. enorme Futtermittelvorräte gesammelt, dennoch zeigt sich eine hohe Wintermortalität (Suchomel et al., 2014, Turni, 2005a).

Die Fortpflanzung wird in den Wintermonaten unterbrochen und beginnt ab Februar wieder, Jungtiere werden zwischen Februar und September geboren (Niethammer, 1982, Turni, 2005a). Früh geborene Jungtiere werden mit 2-3 Monaten geschlechtsreif, trächtige junge Weibchen können ab Mai beobachtet werden (Turni, 2005a), ein Weibchen bringt zwei bis drei Würfe pro Jahr hervor. Die Tragzeit beträgt 21-23 Tage (Grimmberger, 2014). Als Höchstalter im Freiland wurden 18 Monate Lebensdauer beobachtet, die mittlere Lebenszeit liegt deutlich darunter (Radda et al., 1969, Turni, 2005a). Die maximale Lebensdauer einer Gelbhalsmaus in Gefangenschaft betrug fünf Jahre (Niethammer, 1982).

Die Populationsdichte erreicht im Sommer einen Höchststand, fällt zum Herbst hin ab und hat geringste Dichten in den Wintermonaten, November und Dezember (Paziewska et al., 2010). Je nach Habitat und Jahr werden Werte von 0,9 bis 58,8 Individuen/ha beobachtet (Niethammer, 1982). Als granivore Art reagieren Populationen der Gelbhalsmaus stark auf Mastjahre, so dass es zur Wintervermehrung kommt und im Folgejahr ein Populationsmaximum erreicht wird, dem aber ein völliger Zusammenbruch der Population folgt (Turni, 2005a).

Die Gelbhalsmaus ist eine überwiegend dämmerungs- und nachtaktive Art und wird als monophasisch angesehen (Kolakowski et al., 2018, Turni, 2005a). Die Größe des Aktionsraumes ist von zahlreichen Faktoren, wie Geschlecht und Alter der Tiere, Jahreszeit, Qualität des Lebensraumes und der Populationsdichte abhängig und kann stark variieren. Es werden Größenordnungen von 230 bis 22 000 m² angegeben, sexuell aktive Männchen waren während der Fortpflanzungszeit auch in Gebieten von 50 000 m² Größe aktiv (Radda et al., 1969, Turni, 2005a). In einer Studie über fünf Monate wurde für sexuell aktive Männchen ein Aktionsraum von 15 500 m², für sexuell aktive Weibchen 7400 m² ermittelt, außerhalb der Paarungszeit waren die Gebiete kleiner, für Männchen 3800 m², für Weibchen knapp darunter mit 3600 m², im Winter sind die Territorien nochmals kleiner (Schwarzenberger und Klingel, 1995, Turni, 2005a). Nach Migration in neuer Umgebung ist die Gelbhalsmaus aktiver und zeigt eine höhere Tendenz zu klettern (Hoffmeyer, 1973), der lange Schwanz und die langen Hinterfüße können eine Anpassung ans Klettern darstellen (Turni, 2005a). Kurze Distanzen werden laufend, größere Entfernungen (2-3 m) auch springend zurückgelegt.

Die Gelbhalsmaus wird von zahlreichen Milbenarten (z.B. *Trombicula autumnalis*), Flöhen und Zecken der Gattung *Ixodes* parasitiert (Marsh und Montgomery, 2008). Da sie aber keine Resistenzen gegen Larven oder Nymphen von *I. ricinus* ausbildet, ist die Larvenlast oftmals höher als die der Rötelmaus, ebenso konnten an juvenilen Tieren höhere Prävalenzen beobachtet werden als an adulten Gelbhalsmäusen (Cull et al., 2017, Kiffner et al., 2011, Paulauskas et al., 2009, Pfäffle et al., 2015a). Neben dem FSME Virus konnten Bakterien der Gattung *Bartonella* in hoher Prävalenz, als auch Borrelien in *A. flavicollis* nachgewiesen werden, was ihre Bedeutung als Reservoir-Wirt unterstreicht (Obiegala et al., 2019, Rosa et al., 2007, Tadin et al., 2016).

1.3.3. *Sorex araneus* Linnaeus, 1758

Eine Spitzmausart, die bei der Probennahme dieser Arbeit beobachtet wurde, ist die Waldspitzmaus. Innerhalb der Ordnung der Soricomorpha wird sie in die Familie der Soricidae, Unterfamilie Soricinae (Rotzahnspeizmäuse) eingeordnet (Grimmberger, 2014, Resch und Resch, 2019c). Sie ist mit Kr 60 bis 83 mm eine mittelgroße Spitzmaus, das Fell oft dreifarbig gestuft mit braun bis schwarzbraunem Rücken, rötlichbraunen Körperseiten und hellgrauem Bauch (Turni, 2005b), der Schwanz bei jüngeren Tieren oberseits behaart, meist haarlos bei älteren Tieren. Das Gewicht variiert regional und saisonal, im Winter kann es bis auf fünf Gramm sinken, da spezifische Organe und Knochensubstanz reduziert werden (Dehnel's Phänomen), im Frühjahr können geschlechtsreife Männchen und trüchtige Weibchen bis zu 15 g erreichen (Grimmberger, 2014, Turni, 2005b). Ein charakteristisches Merkmal stellt die lange, beweglich Schnauze dar, die mit zahlreichen Tasthaaren versehen ist, die Ohren sind im Fell verborgen (Resch and Resch, 2019c). Abbildung 1.5 zeigt eine adulte Waldspitzmaus.



Abb. 1.5: *Sorex araneus*, mit freundlicher Genehmigung von kleinsaeuger.at

Sorex araneus (Sa) ist in der Paläarktis verbreitet, nördlich bis zur Arktischen Küste, östlich bis zum Baikalsee, findet sich aber nicht in trockener Steppe und Wüstenzonen (Andera, 1999). In Europa zeigt

sie eine weite Verbreitung, ist aber in Irland, den Äußeren Hebriden, Shetland, den meisten Teilen Frankreichs und der Mittelmeer-Zone sowie dem südlichen Balkan nicht zu finden (Andera, 1999), isolierte Populationen werden in den Pyrenäen und dem Zentralmassiv beobachtet. In Deutschland kommt sie in geeigneten Biotopen häufig vor (Grimmberger, 2014). Abbildung 1.6 zeigt die Verbreitung von *Sa* in Europa.



Abb. 1.6: Verbreitung *Sorex araneus*, IUCN Red List of Threatened Species, Version 2019-2.

Als Insektenfresser ist *Sa* auf Habitate angewiesen, die ganzjährig eine Nahrungsquelle bieten, und lässt sich daher nicht in Gebieten mit trocken-heißen Sommern oder Trockenzeiten finden (Kirkland, 1985). Sie wird in Deutschland häufig an feuchten Standorten, in Uferbereichen fließender oder stehender Gewässer sowie auf Brachflächen oder Ruderalfluren gefangen und bevorzugt Habitate mit Totholz, Hochstauden und einer dichten Krautschicht (Turni, 2005b). Als anpassungsfähige Art kann sie aber auch trockene Standorte besiedeln (Kraft, 2008).

Die geringe Körpergröße bedingt einen hohen Nahrungsbedarf, sie verzehrt am Tag 80-90% des eigenen Körpergewichtes, was über 570 Beutetieren entspricht (Resch und Resch, 2019c). Um diesen Bedarf zu decken, greift sie auf verschiedene Nahrungsquellen zurück: Eine große Bandbreite von wirbellosen Tieren, v.a. Regenwürmer, Nackt- und Gehäuseschnecken, Käfer, Spinnen Asseln und Insektenlarven werden als Beute aufgenommen, die meisten zwischen 6-10 mm groß, Tausendfüßer und bestimmte Gastropoden (z.B. *Arion hortensis*) werden nicht verzehrt (Churchfield und Searle, 2008a). Gelegentlich werden grüne Pflanzenteile und Samen aufgenommen, im Winter wird auch Aas verzehrt (Turni, 2005b). Der ständige Bedarf an Nahrung bewirkt, dass die Waldspitzmaus täglich 9-15 Aktivitätsperioden mit nur kurzen Pausen durchläuft, Hungerperioden von nur zwei Stunden können schon eine lebensbedrohliche Schwächung bedeuten (Turni, 2005b).

Der Aktionsraum ist größer als das eigentliche Territorium und variiert abhängig von Jahreszeit, Populationsdichte, Qualität des Habitates sowie Geschlecht und Alter des Tieres von 360-630 m², kann aber bis zu 2800 m² betragen (Turni, 2005b, Churchfield und Searle, 2008a). Die Waldspitzmaus zeigt auch unter Artgenossen ein sehr aggressives Verhalten, schon kurz nach dem Absetzen vom Muttertier, 22 bis 25 Tage nach der Geburt, sucht sie nach eigenen Territorien, die ein Überleben im Winter ermöglichen. Die Tiere erreichen meist erst im nächsten Frühjahr (März/April) Geschlechtsreife, Männchen ein wenig früher als Weibchen, die Paarungszeit dauert von April bis September (Churchfield und Searle, 2008a). Die Mortalitätsrate in den ersten zwei Monaten erreicht um die 50%, die Wintersterblichkeit kann über 80% betragen (Resch und Resch, 2019c). Die Lebensdauer wird mit 15-18 Monaten angegeben.

Entsprechend der Paarungs- und Fortpflanzungszeit erreicht die Populationsdichte im Sommer einen Höhepunkt und fällt im Herbst und im Winter ab. Im Sommer konnten Dichten von 43-98 Individuen/ha auf Grünland beobachtet werden, im Winter liegen die Dichten bei 5-27 Tiere/ha (Churchfield und Searle, 2008a). Die Populationsdynamik unterliegt verschiedenen Faktoren und wird v.a. von Nahrung, Habitatstruktur, den klimatischen Gegebenheiten sowie innerartlicher Konkurrenz und Vorhandensein von Fressfeinden beeinflusst (Turni, 2005b).

Als Ektoparasiten werden Flöhe, *Palaeopsylla soricis* und *Doratopsylla dascycnema* ausschließlich auf Spitzmäusen, Milben und Larvalstadien von Zecken auf *Sa* gefunden (Churchfield und Searle, 2008a). Vor allem als Wirt für *Ixodes trianguliceps* spielen Spitzmäuse eine große Rolle, Bown et al. (2011) konnten zeigen, dass auf Waldspitzmäusen sechsmal mehr Larven dieser Zeckenart zu finden waren als auf Wühlmäusen (*Microtus agrestis*), Nymphen fanden sich ausschließlich auf *S. araneus* (Bown et al., 2011). Da *Ixodes trianguliceps* als Hauptvektor für *Anaplasma phagocytophilum* angesehen wird (siehe Kapitel 1.6.3) und in Blutproben von *S. araneus* *Anaplasma phagocytophilum* und *Babesia microti* nachgewiesen werden konnten, stellt die Waldspitzmaus einen wichtigen Reservoirwirt für zeckenübertragene Pathogene dar (Bown et al., 2011).

1.3.4. *Sorex minutus* Linnaeus, 1766

Die zweite Spitzmausart, die bei der Beprobung beobachtet werden konnte, ist die Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* (*Sm*). Sie gehört ebenso wie die Waldspitzmaus zur Familie der Soricidae, Unterfamilie Soricinae. Mit einer Kopf-Rumpf-Länge von 42-65,5 mm und einem Gewicht von 2,5-8 g ist sie das kleinste Säugetier nördlich der Alpen und eines der kleinsten Säugetiere der Welt (Nagel und Nagel, 2005, Grimmberger, 2014). Äußerlich fallen die spitze Schnauze und der lange Kopf auf, die Ohren sind durch Fell abgedeckt, der Rücken dunkelbraun bis schwärzlich glänzend, unscharf zur helleren, grau-braunen Unterseite abgegrenzt (Nagel und Nagel, 2005). Der Schwanz ist relativ dick und mit 32-46 mm recht lang (Churchfield und Searle, 2008b). Abbildung 1.7 zeigt eine adulte Zwergspitzmaus.



Abb. 1.7: *Sorex minutus*, mit freundlicher Genehmigung von kleinsaeuger.at

Ihre Verbreitung erstreckt sich über Eurasien, von Portugal im Westen bis zum Baikalsee in Sibirien, nördlich wird sie jenseits des Polarkreises beobachtet (IUCN red list, www.iucnredlist.org). In Süd-Asien gibt es Vorkommen in nord-westlichen Provinzen Pakistans und aus Kashmir in Indien (IUCN red list, www.iucnredlist.org). Innerhalb Europas ist sie in den meisten Ländern zu finden, mit Ausnahme der südlichen Iberischen Halbinsel, den Mittelmeer-Küsten und Inseln sowie den Atlantischen Inseln nördlich von Schottland (Hutterer, 1999). In Deutschland lässt sie sich in geeigneten Habitaten flächendeckend finden. Durch ihre hohe Körpertemperatur von 37-39° C ist sie in der Lage, auch extrem kalte Lebensräume zu besiedeln (Nagel und Nagel, 2005). Abbildung 1.8 auf der nächsten Seite zeigt ihre Verbreitung innerhalb Europas.

Wie die Waldspitzmaus bevorzugt sie halbfleuchte Standorte mit grasigem, aber auch krautigem Unterwuchs und Hochstauden, kommt aber auch mit sehr feuchten oder eher trockenen Verhältnissen zurecht (Nagel und Nagel, 2005, Churchfield und Searle, 2008b). Neben Waldhabitaten lässt sie sich auch in Feuchtgebieten mit Schilf und Röhricht, Bruchwäldern, Waldrändern, Ödland und in Mooren finden (Nagel und Nagel, 2005, Grimmberger, 2014). Sofern sie sympatrisch mit der Waldspitzmaus vorkommt, besetzen beide Arten unterschiedliche ökologische Nischen. Während *Sa* überwiegend in Bodengängen lebt und nur etwa 20% der Aktivitätszeit überirdisch verbringt, hält sich *Sm* deutlich mehr am und über dem Boden auf (Hutterer, 1990).

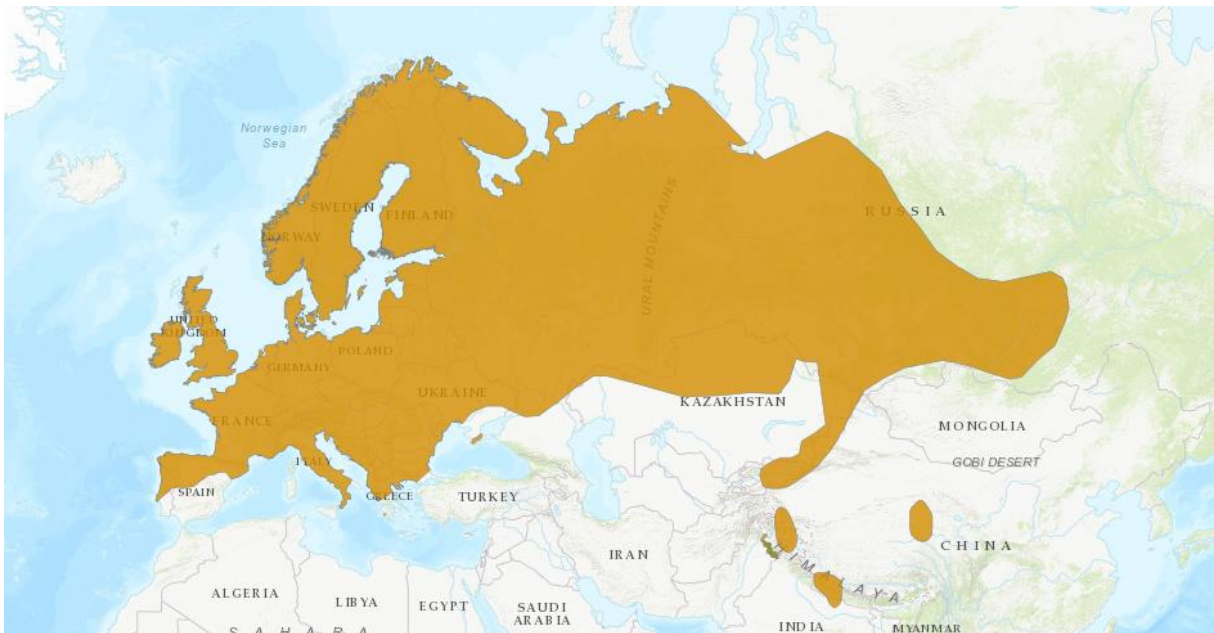


Abb. 1.8: Verbreitung *Sorex minutus*, IUCN Red List of Threatened Species, Version 2019-2.

Ihre Nahrung besteht aus Käfern, Spinnen, Asseln, Wanzen, Milben, Weberknechten, Hundertfüßern und Schmetterlingslarven, aber auch Aas oder jungen Mäusen (Hutterer, 1990), Regenwürmer frisst sie im Gegensatz zur Waldspitzmaus nicht. Wie bei dieser ist der Nahrungsbedarf hoch, die tägliche Menge, die aufgenommen werden muss, liegt bei 100-160% der Körpergewichtes (Grimmberger, 2014). Sie zeigt sich bezüglich der Nahrungsspektrums flexibel und passt sich in der Auswahl an die aktuelle Verfügbarkeit an: Bei Massenvermehrung des Borkenkäfers (*Ips typographus*) kann dieser die Grundnahrung bilden (Nagel und Nagel, 2005).

Zwergspitzmäuse sind tagsüber und nachts aktiv, mit nur kurzen Ruhepausen, zeigen aber gegenüber der Waldspitzmaus eine verstärkte Aktivität am Tag und einen regelmäßigeren Wechsel zwischen Aktivitäts- und Ruhephasen (Churchfield und Searle, 2008b). Sie zeigen sich als gute Kletterer und v.a. Jungtiere springen sehr häufig, der Schwanz wird dabei als Stütz- und Balanceorgan eingesetzt (Hutterer, 1990).

Die Reviergröße kann erheblich schwanken, es wurden Territorien von 150 bis etwa 1900 m² beobachtet, wobei im Frühjahr (März) deutlich größere Reviere markiert werden als im Sommer (Juli), eine Ursache dafür wird im Nahrungsangebot gesehen, dass im Winter und Frühjahr geringer ausfällt (Nagel und Nagel, 2005). Mit Einsetzen des Frühjahrs erreichen die überwinterten Jungtiere die Geschlechtsreife, die Paarungszeit erstreckt sich von April bis Oktober. Trächtigkeit von Weibchen, die im gleichen Kalenderjahr geboren wurden, wird selten beobachtet, Weibchen können aber mehrere Würfe pro Jahr haben (Churchfield und Searle, 2008b). Da die Lebensdauer nur 13-16 Monate beträgt und die höchste Sterblichkeit vom zweiten bis vierten Lebensmonat beobachtet wird (Churchfield und Searle,

2008b), ist eine Überwinterung adulter Tiere unwahrscheinlich, am Ende eines Jahres besteht die Population nur aus Jungtieren des selben Jahres (Nagel und Nagel, 2005).

Die Populationsdichten sind für die Zwergspitzmaus geringer als für die Waldspitzmaus und reichen je nach Habitat von 4 bis 42 Tieren/ha, mit Maxima im Sommer und Herbst und geringsten Dichten im Winter und Frühling.

Auch die Zwergspitzmaus ist Wirt für eine Reihe von Ektoparasiten, wie Flöhe, Milben und Zecken, so wurden *I. ricinus* und *I. trianguliceps* auf dieser Art gefunden (Churchfield und Searle, 2008b, Tretyakov, 2018). Damit ist auch diese Kleinsäugerart in die Dynamik zeckenübertragener Pathogene involviert.

1.4 Zecken

1.4.1 Taxonomie

Der Stamm der Arthropoden gilt mit über 1,5 Mio. beschriebener Arten als größter Stamm im Tierreich, dem rund 80% aller bisher klassifizierten Tierarten zugeschrieben werden (Zhang, 2013). Dem einzigen rezenten Unterstamm der Chelicerata werden sechs Klassen zugeordnet, von denen die Klasse der Arachnida die umfangreichste darstellt. Innerhalb der Unterklasse der Acari umfasst die Ordnung der Ixodida nach Zhang (2013) 897 Arten, von denen fünf als ausgestorben geführt werden (Zhang, 2013). Da zwischenzeitlich weitere Arten beschrieben wurden, z.B. *Ixodes inopinatus* (Estrada-Peña et al., 2014), kann man davon ausgehen, dass bis zum jetzigen Zeitpunkt über 900 Arten dieser Ordnung bekannt sind (Pfäffle et al., 2013).

Zecken werden im Stamm der Arthropoda dem Unterstamm der Chelicerata zugeordnet und gehören zur Klasse der Spinnentiere (Arachnida) (Zhang, 2013). Milben und Zecken werden zur Unterklasse der Acari zusammengefasst. Nava (2009) untergliedert die Ordnung der Parasitiformes in die vier Unterordnungen der Ixodida, Holothyrida, Mesostigmata und Opilioacarida (Nava et al., 2009). Durden und Beati (2014) referieren Parasitiformes als Überordnung und Ixodida als Ordnung (Durden und Beati, 2014).

Folgt man der Taxonomie Navas vereint die Unterordnung Ixodida drei Familien, die Lederzecken (Argasidae), Schildzecken (Ixodidae) und die Nuttalliellidae. Schild- und Lederzecken unterscheiden sich deutlich voneinander, während das Rückenschild (Scutum) bei den Lederzecken ohne Chitin gebildet wird und dadurch weich, faltig und lederartig erscheint, bedeckt bei den Schildzecken ein skleroti-

siertes Rückenschild große Teile des Körpers. Die Familie der Ixodidae untergliedert sich in zwei Gruppen, den Prostriata mit dem Genus *Ixodes* und den Metastriata mit allen anderen Gattungen (Nava et al., 2009, Oliver, 1989). Abbildung 1.9 zeigt die taxonomische Einordnung der Zecken.

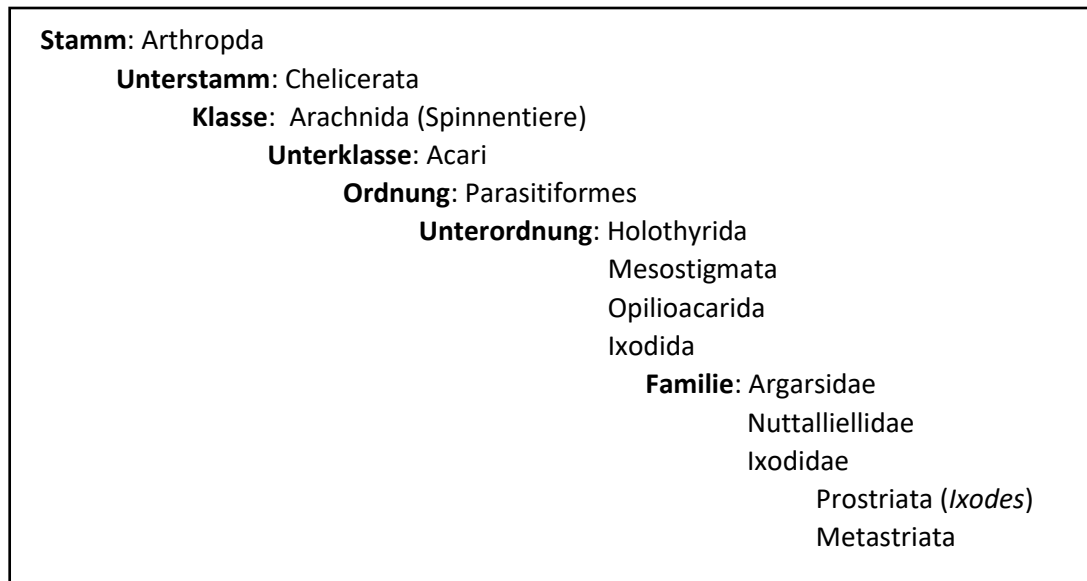


Abb. 1.9: Taxonomie nach Nava et.al., 2009

Von den 193 Arten der Lederzecken findet man zwei in Deutschland, *Argas reflexus* (Fabricius, 1794) mit dem Hauptwirt *Columbia livia* (Felsentaube) und *Argas vespertilionis* (Latreille, 1796), welche an Fledermäusen parasitiert (Petney et al., 2012a). Beide Arten können aber auch Menschen stechen, *A. vespertilionis* gilt als aggressive Art, die Menschen sogar attackieren kann (Petney et al., 2012a).

Von den 702 Arten der Ixodidae (Guglielmone et al., 2010) kommen 19 permanent in Deutschland vor, darunter 14 Arten der Gattung *Ixodes*, zwei der Gattung *Dermacentor*, zwei der Gattung *Haemaphysalis* und die Art *Rhipicephalus sanguineus* (Petney et al., 2012a, Petney et al., 2015). Weitere Arten werden gelegentlich in geringer Anzahl über Zugvögel oder Haustiere eingeführt, bilden aber keine stabilen Populationen.

Die Nuttalliellidae kommen in Deutschland nicht vor und werden deshalb in den weiteren Ausführungen nicht betrachtet.

1.4.2 Morphologie

Als obligat blutsaugende Ektoparasiten sind Zecken fast überall auf der Welt verbreitet (Sonenshine und Roe, 2014). Innerhalb der Arthropoda nehmen sie nicht nur wegen ihrer Mundwerkzeuge (Unterstamm Chelicerata, Zhang 2013), sondern auch wegen fehlender Antennen und reduzierter Segmentierung des Körpers eine Sonderstellung ein (Sonenshine und Roe, 2014). Zecken sind linsenförmige,

dorso-ventral abgeflachte Parasiten und je nach Stadium zwischen 0,5 mm und 20 mm groß. Die Blutmahlzeit verändert v.a. die Körperform der Weibchen erheblich, vollgesogen können sie eine Größe von bis zu drei Zentimeter erreichen (Stanek, 2009). Bei den Schildzecken (Abb. 1.10) bedeckt das sklerotisierte Rückenschild bei weiblichen Tieren nur den vorderen Teil des Körpers (bei männlichen die ganze Rückenfläche), die restliche mit Cuticula bedeckte Körperoberfläche kann sich während der Blutmahlzeit durch rasche Synthese enorm aufweiten (Petney et al., 2011, Sonenshine und Roe, 2014). Bei den Lederzecken (Abb. 1.11) ermöglicht die faltige Cuticula das Anschwellen des Idiosomas während der Blutmahlzeit (Sonenshine und Roe, 2014).



Abb.1.10: *Ixodes ricinus*, Weibchen dorsal
Quelle: <http://www.bristoluniversitytickid.uk>



Abb. 1.11: *Ornithodoros moubata*, dorsal
Quelle: https://www.cdc.gov/dpdx/ticks/images/5/O_moubata_Occi.jpg

Äußerlich sind zwei Regionen deutlich zu unterscheiden, das Capitulum mit den Mundwerkzeugen und den Palpen, sowie das Idiosoma mit den inneren Organen und bei adulten Tieren der Geschlechtsöffnung (Petney et al., 2011). Das Idiosoma kann in einen vorderen Teil (Podosoma) mit den Beinpaaren und der Genitalöffnung und einen hinteren Teil (Opisthosoma) mit Atemöffnungen („*spiracular plate*“) und Anus unterteilt werden (Sonenshine und Roe, 2014). Der basale Teil des Capitulum (Basis Capituli) trägt ein Paar bewegliche Cheliceren aus zwei Segmenten, ein paar Pedipalpen aus vier Segmenten und ein unbewegliches Hypostom mit nach hinten gerichteten Widerhaken (Hillyard, 1996). Die Mundwerkzeuge sind bei den Schildzecken von oben betrachtet bei allen Stadien sichtbar, bei den Lederzecken werden sie vom Podosoma bedeckt (Petney et al., 2011).

Die parasitische Lebensweise zeigt sich in der inneren Anatomie der Zecken, der Mitteldarm als Teil des Verdauungstraktes ist das größte Organ im Körper. Bei einer vollgesogenen Zecken füllt er das Innere des Körpers fast vollständig aus und dient neben der Verdauung auch als Speicherorgan für aufgenommenes Blut (Sonenshine und Roe, 2014). Das zweitgrößte Organ sind die Speicheldrüsen, traubenförmige Drüsen mit zahlreichen Läppchen in der anterolateralen Region des Körpers. Der produzierte Speichel ist eine Mischung aus blutgerinnungshemmenden Faktoren, Verdauungsenzymen,

entzündungshemmenden Stoffen und Proteinen zur Vasodilatation (siehe Kapitel 1.4.6). In adulten Zecken füllen die Geschlechtsorgane weitere Teile des Inneren aus, bei den Weibchen die Ovarien, bei den Männchen die Hoden mit den Begleitdrüsen (Sonenshine und Roe, 2014). Synganglion, Malphigische Gefäße und Tracheen stellen weitere wichtige Organe dar, alle werden von Hämolymphe umflossen.

1.4.3 Lebenszyklus

Alle Zecken weisen einen komplexen Entwicklungszyklus auf und durchlaufen (mit Ausnahme des Ei-Stadiums) drei Entwicklungsstadien, Larve, Nymphe und adultes Tier (männlich und weiblich) (Estrada-Peña, 2015). Die Ixodidae weisen nur ein Nymphen-Stadium auf im Gegensatz zu den Argasidae, die sich über zahlreiche Nymphen-Stadien entwickeln (Oliver, 1989). Alle Argasiden sind endophil, d.h. in ihrem Aktionsradius auf Nester der Wirte beschränkt, in deren direkter Nähe sie ihre Entwicklung vollziehen. Ihre Blutmahlzeit dauert nur eine kurze Zeit und findet für gewöhnlich nachts statt, gesogene Stadien lassen sich nach der Blutaufnahme noch im Nest des Wirtes von diesem abfallen (Estrada-Peña, 2015). Innerhalb der Ixodidae findet man nur wenige Arten, die endophil sind, die meisten befinden sich bei der Wirtssuche außerhalb der Wirtsnester auf der Vegetation und sind damit den klimatischen Bedingungen des jeweiligen Habitats ausgesetzt. Die aufwändige Wirtssuche bedingt eine lang andauernde Blutmahlzeit, die mehrere Tage währt und während der eine große Menge an Blut aufgenommen wird (Estrada-Peña, 2015, Oliver, 1989).

Alle Stadien der Ixodidae müssen nach dem Schlüpfen aus dem Ei eine Blutmahlzeit aufnehmen um die Entwicklung zum nächsten Stadium vollziehen zu können. Die meisten lassen sich vom Wirt abfallen bevor der Häutungsprozess beginnt, weibliche Tiere legen Eier ab und sterben im Anschluss (Petney et al., 2011). Jede Blutmahlzeit dauert einige Tage bis zu einer Woche, die parasitische Phase der Ixodidae umfasst damit nur eine sehr geringe Zeitspanne des gesamten Lebenszyklus (Kahl und Petney, 2019). Bei den meisten Arten der Ixodidae nimmt jedes Stadium die Blutmahlzeit an einem neuen Wirt ein, es handelt sich dann um dreiwirtige Lebenszyklen. Es kann aber auch vorkommen, dass Larve und Nymphe auf dem gleichen Wirt die Blutmahlzeit einnehmen und die Entwicklung zum adulten Tier auf dem Boden stattfindet, wonach ein zweiter Wirt aufgesucht wird. Bei etwa 12 Arten der Ixodidae tritt dieser zweiwirtige Zyklus auf (Petney et al., 2011). Ungefähr die gleiche Anzahl an Arten vollzieht sogar nur einen einwirtigen Zyklus, bei dem alle Blutmahlzeiten und Häutungen auf einem Wirt stattfinden und nur das vollgesogene Weibchen sich zur Eiablage auf den Grund fallen lässt. Die meisten ein- oder zweiwirtigen Zecken sind auf dieses Entwicklungsschema festgelegt, einige wenige zeigen sich aber flexibel und können unter bestimmten Bedingungen einen zwei- oder einwirtigen Zyklus aufweisen, *Hyalomma scupens* z.B. zeigt dieses flexible Muster (Oliver, 1989). Auch dreiwirtige Zecken können

gelegentlich einen Zyklus mit nur zwei Wirten entwickeln, er kann bei einigen Arten der Gattung *Hyalomma* beobachtet werden.

Abbildung 1.12 zeigt den Lebenszyklus einer dreiwirtigen Zecke.

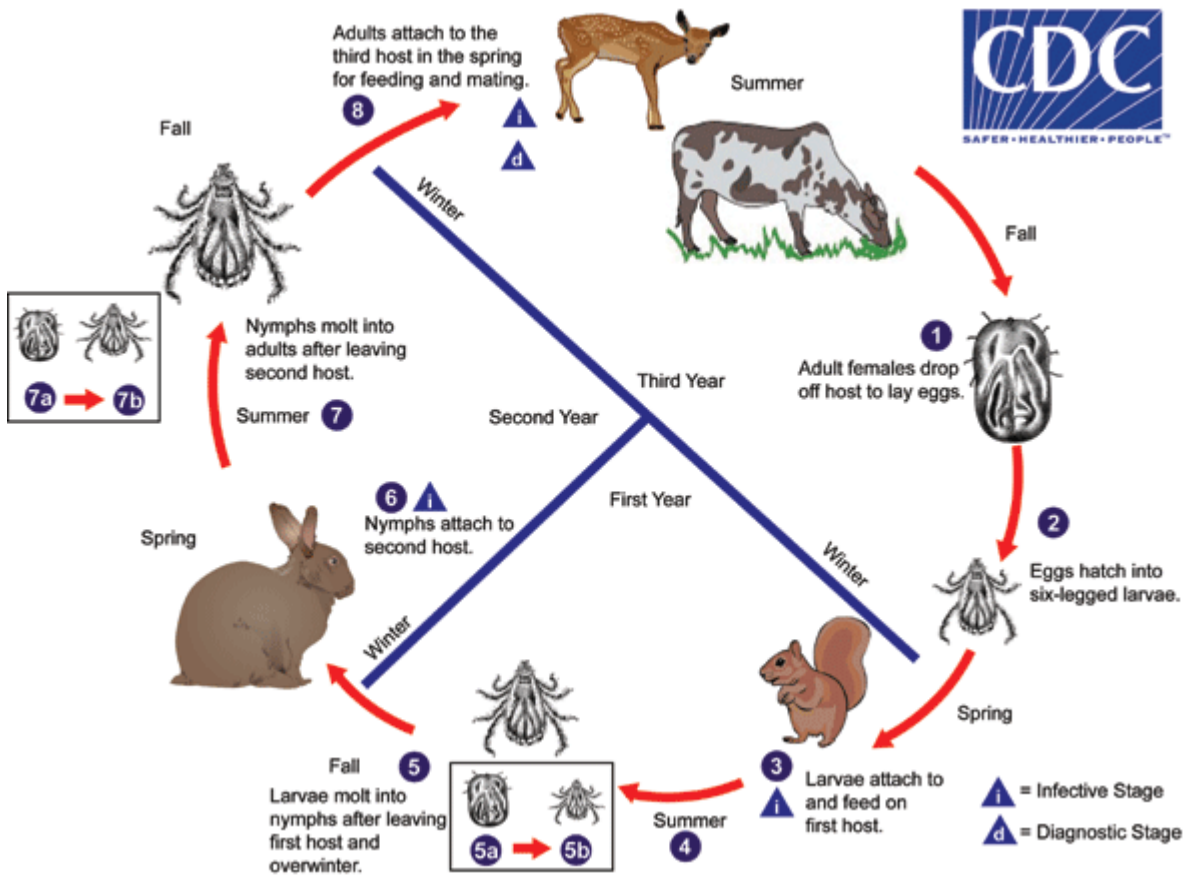


Abb.1.12: Lebenszyklus einer dreiwirtigen Zecke,
 Quelle: www.cdc.gov/dpdx/ticks/modules/three_host_tick_LifeCycle.gif

Nachdem das Weibchen die Blutmahlzeit am Wirt eingenommen hat, lässt es sich abfallen und beginnt mit der Eiablage, die gewöhnlich im Herbst stattfindet. Aus dem Ei schlüpft eine Larve, die den ersten Wirt aufsucht, bei dem es sich um ein kleineres Säugetier handelt. Hat die Larve sich vollgesogen, fällt sie vom Wirtstier ab und häutet sich zur Nymphe. Dieses Stadium sucht sich den zweiten Wirt für die Blutmahlzeit, ebenfalls kleinere Säugetiere. Vollgesogen wird der Wirt verlassen und die Entwicklung zum adulten Tier beginnt. Dieses sucht den dritten Wirt auf, üblicherweise größere Herbivoren (Petney et al., 2011), wonach das adulte Weibchen sich abfallen lässt und Eier ablegt (Abb. 1.12). Die Männchen der Gattung *Ixodes* benötigen zwar keine Blutmahlzeit, aber in Laborversuchen konnte gezeigt werden, dass die Platzierung von Weibchen und Männchen auf dem Wirt die Paarung und das Vollsaugen des Weibchens garantiert (Allan, 2014).

Die Entwicklung von einem Stadium zum anderen kann durch eine Diapause unterbrochen werden, in welcher der Stoffwechsel gedrosselt und die Entwicklung verzögert wird. Es wird zwischen der Verhaltensdiapause und der morphogenetischen Diapause unterschieden. Die Verhaltensdiapause ist vom Fettgehalt der Zecke abhängig und an eine kritische Tageslänge (nicht absolute Tagesdauer) gekoppelt (Randolph, 2004). Sie führt zu einer Unterbrechung der Wirtssuche. Die morphogenetische Diapause tritt nur zwischen den Stadien auf, Embryogenese, Häutung oder Eiablage werden verzögert. Ihre Länge variiert und hängt von den Umweltbedingungen ab, sie wird durch Photoperiode oder Temperatur ausgelöst (Randolph, 2004). Über die Diapause wird der Lebenszyklus mit den jeweiligen klimatischen Bedingungen synchronisiert. In jeder Zeckenart tritt nur eine Form der Diapause auf, sie kann nur in einem oder in allen Stadien vorkommen (Oliver, 1989).

Der Lebenszyklus der Argasidae beginnt nach Eiablage auch mit einem Larvenstadium, wird dann aber durch 2-8 Nymphenstadien fortgesetzt, wobei die Anzahl der Stadien sowohl innerhalb als auch zwischen Arten variiert (Oliver, 1989, Petney et al., 2011). Jedes Stadium fällt nach der Blutmahlzeit ab und sucht einen neuen Wirt auf. Es kann vorkommen, dass das Larvenstadium nicht an einem Wirt saugt, in der Untergattung *Alectorobitus* (Gattung *Ornithodoros*) nehmen die ersten Nymphenstadien keine Blutmahlzeit, bei der Gattung *Otobius* saugen die adulten Weibchen nicht (Petney et al., 2011). Ebenso ist die Saugdauer bei den Argasidae deutlich geringer, sie dauert nur einige Minuten bis wenige Stunden, dafür können manche adulten Tiere mehrere Blutmahlzeiten einnehmen und die Weibchen legen mehrere Ei-Paket ab (Oliver, 1989, Petney et al., 2011). Die Ei-Ablage erfolgt in einer geschützten Umgebung, z.B. in einem Wirts-Nest. In diesem schlüpft die Larve, die sich in der gleichen Umgebung noch den ersten Wirt sucht, an dem sie für eine Stunde bis wenige Tage eine Blutmahlzeit nimmt. Nach der Häutung zur Nymphe nimmt dieses Stadium eine kurze Blutmahlzeit oftmals am gleichen Wirt, normalerweise innerhalb nur einer Stunde (Petney et al., 2011). Das erste Nymphenstadium häutet sich ebenfalls in der geschützten Umgebung und sucht den nächsten Wirt auf, dieser Zyklus kann sich für bis zu acht Nymphenstadien wiederholen. Auch die Häutung zum adulten Tier geschieht im gleichen Habitat, dieses kann am gleichen Wirt saugen, auch mehrere Male, die Weibchen mancher Arten legen dann nach jeder Blutmahlzeit ein Ei-Paket (Petney et al., 2011). Die Anzahl der Eier, die von Zecken abgelegt wird, variiert von 2000 bis 10 000, vereinzelt 22 000 (Sonenshine und Roe, 2014), wobei eine Relation zwischen der Größe der Zecken, der aufgenommenen Blutmenge und der Ei-Anzahl besteht: mittelgroße Arten wie z.B. *Dermacentor* spp. legen 3000 bis 6000, kleinere Arten wie *Ixodes* spp. 250 bis 1000 Eier (Oliver, 1989).

Ein herausragendes Merkmal aller Zecken ist ihre Langlebigkeit, der Lebenszyklus der meisten Ixodida dauert mindestens ein Jahr, oft zwischen zwei und drei Jahren. Aufgrund der zahlreichen Nymphenstadien können die Argasiden eine Lebensspanne von bis zu 20 Jahren erreichen (Sonenshine und Roe

2014). In der Natur wird die Dauer des Lebenszyklus durch die Jahreszeiten bestimmt und ist das Resultat eines komplexen Zusammenwirkens von Photoperiode, Temperatur, Feuchtigkeit sowie Verfügbarkeit von Wirten und Geschlechtspartnern (Oliver, 1989). Zecken in tropischen Regionen sind in der Lage drei bis vier Generationen pro Jahr zu produzieren, bei Zecken in gemäßigten Regionen entwickelt sich eine Generation pro Jahr, für Zecken in kalten Klimaten kann die Ausbildung einer neuen Generation ein bis drei Jahre dauern.

1.4.4 Phänologie

Da die parasitische Phase der meisten Zecken nur kurz andauert, sind Zecken einen Großteil ihres Lebenszyklus den gegebenen Umweltbedingungen des jeweiligen Habitates ausgesetzt. Somit unterliegen Zecken mit den Faktoren Temperatur, Luftfeuchte, Sättigungsdefizit und Tageslänge zum einen generellen Bedingungen, zum anderen spielen diese Faktoren eine Rolle, indem sie z.B. durch Art der Vegetation, Vorhandensein von Laubstreu, der Bodenbeschaffenheit ein bestimmtes Mikroklima schaffen, das förderlich oder hemmend auf eine Zeckenpopulation wirken kann (Petney et al., 2011). Arten, die endophiles Verhalten zeigen, sind unabhängiger von Umweltbedingungen und können deshalb Habitate in trockeneren oder wärmeren Gebieten besiedeln, wie es bei vielen Argasiden der Fall ist (Oliver, 1989).

Zecken haben vielfältige Strategien entwickelt, ihr Überleben während der Wirtssuche zu sichern. Wasserverlust aufgrund von Verdunstung wird z.B. sehr effektiv durch eine ölige Schicht auf der Kutikula, ein unregelmäßiges Öffnen der respiratorischen Stigmen oder durch Abgabe von Guanin als Exkretionsprodukt (geringerer Wasserverlust bei Elimination) reduziert. Daneben sind Zecken in der Lage, Wasser aus einer Feuchtigkeits-gesättigten Umgebung direkt aufzunehmen, indem sie das Hypostom mit hygroskopischen Sekreten aus den Speicheldrüsen benetzen (Sonenshine und Roe, 2014). Dehydrieren Zecken während der Wirtssuche zu stark, steigen sie in tiefere Schichten, v.a. in die Laubstreu hinab, um dort Wasserdampf aufzunehmen. Die jahreszeitlichen Aktivitäten von Zecken sind durch abwechselndes Auf- und Absteigen in der Vegetation gekennzeichnet, abhängig von Umgebungstemperatur und Wasserverlust der Zecken (Estrada-Peña, 2015). Temperatur und Luftfeuchte sind damit zwei wichtige Faktoren, die sich auf die Aktivität von Zecken auswirken.

Die Abhängigkeit von verschiedensten Umweltfaktoren führt zu einer Phänologie, die für jede Zeckenart im jeweiligen Habitat charakteristisch ist. *I. ricinus* zeigt in manchen Teilen Europas, in Nord-England und Schottland ein bimodales Aktivitätsmuster, mit einem gehäuften Auftreten wirtssuchender Zecken im Frühjahr und einem zweiten, allerdings schwächeren Peak im Herbst, während in Süd-England und Irland alle Stadien ein unimodales Aktivitätsmuster aufweisen (Abb. 1.13, nächste Seite).

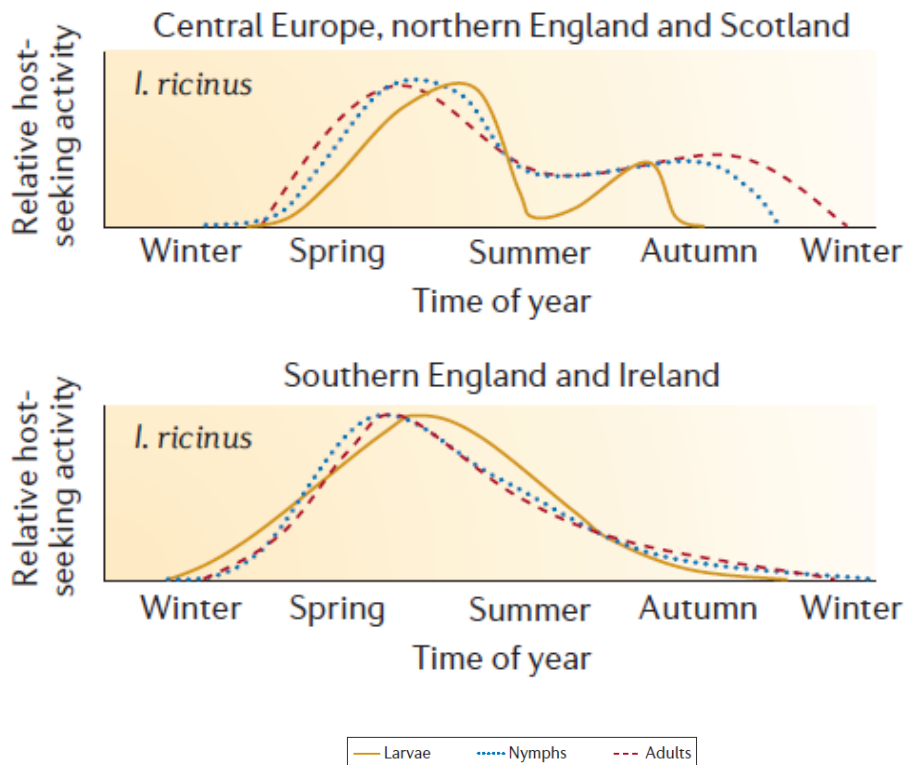


Abb. 1.13: Schema zum Aktivitätsmuster (Wirtssuche) aller Stadien von *I. ricinus* in verschiedenen Regionen. (Kurtenbach et al., 2006, S. 662)

Eine Langzeit-Studie aus Spanien zur Populationsdynamik von *I. ricinus* zeigte einen deutlich abgegrenzten Peak für Larven im Juli/August, Nymphen wiesen zwei Aktivitätsmaxima im Frühjahr (Mai/Juni) und Herbst (August/September, geringer als im Frühjahr) auf, während für Adulte auch ein bimodales Muster allerdings mit höherem Peak im Herbst ermittelt werden konnte (Estrada-Peña et al., 2004). Auf die verschiedenen Aktivitätsmuster der jeweiligen Zeckenarten wird im weiteren Verlauf dieser Arbeit (Kapitel 1.5) eingegangen.

1.4.5 Wirtsspezifität und Wirtsfindung

Neben den klimatischen und mikroklimatischen Bedingungen im jeweiligen Habitat prägen v.a. das Vorhandensein und die Abundanz geeigneter Wirte das saisonale Auftreten und damit die Phänologie von Zecken (Estrada-Peña, 2015). Die Wirtsspezifität zeigt dabei alle Abstufungen: Die meisten endophilen Arten sind streng wirtsspezifisch, viele Argasiden oder Ixodidae saugen an einer bestimmten Gruppe, z.B. einige Argasiden nur an Fledermäusen oder *Ixodes*-Arten nur an großen Wiederkäuern, weitere sind wenig wirtsspezifisch und können an Eidechsen, Vögeln, Kleinsäugetern oder größeren Säugern (Schafen) oder sogar dem Menschen saugen, wie z.B. *I. scapularis* (Sonenshine und Roe 2014). In den Gattungen *Ixodes* und *Amblyomma* findet man zahlreiche Arten, die geringe Wirtsspezifität aufweisen und von 50-60 verschiedenen Wirbeltierarten abgesammelt wurden (Oliver, 1989). Innerhalb

der Argasiden saugen nur wenige Arten an Reptilien, innerhalb der Ixodiden findet man Reptilien als Wirte v.a. bei den Gattungen *Aponomma* und *Amblyomma*, *Haemaphysalis* und *Hyalomma* parasitieren so gut wie nicht an Reptilien, von den höher entwickelten Rhipicephalinae parasitiert keine Art an Reptilien (Oliver, 1989).

Eine deutlich größere Anzahl an Zecken nutzt Vögel als Wirte für die Blutmahlzeit. Eine hohe Anzahl von Arten der Gattung *Argas* ist streng wirtsspezifisch für Vögel und auch unter den *Ixodes*-Arten finden sich zahlreiche, die ausschließlich an Vögeln Blut saugen. Keine Art der Gattung *Aponomma* parasitiert an Vögeln, Arten der Gattung *Hyalomma* finden sich gelegentlich auf Vögeln, sind aber nicht wirtsspezifisch (Oliver, 1989), auch Rhipicephalinae sind es nicht, manche Arten wurden aber ebenfalls gelegentlich auf Vögeln gefunden.

Dagegen findet sich mindestens eine Art aus jeder Zecken-Gattung, die an Säugetieren parasitiert (Oliver, 1989), Säuger stellen die weitaus größte Gruppe der Wirte dar. Für Rhipicephalinae und *Hyalomma* sind sie Hauptwirte, die Mehrheit von *Ixodes* und *Haemaphysalis* lässt sich auf Säugern finden. Unter den Argasiden nutzen die meisten *Ornithodoros*-Arten Säugetiere als hauptsächliche Blutquelle, eine Art (*Nothoaspis reddelli*) und zehn *Antricola*-Arten sind wirtsspezifisch für Fledermäuse (Oliver, 1989). Auch in anderen Familien finden sich zahlreiche Arten, die auf Fledermäuse als Wirte beschränkt sind. Innerhalb der Säugetiere nehmen die Rodentia die zentrale Rolle als Wirte ein, etwa die Hälfte der Larval- und Nymphstadien aller Ixodidae parasitiert an ihnen (Oliver, 1989).

Zecken sind in ihrem Bewegungsradius generell limitiert (Petney et al., 2012b) und können hinsichtlich ihrer Wirtsfindungsstrategie in drei Gruppen eingeteilt werden: streng endophile Zecken wie *I. hexagonus* haben den geringsten Aktionsradius und finden sich nur in den Nestern ihrer Wirte, Arten der Gattungen *Amblyomma* oder *Hyalomma* bewegen sich aktiv im Gelände, Zecken der dritten Gruppe warten auf der Vegetation sitzend auf ihren Wirt, wie z.B. *I. ricinus* oder *D. reticulatus* (Petney et al., 2013). In einer Studie von Perret konnte allerdings gezeigt werden, dass Nymphen von *I. ricinus* unter günstigen mikroklimatischen Bedingungen wiederholt dazu fähig waren, Strecken von mehr als 9 m zu wandern (Perret et al., 2003). Zecken dieser Gruppe sind also in der Lage auch weite Entfernung bei der Suche nach geeigneten Plätzen zu überwinden.

Zecken, die in der Vegetation sitzend auf Wirte lauern, bewegen sich oftmals vertikal. Zum einen klettern sie bei für sie ungünstigen Bedingungen von der Vegetation abwärts in bodennahe Schichten, zum anderen suchen sie je nach Stadium in verschiedenen Höhen nach geeigneten Wirten. Larven von *I. ricinus* bewegen sich bis 20 cm Höhe auf der Vegetation, Nymphen bis etwa 40 cm, adulte kann man bis zu 80 cm über dem Boden finden (Stanek, 2005a), wobei alle Stadien auch in allen Höhenabstufungen gefunden wurden, von 10 bis 140 cm (Mejlon und Jaenson, 1997). Auf der Vegetation sitzend wird

das vordere Beinpaar ausgestreckt (Abb. 1.14), an dem sich die Sinnesorgane, Pulvilli, befinden, die modifizierte Tasthärchen darstellen.



Abb.1.14: *I. ricinus* Weibchen in Lauerstellung, Zecken-Radar, mit freundlicher Genehmigung von O. Kahl

Daneben verfügen Zecken über einen ausgeprägten Geruchssinn und nehmen auch kleinste Erschütterungen und Temperaturunterschiede in der Umgebung wahr (Wirtz, 2001). An den Tarsi des ersten Beinpaars befindet sich außer den Pulvilli auch das Haller'sche Organ (Abb. 1.15), welches den Antennen der Insekten entspricht und mit dem geringste Unterschiede in der CO₂-Konzentration der Umgebungsluft detektiert werden können (Petney et al., 2013).



Abb. 1.15: Haller'sches Organ am Tarsus des 1. Beinpaars, Bayerisches Landesamt für Gesundheit und Lebensmittelsicherheit (www.lgl.bayern.de), mit freundlicher Genehmigung von G. Hettche

In Kombination mit fettsäurehaltigen Fraktionen der Hautlipide lösen diese Schwankungen ein intensives Wirtssuchverhalten aus, im Umkreis von etwa fünf Meter werden außerdem Tritterschütterungen und Wärmeabstrahlungen potentieller Wirte wahrgenommen (Wirtz, 2001). In Laboruntersuchungen reagierten Zecken auch auf andere Bestandteile der Atemluft, wie z.B. H₂S, Aceton oder Lacton, die Wirksamkeit dieser Stimuli unter natürlichen Bedingungen konnte noch nicht getestet werden (Petney et al., 2013). Befindet sich die Zecke in Lauerstellung, führt die Wahrnehmung einer der Stimuli dazu, dass die Zecke sich am potentiellen Wirt festkrallt und ihn besiedelt.

1.4.6 Blutmahlzeit

Zecken sind „pool feeder“ (Nuttall et al., 2000, Sonenshine und Roe, 2014, Wikel, 2014), d.h. im Gegensatz zu den meisten anderen Arthropoden, die Blut aus Gefäßen oder verletzten Hautpartien aufnehmen, ritzen Zecken die Hautschichten des Wirtes mit ihren Cheliceren auf und verankern das Hypostom (Abb. 1.16) in der Haut. Das dabei aus verletzten Gefäßen strömende Blut bildet eine Lache („pool“), woraus die Zecken Blut aufnehmen. Bei Argasiden erfolgt die Blutmahlzeit sehr schnell, umfasst nur eine geringe Menge an Blut (Nuttall et al., 2000) und dauert nur wenige Minuten bis Stunden, bei Larven mancher Arten einige Tage (Sonenshine und Roe, 2014). Die Ixodidae sondern nach der Verankerung des Hypostoms eine zementartige Substanz aus ihren Speicheldrüsen ab, die eine langfristige Anhaftung am Wirt ermöglicht.

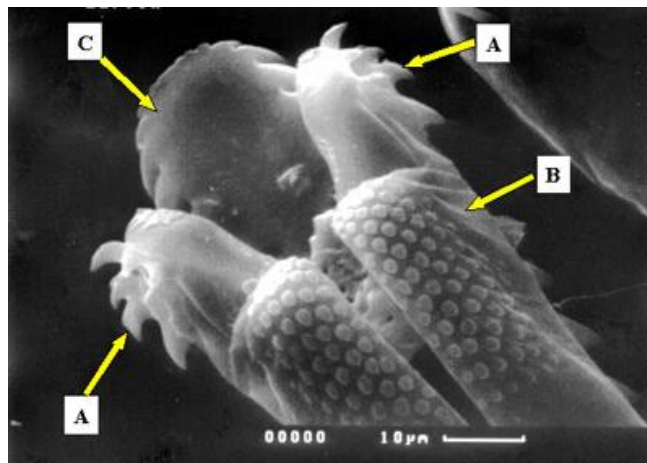


Abb. 1.16: Ansicht der Mundwerkzeuge, dorsal; (A) Cheliceren, (B) Chelicerenscheide, (C) Hypostom; Bayerisches Landesamt für Gesundheit und Lebensmittelsicherheit (www.lgl.bayern.de), mit freundlicher Genehmigung von G. Hettche

Den größten Teil des Saugaktes verbringen Ixodidae mit einer langsamen Phase, in der der Pool vergrößert und die Kutikula erweitert wird, um die enorme Blutmenge aufnehmen zu können. Erst etwa am letzten Tag des Saugaktes erfolgt eine schnelle Blutaufnahme, in der die größte Menge der Mahlzeit eingenommen wird (Nuttall et al., 2000). Der Saugakt besteht aus sich abwechselnden Phasen von Speichelabgabe und Blutaufnahme. Überschüssiges Wasser aus dem aufgenommenen Blut wird der Hämolymphe entzogen und über die Speicheldrüsen an den Wirt zurück gegeben (Sonenshine und Roe, 2014). Das tatsächliche Volumen, das aufgenommen wird, ist etwa zwei- bis dreimal so hoch wie das der vollgesogenen Zecke. An gleichwarmen Tieren saugen Larven der Ixodidae 3-7 Tage, Nymphen 4-8 Tage, Adulte 7-12 Tage, dienen Reptilien als Wirte, verlängert sich die Saugdauer (Sonenshine und Roe, 2014). Obwohl bei Argasiden ein Sekret aus Drüsen am ersten Coxa-Paar abgesondert wird, das

einen zusätzlichen Übertragungsweg für Spirochäten darstellt, bleibt die hauptsächliche Übertragungsart für Pathogene in Ixodidae und Argasidae die über den Speichel (Nuttall et al., 2000).

Um Reaktionen des Wirtes auf den Zeckenstich, wie Vasokonstriktion, Entzündungsreaktionen, Thrombus-Bildung oder Wundheilung zu verhindern, sind im Zeckenspeichel zahlreiche Substanzen enthalten, die den Blutfluss erhalten und ein Entfernen durch den Wirt (Putzverhalten) unterbinden. Gegen Vasokonstriktion werden z.B. Prostaglandine eingesetzt, Proteasen gegen Wundheilung, Ixodegrin oder das Protein Ir-CPI gegen Verklumpung von Thrombozyten, spezifische Proteine gegen angeborene oder erworbene Abwehrmechanismen sowie das Komplementsystem (Šimo et al., 2017). Daneben können die Substanzen des Zeckenspeichels einen nicht unerheblichen Einfluss auf die Übertragung von Pathogenen haben, sowohl von infizierten Zecken auf nicht infizierte Wirte als auch von infizierten Wirten auf uninfizierte Zecken (Nuttall et al., 2000).

Die durch Zeckenspeichel erleichterte Übertragung von Pathogenen („Saliva Activated Transmission“ (Nuttall) oder „Saliva Assisted Transmission“ (Šimo), SAT) wird durch die immunmodulatorischen Komponenten ausgelöst. Zuerst für Viren bewiesen, gelang mittlerweile auch der Nachweis von SAT für Bakterien wie *Rickettsia* spp. oder *Borrelia burgdorferi* sensu lato (Nuttall et al., 2000, Šimo et al., 2017). Das erste Protein des Zeckenspeichels, dessen Rolle für SAT bei *Bbsl* entdeckt wurde, war Salp 15, für das nachgewiesen werden konnte, dass es die Aktivierung der T-Lymphozyten und die Ausschüttung von Cytokinen unterbindet. Fehlt Salp 15, wird die Fähigkeit von Zecken, Spirochäten auf Mäuse zu übertragen, drastisch herabgesetzt (Šimo et al., 2017). In den Speicheldrüsen bindet Salp 15 über das Oberflächenprotein OspC an Spirochäten und verhindert dadurch die Inaktivierung der Bakterien durch Antikörper oder das Komplementsystem. Ein anderes Protein, Salp 20, das in *I. scapularis* nachgewiesen wurde, unterbindet die alternative Aktivierung des Komplementsystems, indem es an Properdin bindet und damit die Dissoziation der C3 Konvertase auslöst (Šimo et al., 2017). Das Molekül BIP unterdrückt die Proliferation der B-Lymphozyten und findet sich im Speichel von *I. ricinus*, wodurch die Übertragung von Borrelien auf den Wirt erleichtert wird. Für *A. phagocytophilum* konnte nachgewiesen werden, dass es die Expression des Salp 16 Genes während der Blutmahlzeit von *I. scapularis* induziert. Das Protein Salp 16 spielt eine Rolle für die Menge der aufgenommenen Pathogene und die Infektion der Zecke (Šimo et al., 2017).

Für die Blutmahlzeit der meisten Zecken lässt sich eine Rhythmisierung erkennen. Endophile Zecken passen den Verlauf ihrer Blutmahlzeit an die Aktivitätsphasen des Wirtes an, Zecken der Gattung *Boophilus* nehmen nachts die maximale Blutmenge auf, reduzieren die Menge gegen Morgen hin um sie am Tag fast gänzlich einzustellen. Sie weisen damit eine circadiane Rhythmik der aufgenommenen Blutmenge auf (Oliver, 1989). Auch die langsamer saugenden Ixodidae passen sich in ihrem Saugverhalten an den jeweiligen Wirt an.

Bei den Argasiden kann es vorkommen, dass die Ablage von Eipaketen ganz ohne vorherige Blutmahlzeit erfolgen kann, z.B. in *Argas persicus* und einigen *Ornithodoros*-Arten (Oliver, 1989).

1.4.7 Zeckenabundanz

Das Vorkommen von Zecken und die damit verbundene Bedeutung einer Zeckenart hängt von vielen Faktoren ab. *I. ricinus* gilt medizinisch gesehen als wichtigste Zeckenart in Deutschland und Europa (Jaenson et al., 1994, Petney et al., 2013). Diese Art weist ein weites Wirtsspektrum auf, kann auch am Menschen saugen und toleriert ein größeres Temperaturspektrum während der Entwicklung als andere Arten. Estrada-Peña (2006) definiert in seiner Studie neun ökologisch verschiedene Regionen („e-coregion“), in denen *I. ricinus* vorkommt (Estrada-Peña et al., 2006).

Die Abundanz einer Zeckenart hängt in großem Maße vom Vorhandensein geeigneter Wirte ab, wodurch Dichte und Phänologie einer Zeckenpopulation geformt werden (Estrada-Peña, 2015). Bestimmte Kleinsäuger-Arten spielen für die Larval- und Nymphenstadien eine entscheidende Rolle, Perez (2016) konnte zeigen, dass Mäuse der Gattung *Apodemus* stärker von Larven befallen waren als andere Rodentia und die Nymphenanzahl signifikant mit der Larvenanzahl des Vorjahres korreliert, wodurch die Bedeutung der Kleinsäuger als Wirte deutlich wird (Perez et al., 2016).

Geeignete Wirte sind an bestimmte Habitate gebunden. Die Lebensweise des Wirtes bestimmt die Bedingungen, die das Habitat erfüllen muss. Die Gestaltung des Habitates, z.B. durch Fragmentierung, nimmt Einfluss auf die Wirtstierfauna und damit auf die Zeckenabundanz. Die Fragmentierung von Waldgebieten korreliert z.B. positiv mit dem Vorkommen von Rötelmäusen (Perez et al., 2016), welche eine Resistenz gegen *I. ricinus* entwickeln. Der Ausschluss von Reh- oder Hirschpopulationen kann in kleineren Gebieten dazu führen, dass die Aktivität von Nymphen und adulten Weibchen und damit verbunden der Befall von Kleinsäufern ansteigt (Perkins et al., 2006). In einer Studie aus Belgien konnte gezeigt werden, dass die Abundanz von *I. ricinus* in Eichenwäldern höher ausfiel als in Kiefernwäldern und mit der Dichte der Strauchschicht zunahm (Tack et al., 2012b). Lauterbach et al. (2013) konnten in einer Dreijahres-Studie in Süddeutschland zeigen, dass die Aktivität (Wirtssuche) von Nymphen in jungen Wäldern höher ausfällt als in bewirtschafteten Wäldern (Nutzholz) oder Mastwäldern (Lauterbach et al., 2013). Die Rolle von Mastjahren wird unterschiedlich bewertet, Brugger et al. (2018) können in ihren Modellen einen Einfluss von Buchenmast auf die Nymphendichte von *I. ricinus* feststellen (Brugger et al., 2018), Littwin (2016) dagegen kann diesen Effekt nicht bestätigen (Littwin, 2016).

Bei Zeckenarten, die exophil sind, spielen klimatische und mikroklimatische Bedingungen eine große Rolle für die Abundanz, da diese Arten die meiste Zeit nicht am Wirt verbringen. Kritische Faktoren sind dabei Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Das Schlüpfen der Larven, als auch die Entwicklung von

einem Stadium zum anderen wird durch diese beiden Parameter beeinflusst (Petney et al., 2013), gerade das Mikroklima in dem betreffenden Habitat ist entscheidend. Dieses wird u.a. geprägt durch Art und Höhe der Vegetation, Dichte der Strauchschicht sowie der Laubstreu oder dem Bodentyp, mit bestimmter Fähigkeit Wasser zu speichern oder als interstitieller Rückzugsraum für die Zecken (Petney et al., 2013). Neben der Entwicklung unterliegt auch das Zeckenverhalten den beiden Faktoren, wobei die verschiedenen Stadien unterschiedlich reagieren. Perret et al. (2004) konnten für *I. ricinus* beobachten, dass der Anteil wirtssuchender adulter Zecken das ganze Jahr über höher lag als der von Nymphen, dass aber Adulte sich nach Trockenphasen erholen und ihre Populationsdichte wieder anstieg, was für Nymphen nicht zutraf (Perret et al., 2004). Der Einbruch der Nymphendichte in den Sommermonaten korrelierte mit dem Abfall der relativen Luftfeuchte. Den generellen Abfall in der Zeckendichte kontinuierlich über das ganze Jahr führt Perret auf einen Energieverlust im Jahresverlauf zurück, der durch Trockenheit verstärkt wurde (Perret et al., 2004).

Die Temperatur in Kombination mit Wetterbedingungen bestimmt auch die jahreszeitliche Abundanz von Zecken (Estrada-Peña, 2015), lange Perioden mit hohen Temperaturen im Sommer erhöhen v.a. zusammen mit dem Absinken der Luftfeuchte die Mortalität wirtssuchender Zecken, sehr tiefe Temperaturen im Winter können die Anzahl der im Boden überwinternden Zecken stark reduzieren. Auch kurzzeitige Änderung der klimatischen Bedingungen bewirken ein verändertes Auftreten von Zecken, in sehr milden Wintern können wirtssuchende Zecken ganzjährig aktiv sein (Dautel et al., 2008). Trotz zahlreicher Studien ist der Effekt von klimatischen Faktoren auf die Abundanz von Zecken bisher nicht völlig verstanden. Jahreszeitliche Schwankungen in Phasen, die kritisch für die Entwicklung von Zecken sind, scheinen aber größeren Einfluss auf Fitness und Abundanz zu haben als die Veränderung von Durchschnittswerten oder extreme Ausprägungen von klimatischen Variablen (Estrada-Peña, 2015).

1.5 Zeckenarten auf Kleinsäugetieren und der Vegetation im Bienwald

In der vorliegenden Arbeit wurden Schildzecken aus zwei Gattungen mit folgenden Arten entweder von Kleinsäugetieren oder der Vegetation abgesammelt: *Ixodes acuminatus*, *I. ricinus*, *I. trianguliceps*, *Dermacentor marginatus*, *D. reticulatus*. Im Weiteren werden diese Arten näher betrachtet.

1.5.1 *Ixodes ricinus* Linnaeus, 1758

In der Palearktischen Region zählt *I. ricinus* zu der am weitesten verbreiteten Zeckenart innerhalb der Gattung *Ixodes* (Estrada-Peña et al., 2017). Die Art kommt im Bereich von Nordafrika bis zum 65. Breitengrad Nord und 60. Breitengrad Ost vor (Jaenson et al., 1994, Dautel und Kahl, 1999; Abb. 1.17), in Deutschland ist sie flächendeckend verbreitet (Rubel et al., 2014). In zahlreichen Ländern Europas ist sie die am häufigsten beobachtete Zeckenart, neben Deutschland (Littwin, 2016, Schulz et al., 2014), wird sie auch in Schweden (Jaenson et al., 1994), Süd-Italien (Raele et al., 2018), Rumänien (Andersson et al., 2018), Groß-Britannien (Jameson und Medlock, 2011) und der Türkei (Kar et al., 2017) als häufigste Art angegeben.

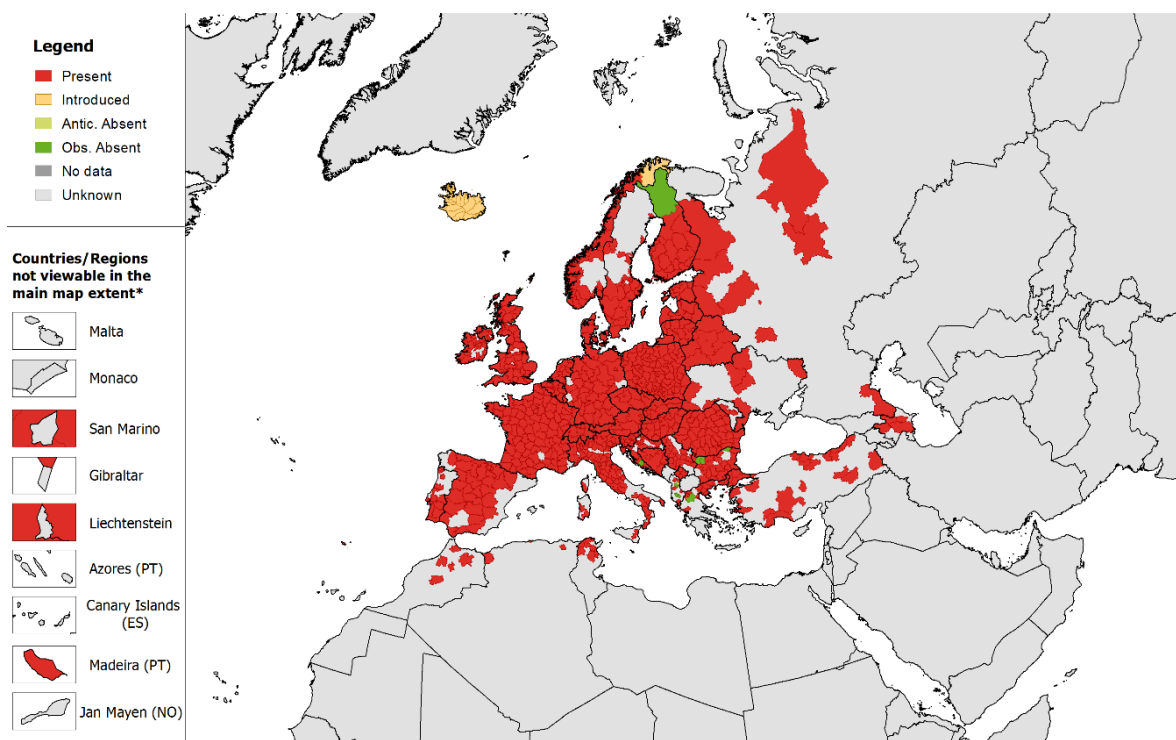


Abb. 1.17: Verbreitung von *Ixodes ricinus*, Stand August 2019
 European Centre for Disease Prevention and Control and European Food Safety Authority. Mosquito maps [internet].
 Stockholm: ECDC; 2018.

Im Jahr 2017 wurden wirtssuchende Exemplare von *I. ricinus* auch auf der Vegetation in Island nachgewiesen, die Vorkommen waren aber nur lokal und bilden keine Bestätigung für etablierte Populationen (Alfredsson et al., 2017). Wahrscheinlich wurden einzelne Zecken über Zugvögel eingeschleppt. Generell stellt *I. ricinus* eine Art dar, deren Verbreitung sich weiter ausdehnt (Strnad et al., 2017) und die in neuen Gebieten gefunden wird (z.B. Jaenson und Jaenson, 2012, Medlock et al., 2013, Petney et al., 2013). In der Schweiz und der Tschechischen Republik konnte sie in größeren Höhen als noch vor einigen Jahren nachgewiesen werden, in Dänemark expandiert diese Art weiter nordwärts (Medlock et al., 2013). Die Gründe dafür sind vielfältig und reichen über veränderte Flächennutzung, Umstellung

von Wald- und Forstwirtschaft, klimatische Veränderungen, Modifikation der Wirtstierfauna durch gewandeltes Wildtier-Management bis hin zu erhöhten Expositionsraten des Menschen aufgrund veränderter sozio-ökonomischer Faktoren (Rizzoli et al., 2014). Veränderte Verbreitung von Wirten und Veränderungen der Vegetation aufgrund anderer klimatischer Bedingungen führen außerdem dazu, dass die Abundanz dieser Art in endemischen Gebieten ansteigt (Medlock et al., 2013).

Das bevorzugte Habitat von *I. ricinus* sind strukturreiche sommergrüne Laub- und Mischwälder mit flächendeckender Krautschicht, da sie einen höheren Schutz vor Sonneneinstrahlung bieten und geringere Schwankungen in Temperatur und relativer Luftfeuchte aufweisen (Satz, 2010, Tack et al., 2012a, Del Fabbro et al., 2015), daneben ist die Art an Waldrändern, in Parkanlagen und Vorgärten zu finden (Petney et al., 2013). Für Nadelwälder konnten Tack et al. (2012) feststellen, dass die Abundanz in Kieferwäldern höher ausfällt als in Fichtenwäldern, aber auch in diesen Waldtypen die Krautschicht signifikant positiv mit dem Vorkommen aller Stadien korreliert (Tack et al., 2012a). Als exophile Zecke kann *I. ricinus* nur in solchen Habitaten überleben, in denen die relative Luftfeuchte des Mikroklimas dauerhaft nicht unter 80% fällt (Dautel und Kahl, 1999), in offenem Gelände leiden die Zecken unter Trockenheit, Grasflächen zeigen sich als weniger geeignete Habitate (Boyard et al., 2008).

Die Entwicklung von *I. ricinus* verläuft über vier Stadien, Ei, sechsbeinige Larve, achtbeinige Nymphe und achtbeinige adulte Weibchen und Männchen (Abb. 1.18).



Abb. 1.18: Stadien von *I. ricinus*: oben: Larve (links), Nymphe (rechts); unten, von links nach rechts: adultes Männchen und Weibchen, vollgesogenes Weibchen; ©ZHAW, Frank Brüderli.

Larve, Nymphe und adultes Weibchen müssen an geeigneten Wirten eine Blutmahlzeit nehmen, um sich weiterzuentwickeln, *I. ricinus* zählt zu den dreiwirtigen Zecken. Die Fettreserven von Larven sind

nach ca. zwei Monaten Wirtssuche aufgebraucht, Nymphen können länger in Lauerstellung verweilen (Randolph, 2014). Die parasitischen Phasen am Wirt dauern insgesamt nur wenig länger als zwei bis drei Wochen und erreichen damit kaum 1% der gesamten Lebensspanne dieser Art (Kahl und Petney, 2019). Hat die Blutmahlzeit stattgefunden, lässt sich das jeweilige Stadium vom Wirt abfallen und sucht eine Stelle, häufig in der Laubstreu, an der sie vor Besonnung und Austrocknung geschützt ist, und die eine ausreichend hohe relative Luftfeuchte (s.o.) bietet. Nur oberhalb der Grenze von 80-85% Luftfeuchte sind Zecken, ungesogen als auch gesogen, in der Lage, aktiv Wasser über hygrokopisches Speicheldrüsensekret aufzunehmen (Sonenshine und Roe, 2014, Kahl und Petney, 2019). Diese Fähigkeit ist entscheidend für die Langlebigkeit von *I. ricinus*. Die Art kann sogar einige Wochen unter Wasser überleben (Honzáková, 1971), aber Staunässe oder Luftfeuchtwerte oberhalb der Sättigung sind langfristig ungeeignet (Kahl und Petney, 2019).

Nach der Blutmahlzeit erfolgt die Häutung zum jeweils nächsten Stadium im Abstand von einigen Wochen bis wenigen Monaten, findet aber immer in warmer Jahreszeit, Mitte Juni bis Anfang Oktober statt (Kahl, 1989). Larven oder Nymphen, die im Frühjahr die Blutmahlzeit einnehmen, treten nach wenigen Monaten in die pharate Phase ein, solche Stadien, die im Frühsommer am Wirt saugen, beginnen schon nach wenigen Wochen mit der Häutung (Kahl und Petney, 2019). Wird die Blutmahlzeit von Larven oder Nymphen erst im Spätsommer eingenommen, erfolgt eine morphogenetische Diapause (siehe Kapitel 2.3.), die Häutung erfolgt erst im nächsten Jahr, was den Lebenszyklus deutlich verlängern kann (Kahl und Petney, 2019).

Larve und Nymphe von *I. ricinus* saugen an vielen verschiedenen Wirbeltier-Wirten und zeigen sich wenig spezifisch, in Deutschland parasitieren sie an fast allen Säugetier-, Vogel- und Reptilienarten (Petney et al., 2012a). Für adulte Zecken ist der Igel der kleinste Wirt, sie saugen ausschließlich an mittelgroßen bis großen Säugern (Dautel und Kahl, 1999, Kahl und Petney, 2019). Jaenson et al. (1994) listen für *I. ricinus* 59 Säugetier-Arten, 56 Vogelarten und zwei Reptilienarten als Wirte auf (Jaenson et al., 1994). Tabelle 1 (nächste Seite) gibt exemplarisch einen Überblick über Wirbeltierarten, an denen *I. ricinus* im Rahmen einer Studie in Portugal gefunden wurde.

Ordnung	Wirbeltier-Wirt	Stadium (L=Larve, N=Nympe, A=Adultus)
Rodentia	Muridae <i>Apodemus sylvaticus/ Mus spre- tus/ Mus musculus</i> <i>Rattus norvegicus/ Rattus rattus</i> Sciuridae <i>Sciurus vulgaris</i> Gliridae <i>Elyomis quercinus</i>	L, N, A / L L N / L, N N L
Lagomorpha	<i>Lepus capensis</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	A L, N, A
Insectivora	<i>Erinaceus europaeus</i> <i>Crocidura russula</i>	N, A L
Artiodactyla	Cervidae <i>Capreolus capreolus/ Cervus ela- phus/ Dama dama</i> Bovidae <i>Bos taurus/ Capra hircus/ Ovis aries</i> Suidae <i>Sus scrofa ferus</i>	A / A A A / A / A A
Carnivora	Mustelidae <i>Mustela nivalis/ Mustela putorius</i> <i>Martes foina</i> Felidae <i>Felis catus domesticus</i> Viverridae <i>Genetta genetta</i> Canidae <i>Canis lupus familiaris/ Canis lupus</i> <i>Vulpes vulpes</i> Herpestidae <i>Herpestes ichneumon</i>	A / A, N A A A L, A / A L, N, A N, A

Tab. 1: Wirbeltier-Wirte und Stadien von *I. ricinus*, nach Santos-Silva 2011

Alle Stadien von *I. ricinus* können auch am Menschen saugen (z.B. Petney et al., 2013).

Die Rolle von Wildschweinen als Wirte für adulte Zecken wird kontrovers gesehen, da das ausgedehnte Wühlen und Graben dieser Wirtsart das Anhaften aller Stadien erschwert (Dautel und Kahl, 1999), und die dicke Haut das Durchstechen für den Saugakt erschwert (Muders, 2015).

Dagegen stellt Rehwild (*Capreolus capreolus*) für adulte *I. ricinus* den Hauptwirt dar und bildet einen Schlüsselfaktor für den reproduktiven Erfolg dieser Art (Jaenson et al., 2012, Medlock et al., 2013). Es

lässt sich eine klare Korrelation zwischen dem Anstieg der Rehwild-Dichte und der Zeckendichte erkennen (Jongejan und Uilenberg 2004), Santos-Silva et al. (2011) weisen auf die außerordentliche Bedeutung dieses Wirtes für *I. ricinus* hin (Santos-Silva et al., 2011). Rehwild und *I. ricinus* zeigen ähnliche Habitatspräferenzen für Laub-Mischwälder mit einer dichten Krautschicht, besonders im Frühjahr und Sommer, parallel zu den Aktivitätsphasen der Zecken, äßen sie der kohlenhydratreichen Kost wegen eher in Laubwäldern (Tack et al., 2012b) und finden in diesem Habitat günstige Bedingungen für das Setzen der Jungtiere. Fehlen große Wildtiere als Wirte für die adulten Stadien, so werden auch größere Haustiere oder in städtischen Gebieten Igel oder Füchse befallen (Dautel und Kahl, 1999, Zintl et al., 2017).

Obwohl größere Säugetiere als Wirte für die adulten Zecken dienen, spielen Kleinsäuger eine entscheidende Rolle im Entwicklungszyklus von *I. ricinus* (z.B. Rosa et al., 2007, Mihalca und Sándor, 2013, Cull et al., 2017, Perez et al., 2017). Vor allem Gelbhalsmäuse (*Apodemus flavicollis*), Waldmäuse (*A. sylvaticus*) und Rötelmäuse (*Myodes glareolus*) gelten als wichtige Wirte, neben Insektenfressern wie *Sorex araneus* oder *S. minutus*. Dabei saugen v.a. Larven an diesen Kleinsäugetern (Cayol et al., 2017, Matuschka et al., 1991, Mysterud et al., 2015), da Kleinsäuger in vielen Regionen in hoher Anzahl vorkommen und sie in ihrer bodenbewohnenden Lebensweise auf wirtssuchende Larven stoßen (Perez et al., 2016). *Apodemus*-Arten zeigen einen höheren Befall mit Larven als *M. glareolus* (Matuschka et al., 1990, Tälleklint und Jaenson, 1997, Perez et al., 2016), außerdem sind die Larven nach der Blutmahlzeit schwerer und es entwickeln sich größere Nymphen aus ihnen (Tälleklint und Jaenson, 1997). Der geringe Saugerfolg an Rötelmäusen wird auf eine Resistenz-Entwicklung gegen *I. ricinus* zurückgeführt (Nilsson und Lundqvist, 1978, Dizij und Kurtenbach, 1995, Perez et al., 2016), die die Rolle dieser Kleinsäugerart als Nahrungsquelle für *I. ricinus* reduziert. Allerdings konnten Cayol et al. (2017) für Studiengebiete, in denen *M. glareolus* die häufigste Kleinsäugerart darstellt, aufzeigen, dass die Populationsdynamiken beider Arten eng miteinander verknüpft sind (Cayol et al., 2017). In einer Studie in Polen bevorzugten *I. ricinus*-Larven Rötelmäuse gegenüber Gelbhalsmäusen (Karbowski et al., 2018). Auch *Sorex araneus* hat als Kleinsäuger-Wirt für *I. ricinus* eine Bedeutung (Mysterud et al., 2015).

Die Aktivitätsphasen der Wirte stimmen oftmals mit den Aktivitätsphasen der Zeckenstadien überein. Da jedes Stadium von *I. ricinus* nur eine Blutmahlzeit am Wirt einnimmt und der Energievorrat dadurch limitiert ist, bis die Entwicklung zum nächsten Stadium erfolgt, ist die Aktivität reduziert und die Stoffwechsel-Intensität generell niedrig (Randolph, 2014). Auch wenn einzelne Individuen ganzjährig beobachtet werden können (Dautel et al., 2008, Schulz et al., 2014), zeigt *I. ricinus* in den meisten Studien ein bimodales Aktivitätsmuster mit einem deutlichen Peak im Frühjahr/Frühsummer und einem zweiten schwächer ausfallenden Maximum im Spätsommer/Herbst (Nilsson und Lundqvist, 1978, Gray, 1985, Stanek, 2005b, Pfäffle et al., 2011, Del Fabbro et al., 2015, Zintl et al., 2017). Dagegen kann Schulz

(2014) für Süddeutschland nur ein unimodales Muster für alle Stadien beobachten, mit Aktivitäts-Maxima für Larven im Juli, Nymphen im späten April bis Anfang Mai und Adulte im Mai (Schulz et al., 2014). Die Muster können aber auch für einzelne Stadien unterschiedlich ausfallen, es werden unimodale Muster für Larven und bimodale Muster für Nymphen und Adulte beobachtet (Cayol et al., 2017, Estrada-Peña et al., 2004), sowie unimodale Muster für Larven und Adulte bei gleichzeitig bimodalem Muster von Nymphen (Tagliapietra et al., 2011, Wilhelmsson et al., 2013a).

Entscheidende Faktoren, die die Zeckenaktivität beeinflussen, sind relative Luftfeuchte und Sättigungsdefizit (Berechnung siehe Kapitel 2.4.4), wenn das Sättigungsdefizit ansteigt, sinkt die Dichte der Zecken und umgekehrt (Perret et al., 2000, Petney et al., 2012b). Alle Zeckenstadien zeigen sich empfindlich gegen Austrocknung und kehren im Verlauf der Wirtssuche immer wieder zur feuchteren Vegetationsbasis zurück (Randolph und Storey, 1999). Larven können in eine Trockenstarre verfallen und zeigen dann keine Aktivität mehr, adulte Stadien sind widerstandsfähiger gegen Trockenstress, weil sie mehr Fettreserven aufweisen und durch das günstigere Verhältnis von Volumen zu Oberfläche weniger Wasser verlieren als kleine Stadien (Randolph und Storey, 1999). Das Mikroklima im jeweiligen Habitat bestimmt über die Luftfeuchte auch Stadium-spezifische Wirts-Beziehungen: In trockenen Gebieten findet man nur sehr wenig Larven auf Kleinsäugetern, da sich die Larven in die feuchte Laubstreu zurückziehen. Unter diesen Bedingungen finden sich wirtssuchende Nymphen ebenfalls in geringeren Höhen, wodurch häufiger Kleinsäugeter von diesem Stadium befallen werden (Randolph, 2014).

Die Verbreitung von *I. ricinus* ist in mediterranem Klima daher auch begrenzt, es finden sich nur lokal Gebiete mit genügend hoher Luftfeuchte (Estrada-Peña et al., 2004). Der zweite wichtige Parameter, der einen Einfluss auf alle Stadien ausübt, ist die Temperatur v.a. die Bodentemperatur (Estrada-Peña et al., 2004, Remesar et al., 2019, Ruiz-Fons et al., 2012, Schulz et al., 2014). Zecken sind an Tagen mit Temperaturen über 6° C aktiv (Estrada-Peña et al., 2004), ansteigende Temperaturen haben einen signifikant positiven Effekt auf alle Stadien (Remesar et al., 2019, Ruiz-Fons et al., 2012), die Entwicklungsperiode verkürzt sich mit ansteigenden Temperaturen (Randolph, 2014). Häufige Temperaturwechsel im Winter haben einen größeren Einfluss auf die Aktivität als sehr kalte Temperaturen, wobei sich ältere Nymphen, die bereits in der ersten Jahreshälfte die Entwicklung vollzogen hatten, aufgrund des geringeren Fettgehaltes empfindlicher gegen Kälte zeigten als später entwickelte Nymphen (Herrmann und Gern, 2013).

Daneben werden Niederschlagsmenge und Sonnenscheindauer (Del Fabbro et al., 2015, Schulz et al., 2014) sowie Photoperiode (Remesar et al., 2019) als Faktoren definiert, die Einfluss auf die Aktivität von *I. ricinus* ausüben.

Die weite geografische Verbreitung und die geringe Wirtsspezifität machen *I. ricinus* in Kombination mit lokal hohen Abundanzen zu einem kompetenten Vektor für Pathogene und medizinisch gesehen

zur wichtigsten Arthropoden-Art in Deutschland und Europa (Jaenson et al., 1994, Oehme et al., 2002). Es wird geschätzt, dass mehr als 95% aller durch Zecken übertragenen Krankheiten durch *I. ricinus* und *I. persulcatus* übertragen werden (Süss und Schrader, 2004).

Vor allem für den *Borrelia burgdorferi* sensu lato-Komplex und das FSME-Virus ist *I. ricinus* der Hauptvektor (Dautel und Kahl, 1999, Cayol et al., 2018). Aus dem *Bbsl*-Komplex ist die Übertragung von *B. afzelii*, *B. garinii*, *B. lusitaniae*, *B. spielmanii* und *B. burgdorferi* sensu stricto nachgewiesen, weiterhin dient *I. ricinus* als Vektor für *Rickettsia helvetica*, *Anaplasma phagocytophilum* und *Babesia divergens* (Estrada-Peña und Jongejan, 1999, Lejal et al., 2019). Für Borrelien-Spezies gibt es keine einheitlichen Übertragungsmechanismen, sie unterscheiden sich von Art zu Art. *B. afzelii* konnten von Lejal et al. (2019) nur im Mitteldarm von adulten Weibchen detektiert werden, drei Arten aus dem *Bbsl*-Komplex dagegen (*B. lusitaniae*, *B. spielmanii*, *B. garinii*) sowohl im Mitteldarm als auch in Speicheldrüsen adulter Weibchen, woraus der Schluss gezogen wird, dass für manche Arten keine Blutmahlzeit als Auslöser für Vermehrung und Wanderung in die Speicheldrüsen benötigt wird (Lejal et al., 2019). Außerdem bestätigt es Ergebnisse aus anderen Studien, nach denen weibliche Zecken empfänglicher sind für *Bbsl* als Männchen und Nymphen (Halos et al., 2010). Mit *B. afzelii* infizierte Zecken zeigen erhöhte Widerstandskraft als uninfizierte Zecken (Herrmann und Gern, 2010), generell profitiert *I. ricinus* bei Befall mit *Bbsl* durch höheren Fettgehalt und größere Toleranz gegen Austrocknung (Herrmann und Gern, 2015).

Auch *A. phagocytophilum* und *R. helvetica* konnten von Lejal et al. in Mitteldarm und Speicheldrüsen nachgewiesen werden und zeigen sich gut angepasst an den Vektor *I. ricinus* (Lejal et al., 2019). *R. helvetica* wird in manchen Studien als dominierende Spezies in *I. ricinus* ermittelt (Raulf et al., 2018) oder folgt als zweithäufigstes Pathogen auf Borrelien-Arten (Pichon et al., 2006).

Für *A. phagocytophilum* gilt *I. ricinus* als Brückenvektor, d.h. das Pathogen wird durch eine andere Art (*I. trianguliceps*) in natürlichen Zyklus erhalten, kann aber über *I. ricinus* auf andere Wirte übertragen werden (Bown et al., 2006). Auch für *B. microti* erfüllt *I. ricinus* eine Funktion als Brückenvektor (Cull et al., 2017).

1.5.2 *Ixodes acuminatus* Neumann, 1901

Diese Art ist in gemäßigten Klimazonen Europas und im westlichen Mittelmeerraum verbreitet und für Belgien, Frankreich, Italien, Ungarn, Portugal, Spanien und Süd-England nachgewiesen (Petney et al., 2015). Sie wird oftmals als seltene Art angesehen, die nur gelegentlich gefunden wird (Földvári et al., 2011, Remesar et al., 2019, Santos-Silva et al., 2011). Im Jahr 2016 wurde die Art in Griechenland nachgewiesen (Diakou et al., 2016), im Jahr darauf auch in der Türkei (Kar et al., 2017), ein Hinweis darauf,

dass sie ihre Verbreitung in östliche Gebiete ausdehnt. Für Deutschland gibt es zahlreiche Funde von Larven und Nymphen dieser Art auf Kleinsäugetern, die Art gilt als endemisch (Petney et al., 2015), zumal sie in angrenzenden Ländern nachgewiesen ist.

I. acuminatus gilt als endophile Art, auch wenn gelegentlich wenige Exemplare mittels Flaggen gefangen werden können (Petney et al., 2015). Adulte Weibchen können ganzjährig aktiv sein, Larven werden hauptsächlich im Sommer gefunden, Nymphen und Adulte zeigen Aktivitätsmaxima im Frühjahr (Gilot et al., 1992). Bei durchschnittlichen Temperaturen unter 0° C scheint die Aktivität reduziert zu sein, zum einen wurden in einer Studie in Frankreich während der kälteren Wintermonate (Dezember und Januar) keine Individuen gesammelt, zum anderen lässt sich die Art trotz weiter Verbreitung in Frankreich nicht in Gebieten finden, in denen die durchschnittlichen Temperaturen diese Grenze unterschreiten, z.B. in den nördlichen Französischen Alpen oder in großen Höhen der Pyrenäen (Gilot et al., 1992).

Die Art parasitiert hauptsächlich an Kleinsäuger-Wirten, wie Spitzmäusen oder Maulwürfen sowie auf Rodentia (Arvicolidae, Cricetidae, Gliridae und Muridae) (Petney et al., 2015). In der Studie von Gilot et al. (1992) werden trotz größerer Populationsdichten von *A. sylvaticus* mehr adulte Weibchen auf *M. glareolus* gefunden, was auf eine Wirtspräferenz für Arvicolidae schließen lässt (Gilot et al., 1992). Weiterhin sind mittelgroße Säuger wie Igel oder Carnivora (Mustelidae, Felidae, Herpestidae) als Wirte nachgewiesen (Földvári et al., 2011, Santos-Silva et al., 2011). Haustiere wie Hunde oder Katzen sind gelegentlich befallen (Petney et al., 2015). Ebenso können Vögel als Wirte dienen, in Griechenland wurden einige Exemplare z.B. von *Sylvia borin* abgesammelt (Diakou et al., 2016, Norte et al., 2015).

Neben *Borrelia burgdorferi* s.l. wurden *B. spielmanii* und *B. valaisiana* in *I. acuminatus* nachgewiesen, die Rolle als Vektor für Borrelien bleibt aber unklar (Petney et al., 2015). Daneben gilt *I. acuminatus* als Vektor für *Francisella tularensis* und *Coxiella burnetii* (Petney et al., 2015, Rigó et al., 2011). In einer Studie aus Italien konnte *R. helvetica* in *I. acuminatus* nachgewiesen werden (Tomassone et al., 2013), die medizinische Bedeutung ist aber v.a. aufgrund ungeklärter Vektorkompetenz eher geringfügig (Petney et al., 2015).

1.5.3. *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895

Diese Zeckenart ist in Europa und Asien weit verbreitet (Abb. 1.19), sie kommt von Großbritannien bis zum Baikalsee vor, im östlichen Europa erstreckt sich ihre Verbreitung bis zum Jenissei in Sibirien (Jameson und Medlock, 2011, Rar et al., 2016, Pfäffle et al., 2017), die nördlichsten Gebiete Finnlands, Schwedens und Norwegens begrenzen ihre Verbreitung, auch im Hochgebirge von Norwegen und Schweden ist sie nicht zu finden (Nilsson, 1974).

Sie kann in allen Waldtypen, v.a. in moosigen Fichten-Wäldern nachgewiesen werden und bevorzugt schattige Habitats, nach Kahlschlägen oder in jungen Wäldern verringert sich ihr Vorkommen (Korenberg et al., 2015, Kovalevskii et al., 2013), auch in stadtnahen Gebieten ist sie nicht zu finden (Obiegala et al., 2015). Neben Wäldern kommt sie auch auf Wiesen, moorigen Flächen oder auf Torfmoosen vor (Hillyard, 1996, Nilsson, 1974, Pfäffle et al., 2017).



Abb. 1.19: Verbreitung von *I. trianguliceps* in Europa/Nord-Afrika, schwarze Punkte entsprechen Vorkommen in 10x10km Raster, nach Pfäffle et al. 2017

Der Lebenszyklus umfasst je nach klimatischen Bedingungen zwei bis fünf Jahre. *I. trianguliceps* ist eine nestbewohnende Zeckenart (Bown et al., 2006), die an Kleinsäugetern (Rodentia und Insectivora) parasitiert und nur sehr selten den Menschen befällt (Pfäffle et al., 2017, Rar et al., 2016). Die Larven zeigen exophiles Verhalten und attackieren Wirte aus der Laubstreu heraus (Hillyard, 1996), ungesogene Nymphen und Weibchen lassen sich manchmal wirtssuchend auf dem Boden finden. Männchen werden selten von Wirtstieren abgesammelt, die Begattung scheint aber auf dem Wirt stattzufinden

(Randolph, 1980). Larven und Adulte zeigen ein bimodales Aktivitätsmuster mit Höhepunkten im Frühsommer und Herbst, während Nymphen nur einen Höhepunkt im Frühsommer zeigen (Korenberg et al., 2015, Pfäffle et al., 2017).



Abb. 1.20: *I. trianguliceps*, adultes Weibchen, dorsal, Bristol University Tick ID

Die Weibchen zeigen ungesogen eine Länge von 2 - 2,4 mm (Abb. 1.20), im gesogenen Zustand können sie bis zu 8 mm lang werden. Männliche Zecken erreichen 1,8 – 2,2 mm Länge (Bristol University Tick ID). *I. trianguliceps* ist eine dreiwirtige Zecke, die vor allem an Rötelmäusen parasitiert (Bespyatova und Bugmyrin, 2015, Korenberg et al., 2015). Weiterhin konnten hohe Abundanzen auf *S. araneus* beobachtet werden, *A. flavicollis* repräsentiert eine weitere wichtige Wirtsart unter den Kleinsäugetern (Bespyatova und Bugmyrin, 2015, Mysterud et al., 2015). Kovalevskii et al. (2013) konnten für die Art ein weites Wirtsspektrum aufzeigen, sie wurde auf zahlreichen Wühlmaus-Arten, auf *M. arvalis*, *M. agrestis* sowie *M. oeconomus*, auf Lemmingen (*Myopus schisticolor*) sowie Hamstern (*Cricetus cricetus*) und Maulwürfen gefunden (Kovalevskii et al., 2013). Dennoch wurde der Großteil der Zecken von *M. glareolus* abgesammelt, die Rötelmaus stellt den Hauptwirt für diese Zeckenart dar, auch wenn Resistenz gegen *I. trianguliceps* beobachtet wurde (Randolph, 1994). Ein Geschlecht bei den Wirten scheint nicht bevorzugt zu werden, manche Studien berichten von mehr Zecken auf männlichen Kleinsäugetern (Korenberg et al., 2015, Kovalevskii et al., 2013), andere beobachten signifikant mehr Zecken auf Weibchen (Tretyakov, 2018).

In der Regel tritt *I. trianguliceps* sympatrisch mit anderen *Ixodes*-Arten auf (Rar et al., 2016), die Prävalenz dieser Art auf Rötelmäusen im Vergleich zu *I. ricinus* liegt bei gleichzeitigem Vorkommen deutlich höher (Cayol et al., 2018). Bei sympatrischem Auftreten erhält *I. ricinus* dadurch die Funktion eines Brückenvektors (siehe Kapitel 2.8.1.) und kann Pathogene auf Menschen übertragen, die von *I. trianguliceps* normalerweise nicht befallen werden. *I. trianguliceps* gilt als Hauptvektor für *B. microti* in Kleinsäugetieren und erhält natürliche Zyklen von *A. phagocytophilum* in Rötelmäusen (Karbowski et al. 2016b) (siehe Kapitel 3.3.), scheint aber keine signifikante Rolle für die Übertragung von Borrelien zu spielen (Korenberg et al., 2015, Kovalevskii et al., 2013, Pfäffle et al., 2017). Die Zeckenart kann in Tularämie-Zyklen involviert sein (Kormilitsyna et al., 2016), in Großbritannien wird die Übertragung des Louping-ill-Virus (LIV) durch diese Art beobachtet (Bristol University Tick ID).

1.5.4. *Dermacentor marginatus* Sulzer, 1776

D. marginatus gehört zu den zwei Arten der Gattung *Dermacentor*, die sich in der westlichen Palearktis finden lassen und stellt eine weit verbreitete Art dar (Abb. 1.21, nächste Seite), die sich über ein Gebiet vom 33. bis 51. Breitengrad erstreckt (Walter et al., 2016). Sie ist im nördlichen Afrika, Spanien, Portugal, Kroatien, Rumänien Frankreich, Italien, in der Schweiz und in warmen Gebieten Mittel-Europas nachgewiesen (Santos-Silva et al., 2011, Petney et al., 2012b, Rubel et al., 2016, Andersson et al., 2018, Krčmar, 2019). Auch aus Polen wurden Funde berichtet (Nowak-Chmura und Siuda, 2012), sie werden aber als Resultat von Einschleppung angesehen. Generell bevorzugt *D. marginatus* trockene, sonnige Gebiete mit höheren Durchschnitts-Temperaturen und ist v.a. im südlichen Europa weit verbreitet (Andersson et al., 2018, Kiffner et al., 2011, Remesar et al., 2019, Sebastian et al., 2014), in Italien stellt sie die einzige Art der Gattung *Dermacentor* dar (Masala et al., 2012). In Deutschland lässt sich *D. marginatus* im maritim beeinflussten Klima des Rheintales, daran angrenzenden Gebieten und im warmen Süd-Deutschland finden (Rubel et al., 2014, Sebastian et al., 2014). Die Art ist nicht an einen speziellen Habitat-Typus gebunden und toleranter gegenüber Umweltbedingungen als *I. ricinus* (Selmi et al., 2018), wird in Deutschland oftmals in xerophiler, steppenartiger Vegetation gefunden, meist in Verbindung mit Schafherden (Rubel et al., 2016) und lässt sich eher in menschnahen Habitaten als in Wäldern oder auf Wiesen finden (Selmi et al., 2018). Nach *I. ricinus* ist sie die zweithäufigste Zeckenart, die am Menschen beobachtet wird (Selmi et al., 2018).

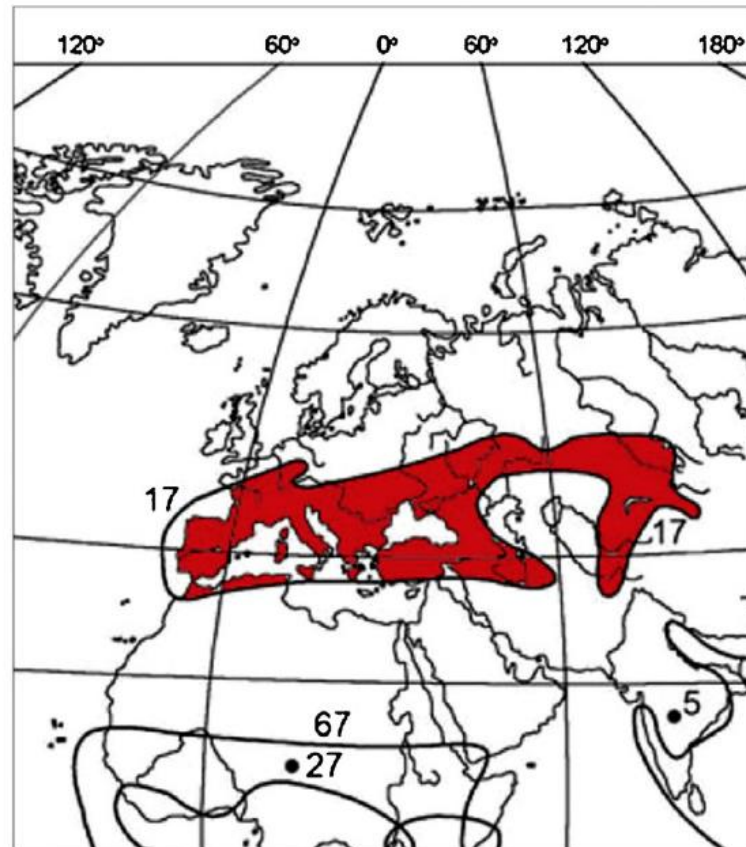


Abb. 1.21: Verbreitung *D. marginatus* in Eurasien, nach Rubel et al., 2016

Abhängig von äußeren Bedingungen kann der Lebenszyklus in 14 Monaten abgeschlossen werden (Manilla, 1998). *D. marginatus* ist eine dreiwirtige Zecke, die Eiablage der Weibchen erfolgt im Frühjahr, wobei Weibchen, die die Blutmahlzeit im Herbst nehmen, in eine Diapause eintreten und die Eier mehr oder weniger zur gleichen Zeit ablegen wie Weibchen, die im Frühjahr gesaugt haben (Walter et al., 2016). Die folgenden Stadien, Larve und Nymphe, entwickeln sich ohne Diapause, so dass der Entwicklungszyklus vom Ei zum adulten Tier innerhalb eines Jahres vollzogen werden kann, was in Deutschland aber nur entlang des Rheins beobachtet wird (Walter et al., 2016).



Abb. 1.22: *D. marginatus*, links gesogenes Weibchen, Mitte ungesogenes Weibchen, adultes Männchen rechts, Jim Occi, BugPics, Bugwood.org

Abbildung 1.22 zeigt, dass die Art deutlich größer ist als die vorgestellten der Gattung *Ixodes*, adulte Weibchen erreichen ungesogen eine Länge von 4,6 bis 5,4 mm, gesogen bis zu 15 mm (Bristol University Tick ID), Männchen zeigen eine Länge von 4,8 bis 5,8 mm.

Die Art ist bei Temperaturen von 4-16° C aktiv, Larven werden aber selten geflaggt, da sie nachtaktiv zu sein scheinen (Masala et al., 2012). Es werden unimodale Aktivitätsmuster (Februar bis Mai) mit Maxima im Mai beobachtet (Krčmar, 2019), aber auch von bimodalen Mustern berichtet, mit Aktivitätsphasen der Adulten im Frühjahr bis Frühsommer sowie im Herbst, generell aber mit den größten Abundanz in den Monaten Februar und März (Walter et al., 2016).

Larven und Nymphen nehmen die Blutmahlzeit an Kleinsäugetern, wie Rodentia oder Insectivora, seltener an Vögeln (Selmi et al., 2017), Adulte zeigen ein weites Wirtsspektrum: Schafe werden als Hauptwirt angesehen, unter Wildtieren nehmen Wildschweine eine zentrale Rolle ein (v.a. im südlichen Europa), daneben wurde die Art von Rehen, Rindern, Pferden, Ziegen, Wölfen, Hunden und Katzen abgesammelt (Chisu et al., 2018, Krčmar, 2019, Raele et al., 2018, Rubel et al., 2016, Selmi et al., 2017, Selmi et al., 2018, Walter et al., 2016). Lange Zeit wurde angenommen, dass nur adulte Zecken den Menschen befallen, eine Studie aus Rumänien konnte allerdings auch Stiche durch Nymphen nachweisen (Andersson et al., 2018).

D. marginatus fungiert für viele Pathogene als kompetenter Vektor. Aus der Reihe der Apikomplexa werden zahlreiche Arten der Gattung *Babesia* über die Vektorzecke auf Rinder, Schafe, Pferde und

Hunde übertragen. Für den Menschen besitzt *D. marginatus* v.a. wegen der Übertragung von Rickettsien eine medizinische Bedeutung, bisher konnten *R. slovaca* und *R. raoultii* in der Schafzecke nachgewiesen werden (Chisu et al., 2018, Masala et al., 2012, Remesar et al., 2019, Zhang et al., 2019), wobei die Art als Hauptvektor für *R. slovaca* angesehen wird, der Nachweis gelang in Zecken von Wildschweinen als auch in Patienten, die von *D. marginatus* gestochen wurden (Masala et al., 2012). Andere Pathogene, die mit der Zecke in Verbindung gebracht werden sind *Coxiella*, *Francisella* sowie FSME-Viren (russischer Subtypus) (Bristol University Tick ID).

1.5.5. *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794

Die zweite Art der Gattung *Dermacentor* ist von 41° N bis 57° N verbreitet, die Gebiete beider Arten überlappen sich auf einer Breite von 41° N bis 51° N (Kohn et al., 2019, Rubel et al., 2016). *D. reticulatus* ist neben *I. ricinus* die zweithäufigste Art in Mittel-Europa (Dautel und Kahl, 2009, Karbowskiak, 2014, Rubel et al., 2016, Tkadlec et al., 2018), in für die Art typischen Habitaten kann die Dichte abgesamelter Zecken höher sein als die von *I. ricinus* (Mierzejewska et al., 2015). Sowohl für Polen als auch in Deutschland (Berlin, Brandenburg) wurde eine Dominanz geflaggter *D. reticulatus* über *I. ricinus* festgestellt (Bajer et al., 2017, Kohn et al., 2019). *D. reticulatus* lässt sich in den meisten Ländern Europas finden und ist für Frankreich, Spanien, Portugal, Kroatien, die Schweiz, Großbritannien, Polen, die Tschechische Republik und die früheren Sowjet-Staaten nachgewiesen (Santos-Silva et al., 2011, Petney et al., 2012b, Krčmar, 2019).

Für viele Länder, in denen diese Art vorkommt, lässt sich eine Expansion des Verbreitungsgebietes beobachten, die Art breitet sich zunehmend aus (Dautel et al., 2006, Dautel und Kahl, 2009, Jameson und Medlock, 2011, Kiffner et al., 2011, Santos-Silva et al., 2011, Mierzejewska et al., 2015, Földvári et al., 2016, Kohn et al., 2019). Gründe dafür werden im Klimawandel (höhere Durchschnitts-Temperaturen), damit verbundenen längeren Vegetationsperioden, mehr Regentagen und Veränderungen durch den Menschen (landwirtschaftliche Nutzung, Verlust von Waldflächen, Tourismus, Handel) gesehen (Karbowskiak, 2014, Krčmar, 2019). Vereinzelt wurden Funde aus Skandinavien vermeldet (auf Zugvögeln in Norwegen, Hunden in Schweden und einem Goldschakal in Dänemark), eine aktuelle Studie kann die Verbreitung dieser Art in den skandinavischen Ländern nicht bestätigen, vereinzelt Auftreten in räumlichen Clustern wird nicht ausgeschlossen, es existieren aber keine etablierten Populationen (Kjær et al., 2019). Ebenso fehlen Nachweise der Art in trockenen mediterranen Klimazonen wie Nord-Afrika, Italien oder der Türkei (Földvári et al., 2016).

Während bis vor kurzem noch eine diskontinuierliche Verbreitung beobachtet werden konnte, die zwei „Makroregionen“ unterschied, eine west-europäische mit Nord-Spanien, Frankreich, den Niederlanden, Belgien, Ungarn, der Tschechischen Republik, der Slowakei und Deutschland, und eine ost-europäische mit Ost-Polen, Weißrussland, Lettland, Litauen und Russland (Karbowskiak, 2014, Kloch et al., 2017, Rubel et al., 2016), verschwindet diese Zweiteilung durch die zunehmende Ausbreitung der Art. In Abbildung 1.23 ist die geografische Verbreitung im Juli 2019 gezeigt und eine Zweiteilung kaum noch erkennbar. Dennoch konnten Kloch et al. (2017) zeigen, dass die Populationen in West-Polen ihren Ursprung nicht in der westlichen Makroregion haben, v.a. die Staatsgrenze zwischen Deutschland und Polen, die Flussläufen folgt (Oder/Lausitzer Neisse) behindert den Genfluss zwischen den beiden Populationen und eine natürliche Ausbreitung über Wildtiere wird als unwahrscheinlich angesehen (Kloch et al., 2017). Die Verbreitung in die bisher nicht besiedelten Gebiete wird durch menschliches Zutun, Nutz- und Haustiere verursacht (Kloch et al., 2017). Obwohl es sich bei *D. reticulatus* um eine in Europa weit verbreitete Art handelt, wird das Vorkommen oft als fokal beschrieben (Dautel et al., 2006, Medlock et al., 2017), mit manchen Gebieten, in denen das Vorkommen zahlreich ist und ökologisch ähnlichen Gebieten, die frei von *D. reticulatus* sind (Kratzer, 2010, Petney et al., 2012b).

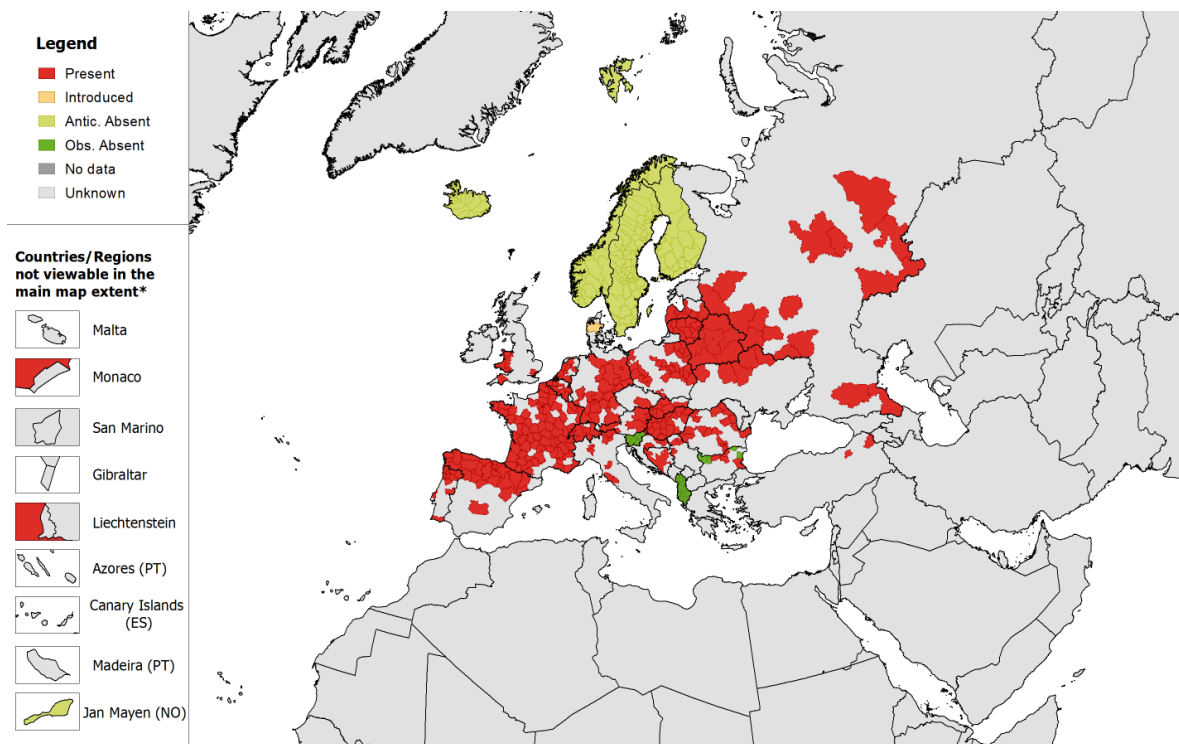


Abb. 1.23: Verbreitung von *Dermacentor reticulatus*, Stand Juli 2019, *European Centre for Disease Prevention and Control and European Food Safety Authority. Mosquito maps [internet]. Stockholm: ECDC; 2018.*

Die Art ist Bewohner der kühl-gemäßigten Zonen (Dautel et al., 2006), zeigt sich in ihren Ansprüchen an Habitate aber sehr anpassungsfähig (Karbowskiak, 2014, Kohn et al., 2019). Während ihr bevorzugtes

Habitat eine hohe Bodenfeuchte aufweist und die Art oft entlang von Flüssen oder Schluchten, Auwäldern und -wiesen, nahe stehender Gewässer oder Wasserreservoirs, in sumpfigen Mischwäldern mit hohem Eichenanteil gefunden wird (Karbowski, 2014, Kohn et al., 2019, Medlock et al., 2017, Olivieri et al., 2017), kann sie auch an trockenen, warmen Standorten mit intensiver Sonneneinstrahlung vorkommen (Dautel et al., 2006, Pfäffle et al., 2015a, Sebastian et al., 2014). Sie weist ein Integument auf, das die Transpiration mindert und zeigt deshalb erhöhte Resistenz gegen Austrocknung (Kohn et al., 2019). Stellen, an denen *D. reticulatus* in Deutschland gefunden wurde, waren entweder feuchte Gebiete mit hohem Grasbewuchs oder trockenes Brachland (Dautel et al., 2006). Die Art wird v.a. in Zonen geringer Höhe nachgewiesen und ist selten über 200 Meter über Meeresspiegel zu finden (Karbowski, 2014).

D. reticulatus ist eine dreiwirtige Zecke, deren Lebensstadien charakteristische Aktivitätsmuster zeigen (Kohn et al., 2019). Die beiden ersten Stadien, Larve und Nymphe (Abb. 1.24), sind endophil, weshalb sie durch Flaggen selten gefangen werden, die Adulten zeigen dagegen exophiles Verhalten (Földvári et al., 2016). Larven und Nymphen parasitieren an Kleinsäugetern und ihr Aktivitätsmuster kann durch Beobachtungen an diesen dokumentiert werden. In gemäßigten Zonen Europas kann man Larven ab Mai auf Kleinsäugetern finden, hohe Abundanzen zeigen sie im Juni und Juli (Földvári et al., 2016, Pfäffle et al., 2015a), Nymphen sind nur für einen Monat, Juli oder August, aktiv.

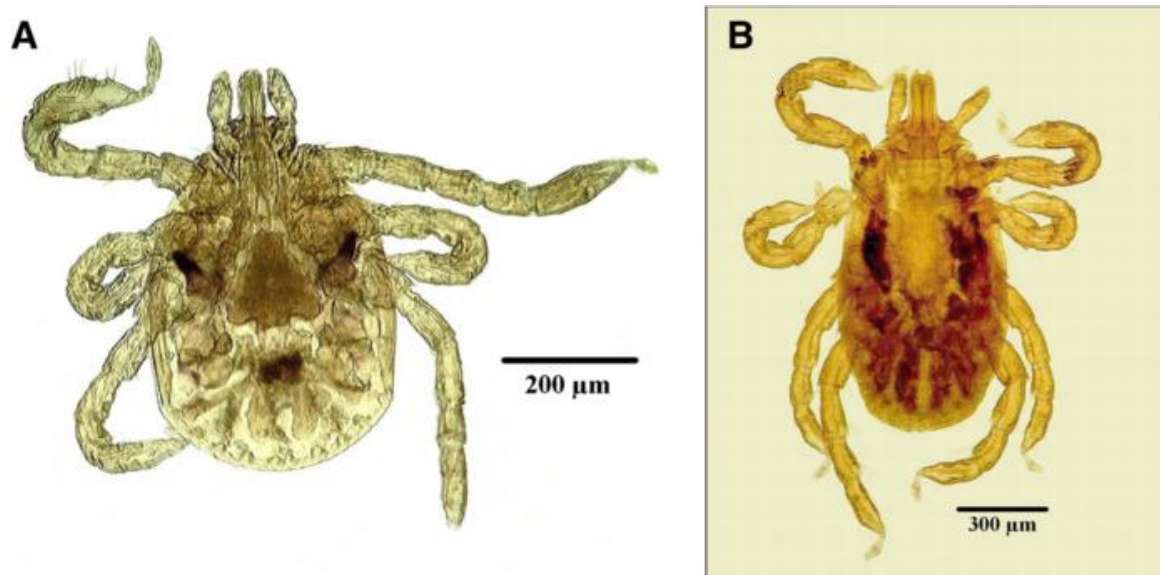


Abb. 1.24: Larve (A) und Nymphe (B) von *D. reticulatus*, Földvári et al., 2016, S. 5

Adulte zeigen dagegen ein bimodales Aktivitätsmuster und sind im Frühjahr und Herbst auf der Vegetation zu finden, im Sommer dagegen nicht (Immler, 1973, Dautel und Kahl, 2009, Kohn et al., 2019, Krčmar, 2019). Die Adulten tolerieren auch extreme Umweltbedingungen, überleben bei Temperaturen unter 0° C und sind daher auch im Winter aktiv (Medlock et al., 2017). Sie können Zeitspannen von

bis zu vier Jahren ohne Blutmahlzeit überstehen und gelten als langlebige Organismen (Földvári et al., 2016, Medlock et al., 2017). *D. reticulatus* ist in einem weiten Temperaturbereich aktiv, erst unter 5° C und über 26° C nimmt die Aktivität ab (Kohn et al., 2019, Olivieri et al., 2017).

Nach der Paarung auf dem Wirt legen die Weibchen eine hohe Anzahl Eier ab, die Entwicklung über Larve und Nymphe erfolgt innerhalb weniger Wochen, so dass die Generationszeit unter natürlichen Bedingungen nur wenige Monate dauert (Földvári et al., 2016, Medlock et al., 2017). Für die Reifung der Spermien und Ausbildung des Paarungsverhaltens benötigen die Männchen eine Blutmahlzeit, sie saugen zunächst am gleichen Wirt in einiger Entfernung von Weibchen, nach der Blutmahlzeit bewegen sie sich auf die Weibchen zu und die Paarung findet statt (Bartosik et al., 2019, Földvári et al., 2016).

Die Individuen dieser Art sind wenig kleiner als *D. marginatus*, Abbildung 1.25 zeigt ein ungesogenes Weibchen, 3,8 bis 4,2 mm lang, gesogen bis zu 10 mm, die Männchen weisen eine Länge von 4,2 bis 4,8 mm auf (Bristol University Tick ID).



Abb. 1.25: *D. reticulatus*, ungesogenes, adultes Weibchen; dorsal (A), ventral (B), Földvári et al., 2016, S. 4

Die Weibchen klettern zur Wirtssuche auf Gräser, Büsche und Sträucher, üblicherweise in 30-100 cm Höhe, können aber auch bis zu 1,5 m Höhe gefunden werden (Dautel und Kahl, 2009, Földvári et al., 2016). In einer Studie aus Polen legten adulte Zecken in sieben Wochen eine mittlere Distanz von 60,71 cm zurück, im Frühjahr waren die zurückgelegten Strecken länger als im Herbst, Weibchen wanderten weiter als Männchen (Buczek et al., 2017). Die Bewegungsweise erklärt die mosaikartige Verteilung der Art: Die Zecken bewegen sich im Vergleich zu anderen Zecken nur in einem kleinen Gebiet, die Wirtssuche erfolgt aber aggressiver (Buczek et al., 2017).

Neben der Ausweitung der geografischen Verbreitung zeigen aktuelle Studien auch eine Ausweitung des Wirtsspektrums dieser Art. Adulte parasitieren an größeren Säugern, Wild- wie auch Nutztieren

(Petney et al., 2012b, Pfäffle et al., 2015). Rotwild, Bison, Füchse, Wölfe und Wildschweine aber auch Rinder, Schafe, Ziegen, Esel, Pferde und Hunde sind häufig berichtete Wirte (Dautel et al., 2006, Földvári et al., 2016, Medlock et al., 2017, Mierzejewska et al., 2015, Raele et al., 2018). In Portugal konnten adulte Individuen auch von Rehwild (*Capreolus capreolus*) abgesammelt werden (Santos-Silva et al., 2011). Krčmar (2019) berichtet aus Kroatien von zahlreichen neuen Wirtsassoziation, war die Art früher auf zwei verschiedene Wirtsarten beschränkt, kann sie nun auf fünf gefunden werden (Krčmar, 2019). Die unreifen Stadien, Larve und Nymphe, bevorzugen Kleinsäuger-Wirte (Insectivora, Rodentia, kleine Carnivora) und selten Vögel (Pfäffle et al., 2015a). Im Gegenteil zu den Entwicklungsstadien von *I. ricinus* lassen sich die meisten Larven oder Nymphen von *D. reticulatus* auf der Rötelmaus finden, diese Zeckenart zeigt eine Präferenz für Wühlmäuse und lässt sich auf Gelbhalsmäusen (Muridae) seltener finden (Galfsky et al., 2019, Pfäffle et al., 2015a). An Menschen parasitiert *D. reticulatus* nur gelegentlich (Petney et al., 2012b, Karbowski, 2014, Földvári et al., 2016).

Obwohl die Zeckenart eine ganze Reihe von Pathogenen übertragen kann, ist ihr Vektorpotenzial für den Menschen deshalb eher gering. Sie besitzt aber ein großes Vektorpotenzial für *Rickettsia* spp., verschiedene Studien ermitteln hohe Prävalenzen von 28 – 64 % (Dwuźnik et al., 2019, Kohn et al., 2019). Für *Rickettsia slovaca*, *R. raoultii* und *R. massiliae* ist die Übertragung nachgewiesen (Kohn et al., 2019, Olivieri et al., 2018, Zajac et al., 2017, Zhang et al., 2019), wobei eine größere Häufigkeit von Pathogenen in älteren Wirten beobachtet werden kann (Dwuźnik et al., 2019). *D. reticulatus* ist Vektor für *Borrelia burgdorferi* s.l. und *B. miyamotoi*, *Anaplasma phagocytophilum* und *A. marginale* (Kohn et al., 2019, Sprong et al., 2019), *Toxoplasma gondii* (Zajac et al., 2017), sowie für das FSME-Virus, sofern die Art sympatrisch mit *I. ricinus* vorkommt (Chitimia-Dobler et al., 2019). Da der Lebenszyklus von *D. reticulatus* kurz ist, Nymphen nur ein Aktivitätsmaximum aufweisen, nicht vor den Larven saugen und Ko-Feeding selten auftritt, ist das Vektorpotenzial für FSME-Viren aber gering (Pfäffle et al., 2015a, Zajac et al., 2017). Weiterhin ist diese Zeckenart als Vektor für das Omsker hämorrhagische Fieber-Virus, *Babesia canis*, *B. caballi* und *Theileria equi* gelistet (Földvári et al., 2016, Krčmar, 2019).

1.6 Zecken und zeckenübertragene Krankheiten

1.6.1 Zecken als Vektoren

Obwohl unter dem Unterstamm der Hexapoda in der Klasse der Insecta über eine Million Arten verzeichnet sind, übertreffen die Ixodida in der Vielfältigkeit der möglichen Krankheitserreger, die sie übertragen, alle anderen Arthropoden. Sie beeinträchtigen nicht nur die menschliche Gesundheit, sondern haben auch immense Auswirkungen auf Haus- und Nutztiere (Sonenshine und Roe, 2014). Neben

der Übertragung von Pathogenen können Zecken toxische (Zecken-Paralyse) oder allergische Reaktionen auslösen, durch starken Befall Produktionsleistung (bei Milchvieh) herabsetzen oder Aborte auslösen, sowie eine erhebliche Belastung für den Menschen darstellen, wenn er durch natürlich vorkommende hohe Zeckenpopulationen auf z.B. Camping-Plätzen, in Erholungsgebieten, auf Sportplätzen, etc., in seinen Aktivitäten eingeschränkt wird (Sonenshine und Roe, 2014). Zecken schädigen in der Anzahl zwar weniger Menschen und die Pathogene, die sie übertragen, erzeugen weniger schwere Krankheiten als Insekten, aber sie fungieren für eine viel größere Bandbreite an Pathogenen als Vektoren und übertragen eine größere Vielfalt an Protozoen, Bakterien, Pilzen und Viren als jede andere Gruppe innerhalb der Arthropoden (Jongejan und Uilenberg, 2004, Sonenshine und Roe, 2014). Im Vergleich zur Klasse der Insecta haben Zecken den Nachteil, dass sie immobil sind. Deshalb gehen sie eine enge Verbindung zum Wirtstier ein, saugen oftmals an nur wenigen verschiedenen Wirten und nehmen nur eine Blutmahlzeit pro Larven- (Argasidae) oder Entwicklungsstadium (Ixodidae) zu sich (Randolph, 1998). Diese dauert im Vergleich zu Insekten nicht nur sehr lang, es werden dabei große Mengen an Blut aufgenommen und im Gegenzug viel Speichel abgegeben, welcher eine hohe Konzentration an Pathogenen enthalten kann (Randolph, 1998) – die Infektionsgefahr durch einen Zeckenstich liegt damit um ein Vielfaches höher im Vergleich zu der eines Insektenstiches.

Eine Zecke kann nur dann als Vektor für ein bestimmtes Pathogen fungieren, wenn vier Bedingungen gegeben sind: Die Zecke muss an infizierten Wirbeltierwirten eine Blutmahlzeit nehmen, während der sie das Pathogen aufnimmt, welches in den verschiedenen Entwicklungsstadien (transstadial) erhalten bleiben muss, um bei der nächsten Blutmahlzeit auf einen weiteren Wirt übertragen zu werden (Kahl et al., 2002, Pfäffle et al., 2013). Es sind ebenso Zeckenarten bekannt, die Pathogene natürlicherweise aufweisen, welche transstadial erhalten werden, aber bei einer Blutmahlzeit nicht auf den Wirt übertragen werden. Diese Zecken haben keine Vektorkapazität für das betreffende Pathogen und werden als „non-vector ticks“ (Kahl et al., 2002) den Vektor-Zecken gegenübergestellt.

Vektor-Zecken finden sich innerhalb der Ordnung der Ixodida in den Familien der Argasidae und Ixodidae. Den Argasidae werden 193 Arten zugerechnet, die Einteilung in Gattungen erfolgt nicht einheitlich (Guglielmone et al., 2010). In den Gattungen *Argas*, *Ornithodoros* und *Carios* lassen sich Zecken mit Vektor-Kapazität finden, die Viren oder Bakterien übertragen können (Jongejan und Uilenberg, 2004, Pfäffle et al., 2013). Für die Familie der Ixodidae geben Guglielmone et al. (2010) 14 Gattungen mit 702 Arten an (Guglielmone et al., 2010), von denen die Gattungen *Amblyomma*, *Dermacentor*, *Haemaphysalis*, *Hyalomma*, *Ixodes* und *Rhipicephalus* medizinische Bedeutung aufgrund ihrer Vektor-Kapazität besitzen (Pfäffle et al., 2013).

Die dritte Familie, Nuttalliellidae, der nur die Art *Nuttalliella namaqua* zugerechnet wird, hat für die Übertragung von Pathogenen keine Bedeutung.

1.6.2 Zeckenübertragene Pathogene

Durch Zecken übertragene Pathogene zählen zu den zoonotischen Infektionen, d.h. auf natürlichem Wege zwischen Wirbeltieren und Menschen übertragene Krankheiten. Jones et al. (2008) führen dazu aus, dass unter den „emerging infectious diseases“ weltweit 60,3% auf Zoonosen zurückzuführen sind, von denen der größte Teil (71,8%) seinen Ursprung in der Tier- und Pflanzenwelt hat (Jones et al., 2008).

Neben den „klassischen Seuchen“ wie Pest, Tollwut oder Gelbfieber gewinnen dabei gerade in den letzten Jahrzehnten neue Erkrankungen wie z.B. Borreliosen an Bedeutung und es ist davon auszugehen, dass weitere, bisher unbekannte Zoonosen in Zukunft eine Rolle für den Menschen spielen werden (Krauss et al., 2004).

Weltweit wurden bisher über 200 verschiedene Zoonosen beschrieben, deren Erreger Bakterien, Viren, protozoische Parasiten, Pilze als auch Prionen (Alpers et al., 2004) umfassen. Seit der Entdeckung der Lyme-Borreliose durch Burgdorfer im Jahr 1982 (Burgdorfer et al., 1982) sind dabei Zecken als Vektoren von zoonotischen Pathogenen ins Blickfeld der Forschung gerückt und die Zahl der humanpathogenen zeckenübertragenen Erreger, die entdeckt und identifiziert werden, steigt weiter an (z.B. Süss et al., 2004a, Swanson et al., 2006, Pfäffle et al., 2013, Jahfari und Sprong, 2016). Die Gründe dafür sind vielfältig: Molekularbiologische Methoden erlauben eine genauere Beschreibung von Erregern, welche häufig erst rückwirkend als humanpathogen eingeordnet werden (Süss et al., 2004, Tijssels et al., 2014), die geografische Verbreitung von Vektoren und Wirten verändert sich (z.B. Parola und Raoult, 2001, Medlock et al., 2013, Dobler et al., 2014), durch gewandeltes Freizeitverhalten ergeben sich für den Menschen mehr Möglichkeiten, mit potentiellen Vektoren in Kontakt zu kommen (Krauss et al., 2004, Rizzoli et al., 2014), durch zunehmende Urbanisierung wird die Verflechtung von Siedlungsgebieten und Tier- und Pflanzenwelt enger (Rizzoli et al., 2014), so dass das Expositionsrisiko für den Menschen steigt. Dieser stellt dabei nur einen zufälligen Wirt für zeckenübertragene Pathogene dar (Jahfari und Sprong, 2016) und nimmt häufig die Rolle eines „dead-end-host“ (Socolovschi et al., 2009) ein.

Die Übertragungsmechanismen sind für jedes Pathogen-Vektor-Wirt-System spezifisch und die Effektivität der Übertragung wird entscheidend von der Art der Transmission beeinflusst (Sonenshine und Mather, 1994). Man unterscheidet zwischen horizontaler und vertikaler Transmission von Pathogenen.

Horizontale Transmission liegt dann vor, wenn Pathogene direkt oder indirekt von einer infizierten Zecke auf eine nicht-infizierte Zecke übertragen werden, i.d.R. indem beide am gleichen Wirt ihre Blutmahlzeit nehmen. Voraussetzung dafür ist, dass das Wirtstier Reservoirkompetenz für das betreffende Pathogen aufweist (Sonenshine und Mather, 1994, Rundolph et al., 1999, Nuttall et al., 2000). Eine

besondere Form der horizontalen Übertragung liegt bei Ko-Feeding vor, wenn zwei Zecken bzw. Zeckenstadien zur gleichen Zeit in direkter Nähe an dem selben Wirt Blut saugen. Die Transmission erfolgt dann über den Speichelfluss des infizierten Vektors auf das zweite Individuum, ohne dass der Wirt eine Virämie oder Bakteriämie aufweisen muss (Randolph et al., 1996, Harrison und Bennett, 2012, Voordouw, 2015). Die Übertragung mittels Ko-Feeding ist indirekter Beweis dafür, dass der Zeckenspeichel die Übertragung von Pathogenen erleichtern und aktivieren kann („saliva activated transmission, SAT). Dieses Phänomen wurde für zahlreiche zeckenübertragene Viren bewiesen (Nuttall et al., 2000) und wurde in Kapitel 1.4.6. näher beschrieben.

Die vertikale Übertragung erfolgt immer zwischen verschiedenen Zeckenstadien, z.B. von Larve auf Nymphe oder Nymphe auf adulte Zecke (transstadial) (Bonnet et al., 2007), was impliziert, dass das betreffende Pathogen vom Häutungsprozess unbeeinträchtigt bleibt. Pathogene können auch transovarial übertragen werden, wenn ein infiziertes adultes Weibchen Eier ablegt, in denen das Pathogen enthalten ist (Petney et al., 2013, Pfäffle et al., 2013).

In manchen Fällen kann die Effektivität der Transmission durch ein Pathogen beeinflusst werden. Socolovschi et al. (2012) konnten für Zecken der Gattung *Rhipicephalus* zeigen, dass mit Rickettsien infizierte Tiere empfindlicher auf kältere Temperaturen reagieren als nicht infizierte Zecken und als Konsequenz eine höhere Mortalität ruhender Zecken während der Wintermonate zu erwarten ist (Socolovschi et al., 2012). Ebenso wurde eine höhere Sterblichkeit während des Häutungsprozesses bei Rickettsien-infizierten Zecken beobachtet (Parola et al., 2005). *Anaplasma phagocytophilum* induziert dagegen die Expression von Glykoproteinen und Hitzeschock-Proteinen und erhöht dadurch die Fitness von *Ixodes* Zecken, Borrelien-infizierte Zecken zeigen eine höhere Toleranz gegen Austrocknung (de la Fuente et al., 2017).

1.6.3 Zeckenübertragene Pathogene in Deutschland

Die Krankheiten, die in Deutschland von Zecken auf Tiere übertragen werden (der Mensch stellt keinen Hauptwirt dar), haben i.d.R. einen indirekten Wirt-Zecken-Entwicklungszyklus (Petney et al., 2013). Die Übertragung direkt von Wirt zu Wirt ist nicht möglich und erfolgt über einen Vektor.

Die zeckenübertragenen Pathogene stammen aus den Gruppen der Viren, Bakterien und Apicomplexa, Tabelle 2 gibt einen Überblick über die in Deutschland in Zecken nachgewiesenen Pathogene, jeweilige Vektoren, mögliche Reservoirwirte und Pathogenität (nach Petney et al., 2013, Faulde und Hoffmann, 2001) in alphabetischer Reihenfolge.

Pathogen	Vektor	Reservoirwirt	Pathogenität	Quelle
Eyach-Virus (Coltviridae)	<i>Ixodes ricinus</i>	Möglicherweise Nager, Hasenar- tige	Fieber	Faulde & Hoffmann, 2001; Hassler <i>et al.</i> , 2003; Maier <i>et al.</i> , 2003
FSME-Virus (Flaviviridae)	<i>Dermacentor spp.</i> , <i>Ixodes spp.</i>	Nager, Insekten- fresser	Fieberhafte Erkran- kungen, Meningitis, Enzephalitis, Myeli- tis	Süss <i>et al.</i> , 2004; Oehme <i>et al.</i> , 2002; Maier <i>et al.</i> , 2003; Alpers <i>et al.</i> , 2004
Tettang-Virus (Iridoviridae)	<i>Ixodes ricinus</i>	Nager, Insekten- fresser	Ähnlich einer FSME- Erkrankung	Faulde & Hoffmann, 2001; Maier <i>et al.</i> , 2003
Anaplasma pha- gocytophilum	<i>Ixodes ricinus</i> , <i>Ixodes hexago- nus</i> , <i>Ixodes tri- anguliceps</i> , <i>I. acuminatus</i> , <i>Dermacentor re- ticulatus</i>	Wild, Nager, Igel, Pferde, Hunde, Rinder, Schafe	Granulozytäre Ana- plasmose, fieberige Erkrankung bei Mensch und Tier	Hartelt <i>et al.</i> , 2004; Dumler <i>et al.</i> , 2005; Skuballa <i>et al.</i> , 2010; Franke <i>et al.</i> , 2010; Obiegala <i>et al.</i> , 2014; Chastagner <i>et al.</i> , 2016; Galfsky <i>et al.</i> , 2019; Ergeb- nisse dieser Studie
Borrelia burg- dorferi sensu stricto	<i>Ixodes spp.</i>	Haustiere (Hunde, Katzen, Nutztiere (Pferde), Wild- tiere (Nager, Vö- gel)	Siehe oben	Oehme <i>et al.</i> , 2002; Alpers <i>et al.</i> , 2004; Burri <i>et al.</i> , 2014
Borrelia afzelii	<i>Ixodes spp.</i>	Haustiere (Hunde, Katzen, Nutz- tiere(Pferde), Wildtiere (Nager, Vögel), Igel	Siehe oben, B.afzelii oft mit Erythema migrans und Arthri- den verbunden	Humair <i>et al.</i> , 1999; Oehme <i>et al.</i> , 2002; Alpers <i>et al.</i> , 2004; Richter & Matuschka, 2012; Skuballa <i>et al.</i> , 2007

<i>Borrelia garinii</i>	<i>Ixodes</i> spp.	Nager (OspA, Typ 4), Dammwild, Vögel (OspA, Typ 3,5-8)	Siehe oben, oft mit Neuroborreliose verbunden	Oehme <i>et al.</i> , 2002; Alpers <i>et al.</i> , 2004; Skuballa <i>et al.</i> , 2007; Fingerle <i>et al.</i> , 2008
<i>Borrelia spielmannii</i>	<i>Ixodes</i> spp.	<i>Eliomys quercinus</i> , <i>Erinaceus europaeus</i> , <i>Muscardinus avellanarius</i>	Siehe oben, bisher nur aus Erythema migrans isoliert	Leonhard, 2005; Richter <i>et al.</i> , 2006; Skuballa <i>et al.</i> , 2007; Fingerle <i>et al.</i> , 2008
<i>Borrelia valaisiana</i>	<i>Ixodes</i> spp.	Vögel	s.o.	Oehme <i>et al.</i> , 2002; Leonhard, 2005
<i>Coxiella burnetii</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>D. reticulatus</i> , <i>Haemaphysalis punctata</i> , <i>Ixodes ricinus</i> , <i>Rhipicephalus sanguineus</i>	Wiederkäuer, Säuger, Vögel	Q-Fieber, Fieber, Myalgien, oft atypische Pneumonie, Fertilitätsstörungen, Abort bei Wiederkäuern (Infektion über Zeckenkot oder Lochien)	Alpers <i>et al.</i> , 2004; Sting <i>et al.</i> , 2004; Maier <i>et al.</i> , 2003; Hartelt <i>et al.</i> , 2008b
<i>Francisiella tularensis</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>D. reticulatus</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Nager, Hasenartige	Tularämie (Hasenpest), Fieber, Myalgien (Mortalitätsrate bei Menschen 4-6%)	Krauss <i>et al.</i> , 2004; Faulde & Hoffmann, 2001; Maier <i>et al.</i> , 2003
<i>Rickettsia helvetica</i>	<i>Ixodes ricinus</i>	Potentiell Rodentia (Rolle unklar)	Unbekannt	Hartelt <i>et al.</i> , 2004; Maier <i>et al.</i> , 2003; Schex <i>et al.</i> , 2010
<i>Rickettsia slovaca</i>	<i>Dermacentos marginatus</i> , <i>D. reticulatus</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Nager, evtl. Hunde	Zeckenfleckfieber	Maier <i>et al.</i> , 2003; Hartelt <i>et al.</i> , 2008b
<i>Babesia canis</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>D. reticulatus</i> , <i>Haemaphysalis punctata</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Hunde	Babesiose beim Hund	Maier <i>et al.</i> , 2003; Barutzki <i>et al.</i> , 2007; Beelitz <i>et al.</i> , 2008
<i>Babesia divergens</i>	<i>Dermacentor marginatus</i> , <i>Haemaphysalis punctata</i> , <i>Ixodes ricinus</i>	Rinder	Babesiose bei immunschwachen Menschen	Hartelt <i>et al.</i> , 2004; Maier <i>et al.</i> , 2003; Leonhard, 2005

<i>Babesia microti</i>	<i>Dermacentor marginatus, Haemaphysalis punctata, Ixodes ricinus</i>	Nager	Babesiose bei immunschwachen Menschen	Hartelt <i>et al.</i> , 2004; Maier <i>et al.</i> , 2003; Leonhard, 2005
-------------------------------	---	-------	---------------------------------------	--

Tabelle 2: In Deutschland nachgewiesene Krankheitserreger, von Zecken der Familie Ixodidae übertragbar; sensu lato: im weiteren Sinne, sensu stricto: im engeren Sinne, ZNS: Zentralnervensystem, Erythema migrans: Wanderröte, Frühmanifestation der Lyme-Borreliose

Im Anschluss an den generellen Überblick werden die Pathogene betrachtet, die für diese Arbeit eine Rolle spielten. Dabei wird für jedes Pathogen eine systematische Einordnung vorgenommen und die Pathogenität für den Menschen diskutiert, Prävalenzen in Vektoren angegeben und die Rolle verschiedener Vektoren beleuchtet sowie mögliche Reservoir-Wirte herausgestellt.

In der Gruppe der Viren nimmt der Erreger der **Frühsommermeningoenzephalitis (FSME)** eine entscheidende Rolle ein, die Krankheit FSME stellt die bedeutendste durch Zecken übertragene virale Krankheit Europas dar (Süss *et al.*, 2003). Die Krankheit ist seit 2001 in Deutschland meldepflichtig (Frank *et al.*, 2014). In Deutschland erkranken pro Jahr im Durchschnitt 250 Menschen (Süss *et al.*, 2003), die Mehrzahl der Erkrankungsfälle tritt in Bayern und Baden-Württemberg auf, mit einer mittleren Inzidenz von 1,2 Erkrankungen/100.000 Einwohnern im Jahr (Frank *et al.*, 2014). Sie zeigen eine ausgeprägte Saisonalität mit den meisten Erkrankungen im dritten Quartal, gefolgt vom zweiten und vierten Quartal, sowie eine altersspezifische Inzidenz. Es erkranken v.a. Kinder im Alter von fünf bis vierzehn Jahren, sowie Erwachsene nach dem 40. Lebensjahr mit einem Gipfel im siebten Lebensjahrzehnt (Frank *et al.*, 2014).

Der Erreger der FSME wird zu den Flaviviren aus der Familie der Flaviviridae mit den Genera Flavivirus und Pestivirus (Rolle und Mayr, 2007) gezählt, es werden drei Subtypen unterschieden (Randolph, 2008, Süss *et al.*, 2003), der europäische, sibirische und fernöstliche. Für den europäischen Subtypus ist *Ixodes ricinus* der Hauptvektor, zahlreiche weitere Arten können in den Übertragungszyklus involviert sein (Labuda und Nuttall, 2004). Neuere Forschungen aus Sachsen haben das Virus auch in *Dermacentor reticulatus* nachgewiesen (Chitimia-Dobler *et al.*, 2019), wenn *I. ricinus* und *D. reticulatus* in einem Gebiet sympatrisch vorkommen, fungieren sie beide gleichermaßen als Vektoren.

Die hauptsächlichen Reservoir-Wirte für das Virus bilden *Myodes glareolus* und *Apodemus flavicollis* (Kozuch *et al.*, 1990, Randolph *et al.*, 1999), wobei die Wirbeltier-Reservoirs nur eine geringe, kurz andauernde Virämie ausbilden (Kozuch *et al.*, 1981), so dass das Virus nur durch Ko-Feeding in der Natur aufrecht erhalten werden kann (Randolph *et al.*, 1999, Süss und Kahl, 1999).

Für das Virus wurde im Juli 2008 auch die Übertragung durch den Verzehr von Rohmilch infizierter Ziegen in Österreich nachgewiesen (Holzmann et al., 2009), aus Estland, Slowenien und Ungarn wurden ebenfalls Fälle gemeldet (Caini et al., 2012, Hudopisk et al., 2013, Kerbo et al., 2005).

Die Durchseuchung von Zecken mit dem FSME-Virus ist im Vergleich zu anderen Pathogenen gering und lag Frank et al. (2014) zufolge von 1990 bis 2010 bei unter 2% (Frank et al., 2014). Für Rheinland-Pfalz ist vom Robert-Koch-Institut im Jahr 2019 ein FSME-Risikogebiet (LK Birkenfeld) ausgewiesen worden (Robert-Koch-Institut, 2019a), das Infektionsrisiko wird landesweit als bestehend aber gering eingeschätzt (Woessner et al., 2001, Zöllner et al., 1998). Wegen der geringen Inzidenzen in Rheinland-Pfalz und der Instabilität der Virus-DNA, die eine sofortige Aufbewahrung abgesammelter Zecken bei sehr niedrigen Temperaturen erfordert, um einen aussagekräftigen Nachweis führen zu können (G. Dobler, pers. Kommentar), wurde auf die Untersuchung in dieser Studie verzichtet.

Unter den bakteriellen Krankheiten, die durch Zecken übertragen werden, ist die **Lyme-Borreliose** die häufigste Krankheit in Europa und den USA (Poggensee et al., 2008, Strnad et al., 2017). Erreger der Lyme-Borreliose zählen zu den Spirochäten, die der Klasse der Spirochaetes und der Ordnung Spirochaetales zugeordnet werden. Die Ordnung ist untergliedert in drei Familien, Spirochaetaceae mit der Gattung *Borrelia*, Brachyspiraceae und Leptospiraceae (Karami et al., 2014). Innerhalb der Gattung *Borrelia* umfasst der *Borrelia burgdorferi* sensu lato Komplex 18 benannte Arten und eine Genomspezies, d.h. eine nur durch ihre DNA charakterisierte Art. Elf Arten aus diesem Komplex wurden ausschließlich in Eurasien nachgewiesen: *B. afzelii*, *B. bavariensis*, *B. garinii*, *B. japonica*, *B. lusitaniae*, *B. sinica*, *B. spielmanii*, *B. tanukii*, *B. turdi*, *B. valaisiana* und *B. yangtze*, weitere fünf Arten (*B. americana*, *B. andersonii*, *B. californiensis*, *B. carolinensis* und *B. kurtenbachii*) galten als ausschließlich in USA vorkommend. *B. carolinensis* wurde mittlerweile auch in Europa nachgewiesen, auch *B. burgdorferi* sensu stricto (*Bbss*) und *B. bissettii* kommen sowohl in Europa als auch USA vor (Rudenko et al., 2011). Die Arten *Bbss*, *B. afzelii* und *B. garinii* sind die Arten, die am häufigsten Lyme-Borreliose beim Menschen hervorrufen.

Deutschland zählt als Hochendemie-Gebiet, in dem vier als humanpathogen geltende Arten (*Borrelia burgdorferi* sensu stricto, *B. afzelii*, *B. garinii*, *B. spielmanii*) nachgewiesen wurden (Poggensee et al., 2008). Eine weitere Art, *B. bavariensis*, gilt als humanpathogen und ist für Europa nachgewiesen, für *B. valaisiana*, *B. lusitaniae* und *B. bissettii* ist die Pathogenität für den Menschen noch nicht eindeutig geklärt (Rizzoli et al., 2011).

Da Lyme-Borreliose nicht in allen Bundesländern als meldepflichtig gilt, kann für Deutschland keine genaue Häufigkeit angegeben werden. Die Inzidenzen schwanken zwischen 26 (2015) und 41 (2013) Erkrankungen/100.000 Einwohner jährlich (Robert-Koch-Institut, 2019b), mit starken geografischen Unterschieden. Eine sekundärdatenbasierte Studie, die Abrechnungen von Ärzten und Krankenhäuser

einbezogen, ermittelte eine Rate von 214.000 Patienten, die im Rahmen einer Borreliose-Erkrankung jährlich Abrechnungen erstellen (Robert-Koch-Institut, 2019b).

In der Studie von Richter und Matuschka (2012) liegt die Prävalenz von Spirochäten in wirtssuchenden adulten Zecken in Zentral-Europa bei 22,3% (Richter und Matuschka, 2012), Strnad et al. (2017) geben in ihrer europaweiten Metastudie zu 23 Ländern eine Gesamt-Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* sensu lato von 19,3% in Zecken an (Strnad et al., 2017). Die Arten, die europaweit am häufigsten nachgewiesen werden, sind *B. afzelii*, *B. garinii* und *B. valaisiana* (Estrada-Peña et al., 2018). Für Deutschland werden Gesamt-Prävalenzen von 9,5-34,1% *Bbsl* in wirtssuchenden geflaggteten Nymphen und adulten *I. ricinus* berichtet (Bingsohn et al., 2013, May et al., 2015, Mehlhorn et al., 2016). Bingsohn et al. (2013) und May et al. (2015) weisen *Borrelia afzelii*, *B. garinii* und *B. valaisiana* als am häufigsten nachgewiesene Arten aus.

Der *Bbsl*-Komplex wird hauptsächlich von Zecken der Gattung *Ixodes* übertragen (Wójcik-Fatla et al., 2016), aufgrund der weiten Verbreitung, des großen Wirtsspektrums und des Übertragungspotentials für viele Pathogene ist *I. ricinus* der Hauptvektor für Borrelien (z.B. Burri et al., 2014, Duijvendijk et al., 2015, Sormunen et al., 2016a). Die Infektionsrate für *Bbsl* in adulten *I. ricinus* liegt z.T. signifikant höher als in Nymphen (Mejlon und Jaenson, 1993, Rauter und Hartung, 2005, Wilhelmsson et al., 2013b, Strnad et al., 2017), es wurden bei hoher Nymphen-Abundanz aber auch höhere Infektionsraten von Nymphen gegenüber Adulten festgestellt (Raileanu et al., 2017). Die Übertragung der Borrelien erfolgt selten von infizierten weiblichen Zecken direkt auf die Nachkommen (Lindgren und Jaenson, 2006, Sormunen et al., 2016), dafür wird transstadiale Transmission beobachtet (Mejlon and Jaenson, 1993, Van Duijvendijk et al., 2016). Die Mehrzahl der Zecken wird infiziert, wenn der Saugakt an einem mit Borrelien infizierten Wirtstier stattfindet (Richter et al., 2002, Lindgren und Jaenson, 2006). Für einige Arten (*B. burgdorferi* sensu stricto, *B. afzelii*, *B. garinii* und *B. valaisiana*) wurde die Übertragung durch Ko-Feeding nachgewiesen (Belli et al., 2017, Voordouw, 2015).

Etwa 50 Wirbeltierarten sind als Reservoir-Wirte für den *Bbsl*-Komplex (siehe oben) beschrieben (Gern et al., 1998), Kleinsäuger (Mäuse und Spitzmäuse), mittelgroße Säuger (Eichhörnchen, Igel, Dachs) und Vögel umfassend. Große Ruminantia gelten als Reservoir-inkompetent für Borrelien, so werden z.B. Rehwild, Rotwild und Dammwild als Reservoir-Wirte ausgeschlossen (Gern et al., 1998, Hofmeister et al., 2016, Kurtenbach et al., 2002, Rosef et al., 2009). Innerhalb des Komplexes ergeben sich spezifische Wirtsspektren für einzelne Genospezies. *B. afzelii* ist innerhalb Europas mit Wirten der Ordnung Rodentia assoziiert (Hanincova et al., 2003, Humair et al., 1995, Millins et al., 2018, Pichon et al., 2006, Van Duijvendijk et al., 2016), *B. valaisiana* und zahlreiche Varianten von *B. garinii* finden sich in Vögeln (Hanincova et al., 2003, Humair et al., 1998, Millins et al., 2018; Olsén et al., 1993, Pichon et al., 2006).

Die Übertragungskompetenz von Rodentia für Borrelien kann variieren, Mäuse und Wühlmäuse spielen eine unterschiedliche quantitative Rolle in der Ökologie von Borreliosen, da z.B. die Rötelmaus Spirochäten effektiver überträgt als die Gelbhalsmaus (Hanincova et al., 2003, Humair et al., 1999).

In der aktuellen Forschung rücken Ko-Infektionen verstärkt in den Mittelpunkt. Befallene Zecken zeigen im europäischen Raum am häufigsten Ko-Infektionen von *I. ricinus* mit *Borrelia* spp. und *Rickettsia* spp. (Raileanu et al., 2017). Lange Zeit galt das mediterrane Fleckfieber als einzige zeckenübertragene **Rickettsiose** (Brouqui et al., 2007), Forschungen der letzten Jahre zeigen, dass mindestens sechs weitere Rickettsien-Arten Krankheiten beim Menschen erzeugen.

Innerhalb der Klasse der Alphaproteobacteria gehören die Rickettsien als obligat intrazelluläre Bakterien zur Ordnung der Rickettsiales und der Familie Rickettsiaceae (Fournier und Raoult, 2009). Die Einteilung der Gattung *Rickettsia* erfolgt neueren Arbeiten zufolge in vier Gruppen: Während zunächst nur in SFG (spotted fever group), TG (typhus group) und AG (ancestral group) eingeteilt wurde (z.B. Obiegala et al., 2016), folgen andere Studien aufgrund molekularer und phylogenetischer Methoden einer Einteilung in eine weitere vierte Gruppe, TRG (transitional group) (Gajda et al., 2017, Parola et al., 2013, Shpynov et al., 2018). Shpynov et al. (2018) weisen aber darauf hin, dass diese Gruppe weitgehend keinen Eingang in die Systematik gefunden hat. Auch hinsichtlich der Anzahl der Rickettsien-Arten lassen sich unterschiedliche Angaben finden: Parola et al. (2013) geben 26 Arten mit Unterarten an, Shpynov et al. (2018) und Mardosaite et al. (2018) führen 30 Arten an (Mardosaite-Busaitiené et al., 2018, Parola et al., 2013, Shpynov et al., 2018). In Europa gelten *Rickettsia conorii* und *R. massiliae*, sowie *R. slovaca*, *R. raoultii* und *R. rioja* als gesichert humanpathogen, die Pathogenität für *R. helvetica* und *R. monacensis* bleibt trotz Fallberichten umstritten (Gajda et al., 2017).

In Europa schwanken die Prävalenzen von Rickettsien in Zecken erheblich, Sormunen (2016) gibt für wirtssuchende Nymphen eine Prävalenz von 1,12-18%, für wirtssuchende Adulte 1,9-58% an (Sormunen et al., 2016a). Zu Rickettsien-Prävalenzen in Zecken seien exemplarisch vier Studien aus Deutschland angeführt. Hartelt et al. (2004) ermitteln in geflaggten *I. ricinus* aus Baden-Württemberg eine Prävalenz von 8,9% (Hartelt et al., 2004). Franke et al. (2010) stellen für *I. ricinus*, die an Vögeln saugten, eine Prävalenz von 2,1%, an Zecken von Nagetieren 1,8% und für wirtssuchende *I. ricinus* 4,1 % Rickettsien-Prävalenz fest (Franke et al., 2010). Galfsky et al. geben eine Prävalenz von 10,3% in geflaggten Zecken (*I. ricinus* und *D. reticulatus*) an und ermittelt in *I. ricinus* von Kleinsäugetern 40,7% (Larven) und 28,3% (Nymphen) neben 20% in *D. reticulatus*-Larven und 78,4% in *D. reticulatus*-Nymphen von Kleinsäugetern aus Sachsen (Galfsky et al., 2019). Obiegala et al. (2016) weisen in 41,6% aller von Kleinsäugetern abgesammelten Zecken *Rickettsia* spp. nach, mit signifikant höheren Prävalenzen (85,6%) in *Dermacentor reticulatus* als in *Ixodes ricinus* (20,4%) (Obiegala et al., 2016).

Am häufigsten wird *R. helvetica* in Zecken und Kleinsäuger-Populationen nachgewiesen (Burri et al., 2011a, Fischer et al., 2018, Kowalec et al., 2019, Pichon et al., 2006).

Als Vektoren fungieren für SFG Rickettsien nur Zecken der Familie Ixodidae (Brouqui et al., 2007, Parola et al., 2013), Minichova et al. schränken stärker ein und nennen die beiden Arten *I. ricinus* und *D. marginatus* als ausschließliche Vektoren (Minichová et al., 2017). Dabei lassen sich bestimmte Pathogen-Vektor-Systeme herausstellen: *D. reticulatus* überträgt häufig *Rickettsia rickettsii* (Galfsky et al., 2019, Špitalská et al., 2012), *D. marginatus* ist häufig mit *R. slovaca* assoziiert (Brouqui et al., 2007, Špitalská et al., 2012), in *I. ricinus* lässt sich *R. monacensis* finden (Galfsky et al., 2019), als auch *R. helvetica* (Brouqui et al., 2007, Galfsky et al., 2019, Parola et al., 2013). Als dominierende Art wird *R. helvetica* in allen Stadien von *I. ricinus* gefunden (Hartelt et al., 2004, Katargina et al., 2015, Minichová et al., 2017). Daneben weisen Parola et al. (2013) Rickettsien auch in *I. hexagonus* und *I. arboricola* nach (Parola et al., 2013).

Die Übertragung im Vektor erfolgt bei Rickettsien sowohl transstadial als auch transovarial (z.B. Socolovschi et al., 2009, Obiegala et al., 2016, Gajda et al., 2017), daneben wird Übertragung durch Ko-Feeding berichtet (Socolovschi et al., 2009). Durch transovariale Übertragung werden Larven potentielle Vektoren für Infektionen am Menschen (Sormunen et al., 2016a), es lässt sich eine hohe Prävalenz in Larvenstadien nachweisen (Burri et al., 2014). Die Infektionsrate in saugenden Zecken ist höher als in wirtssuchenden, d.h. die Zecken infizieren sich anscheinend zusätzlich über die Blutmahlzeit an infiziertem Wirt, wodurch die Effektivität der transstadialen Transmission gesteigert wird (Biernat et al., 2016). Für *R. helvetica* ist die transovariale Übertragung sehr effektiv (Burri et al., 2014), für *R. slovaca* und *R. parkeri* ebenfalls nachgewiesen (Franke et al., 2010, Parola et al., 2005).

Potentielle Reservoir-Wirte werden in der gegenwärtigen Forschung kontrovers diskutiert. Die Rolle wildlebender Kleinsäuger wird bei Schex et al. (2010) und Gajda et al. (2017) als unklar beschrieben. Obwohl in letztgenannter Studie *R. helvetica*, *R. raoultii* und *R. slovaca* in Kleinsäugetieren nachgewiesen wurde, kommen die Autoren zu dem Schluss, dass Zecken als Vektor UND Reservoir für Rickettsien dienen (Gajda et al., 2017, Schex et al., 2010). Nach Dugat et al. (2015) ist *I. ricinus* der Reservoir-Wirt für Rickettsien in der Natur (Dugat et al., 2015), auch Socolovschi et al. sehen in Zecken das Hauptreservoir für Rickettsien (Socolovschi et al., 2009). Andere Studien gehen davon aus, dass wildlebende Nagetiere (Rodentia) eine Rolle als Reservoirwirt für Rickettsien spielen können, indem sie den Erreger in der Natur erhalten (Mardosaitė-Busaitienė et al., 2018, Minichová et al., 2017).

Neben den Rickettsien zählt auch *Anaplasma phagocytophilum* (*Aph*) zu den zeckenübertragenen Pathogenen, die in Zukunft an Bedeutung gewinnen werden. Dumler (2012) weist darauf hin, dass die humane granulozytäre **Anaplasmosis** (HGA) in Europa und den USA an dritter Stelle der zeckenüber-

tragenen Infektionen beim Menschen steht (Dumler, 2012). Der Erreger wurde zunächst nur mit Erkrankungen bei Wiederkäuern (Europa) und Pferden (USA) in Verbindung gebracht, in neuerer Zeit aber zunehmend in Säugetieren einschließlich dem Menschen entdeckt, immer in den Gebieten, in denen Zecken der Gattung *Ixodes* endemisch vorkommen (Stuen et al., 2013). Silaghi et al. (2017) bezeichnen *A. phagocytophilum* als „emerging human pathogen“ der nördlichen Hemisphäre (Silaghi et al., 2017).

Wie die Gattung *Rickettsia* gehört *Anaplasma* zur Ordnung der Rickettsiales, Familie Anaplasmataceae. Die Gattung *Anaplasma* umfasst sechs beschriebene Arten, *A. bovis*, *A. centrale*, *A. marginale*, *A. phagocytophilum*, *A. platys* und *A. ovis* (Dumler et al., 2005, Silaghi et al., 2017), nach Silaghi könnten zwei kürzlich identifizierte Arten künftig dazugezählt werden. *A. phagocytophilum* (*Aph*) wird gegenwärtig als eine obligat intrazelluläre gram-negative Bakterienart angesehen (Jaarsma et al., 2019), die in Untergruppen aufgeteilt ist: Jahfari et al. (2014) nehmen eine sequenz-basierte Unterteilung aufgrund Analyse des groEl-Gens in vier „ecotypes“ vor, wobei „Ecotype III“ an Rodentia und den spezifischen Vektor *Ixodes trianguliceps* gekoppelt ist (Jahfari et al., 2014).

Für Europa gibt Strle (2004) Prävalenzen von *A. phagocytophilum* in geflaggten *I. ricinus* von 0-30% an (Strle, 2004), wobei die Prävalenzen in adulten Zecken höher liegt als in Nymphen. Richter und Matuschka (2012) ermitteln in ihrer Studie zu wirtssuchenden *I. ricinus* verschiedener europäischer Länder eine Gesamt-Prävalenz von 3,9 %, in Frankreich und der Tschechischen Republik werden keine Anaplasmen nachgewiesen (Richter und Matuschka, 2012). Geflaggte Zecken aus verschiedenen Gebieten Bayerns weisen mittlere Prävalenzen von 6,15% in urbanen Regionen und 4,9% in naturnahen Habitaten auf (Overzier et al., 2013), eine Studie aus Hannover ermittelt Prävalenzen von 3,2% (Schicht et al., 2011), ebenfalls mit höheren Prävalenzen in Adulten als in Nymphen. Mehlhorn et al. (2016) ermitteln für Rheinland Pfalz in geflaggten Zecken von *I. ricinus* Prävalenzen von 0,8-1,7%, für das Saarland leicht höhere Werte von 1,9-3,2% (Mehlhorn et al., 2016). Für wirtssuchende Zecken aus Baden-Württemberg stellen Hartelt et al. (2004) eine Prävalenz von *A. phagocytophilum* in 1,9% der Zecken fest (Hartelt et al., 2004). Die gleiche Studie weist auf Doppelinfektionen (2,6%) von *A. phagocytophilum* und *Rickettsia*-positiven Zecken hin. Weitere Ko-Infektionen von *Anaplasma* und *Borrelia burgdorferi* treten in der Schweiz und den USA auf (Hutchinson et al., 2015, Liz et al., 2000).

Zur Vektorkompetenz verschiedener Zeckenarten für *A. phagocytophilum* ist die Forschungslage uneinheitlich. Während in manchen Studien *I. ricinus* als Hauptvektor angegeben wird (Dumler et al., 2005, Galfsky et al., 2019, Stuen, 2007, Woldehiwet, 2010), gibt es Studien aus Großbritannien (UK), die darauf hinweisen, dass *I. trianguliceps* der kompetente Vektor für diesen Erreger ist (Bown et al., 2003, 2006, Rar und Golovljova, 2011). Bown et al. sehen in *I. ricinus* einen Brückenvektor (vgl. Kapitel 1.5.1), d.h. *Aph* kann in einem Vektor-Wirt-System zwischen *I. trianguliceps* und Wühlmäusen über

den Vektor *I. ricinus* auf Menschen übertragen werden, auch wenn *I. ricinus* alleine nicht in der Lage ist, einen endemischen Zyklus von *Anaplasma* aufrecht zu erhalten (Bown et al., 2006). Selbst wenn *I. ricinus* in einem Habitat abundant vorhanden ist, wird *Aph* in *I. trianguliceps* erhalten (Bown et al., 2009). Dugat et al. (2015) zeigen auf, dass *I. ricinus* nicht in der Lage ist, dauerhafte Infektionen mit *Anaplasma* zu ermöglichen, und unterscheidet zwei Zyklen: einen, in dem Rodentia als Wirtstiere dienen und der Erreger über *I. trianguliceps* übertragen wird, und einen, in dem wildlebende Wiederkäuer Reservoirs sind und *I. ricinus* als Vektor fungiert (Dugat et al., 2015). Die Unterteilung in verschiedene Zyklen nehmen auch Karbowski et al. vor, die in West-Europa einen eigenständigen endemischen Zyklus von *Aph* in Rötelmäusen mit *I. trianguliceps* als Vektor sehen (Karbowski, et al. 2016b). Blañarova et al. (2014) schätzen das Risikopotential für eine Infektion von Menschen eher gering ein, da die Genotypen, die mit wildlebenden Nagern gekoppelt sind, ausschließlich durch *I. trianguliceps* übertragen würden (Blañarová et al., 2014).

Die Ergebnisse von Jahfari et al. (2014) zeigen, dass *I. ricinus* Vektorkompetenz für *Aph* besitzt, sie weisen DNA des Pathogens in allen Stadien von *I. ricinus* nach, sowohl wirtssuchenden als auch saugenden (Jahfari et al., 2014). Daneben werden weitere Arten der Gattung *Ixodes* als vektorkompetent beschrieben. Galfsky et al. (2019) erwähnen die zunehmende Rolle von *D. reticulatus* als Vektor (Galfsky et al., 2019), Jahfari et al. gelingt der Nachweis in saugenden *I. frontalis*, *I. hexagonus* sowie *I. trianguliceps*, in *D. reticulatus* lässt sich der Erreger nicht finden (Jahfari et al., 2014). Auch Silaghi et al. (2012) weisen *Aph* in *I. hexagonus* nach (Silaghi et al., 2012), in Portugal wird neben *I. ricinus* auch *I. ventralis* als vektorkompetent beschrieben (Santos et al., 2004).

Obwohl das Pathogen auch während der Häutung erhalten bleibt und die Infektionsraten von Nymphen höher ist als die von Larven (Ogden et al., 2003), wird die transstadiale Übertragung als möglich aber ineffektiv beurteilt (Krücken et al., 2013, Woldehiwet, 2006). Transovarielle Übertragung ist für *Aph* bisher nicht bestätigt (Dugat et al., 2015, Dumler et al., 2001, Obiegala et al., 2014, Silaghi et al., 2017, Svitáľková et al., 2015), Ko-Feeding tritt auf, wird aber als selten eingeschätzt (Dugat et al., 2015). In Hunden konnte nachgewiesen werden, dass die Übertragung von *Aph* zwar kurz nach Beginn des Saugaktes von *I. ricinus* bereits erfolgt, eine Infektion der Hunde aber erst nach einer Saugdauer von mehr als 48 Stunden beobachtet werden konnte (Fourie et al., 2019).

Da transovarielle Übertragung für diesen Erreger bisher nicht beschrieben wurde, spielen mögliche Reservoir-Wirte eine wichtige Rolle. Im Gegensatz zu Infektionen mit *Bbsl* sind Mäuse bei Befall mit *Aph* nur kurzzeitig infektiös (Levin und Fish, 2000, Woldehiwet, 2010) und außerdem in der Lage, Immunität gegen *Aph* zu entwickeln, so dass sie nur geringfügige Reservoir-Kompetenz aufweisen (Franke et al., 2010). Der Erreger kann aber in einem Ökosystem mit Nagetieren erhalten werden (Bown et al.,

2003). Obwohl der Zeckenbefall bei *Apodemus flavicollis* oftmals stärker ausfällt als bei *Myodes glareolus*, lassen sich in Rötelmäusen höhere Prävalenzen finden (Chastagner et al., 2016).

Dennoch ist die Funktion der Kleinsäuger als Reservoir-Wirte umstritten (Galfsky et al., 2019, Obiegala et al., 2014), zahlreiche Studien weisen darauf hin, dass Ruminantia effektivere Wirte darstellen (Burri et al., 2011a, Ogden et al., 2003), in Rehwild (Cerviden) wurden hohe Prävalenzen nachgewiesen (de la Fuente et al., 2008, Rar und Golovljova, 2011, Richter und Matuschka, 2012, Svitáková et al., 2015, Mysterud et al., 2018), in Slowenien und der Slowakei auch in Wildschweinen (Michalik et al., 2012; Víchová et al., 2014). Die Beobachtung, dass in *Apodemus* und *Myodes* kein Nachweis für *Aph* gelingt, deuten Burri et al. (2014) dahingehend, dass andere Reservoir-Wirte eine Rolle spielen, Nagetiere (Rodentia) aber Reservoirs für Subpopulationen sind, in denen andere Zeckenarten (*I. trianguliceps*) den endemischen Zyklus erhalten (Burri et al., 2014). Auch Obiegala et al. vertreten die Auffassung, dass von *Aph* verschiedene Typen („ecotypes“) vorkommen, die mit verschiedenen Wirten assoziiert sind (Obiegala et al., 2014), Forschungen zur Phylogenie von *Aph* zeigen, dass in Rodentia Haplotypen vorkommen, die mit *I. trianguliceps* oder *I. persulcatus* assoziiert sind und nicht mit *I. ricinus* (Jaarsma et al., 2019). Ebenso ist eine Resistenz-Entwicklung in den Nagetier-Reservoirs, die den Infektions-Zyklus durch den Vektor Zecke unterbricht, denkbar (Galfsky et al., 2019).

1.6.4 Ko-Infektionen

Durch die Forschung zu zeckenübertragenen Pathogenen hat sich v.a. in den letzten Jahren herausgestellt, dass sowohl im Vektor, dem Reservoir-Wirt und bei erkrankten Menschen Ko-Infektionen verschiedener Pathogene vorliegen können. Da der Krankheitsverlauf bei Infektion durch mehrere Pathogene erschwert wird (Belongia, 2002, Diuk-Wasser et al., 2016, Klitgaard et al., 2019) und Ko-Infektionen in zunehmendem Maß bei untersuchten Zecken beobachtet werden (Lejal et al., 2019, Moutailler et al., 2016, Raileanu et al., 2017), ist es nötig, die ökologischen Komponenten, die zum Auftreten, der Verbreitung und der Erhaltung von Ko-Infektionen beitragen, zu untersuchen (Diuk-Wasser et al., 2016).

Adulte Zecken zeigen schon dadurch, dass sie zwei Blutmahlzeiten aufgenommen haben, eine hohe Infektions- und Ko-Infektionsrate; da sie aber weniger zahlreich auftreten und vom Menschen aufgrund ihrer Größe schneller entdeckt und entfernt werden als Nymphen, sinkt das Risiko, durch sie infiziert zu werden (Moutailler et al., 2016).

Das Risiko einer multiplen Infektion nach einem Zeckenstich hängt für Menschen neben der Prävalenz im Vektor auch von der geografischen Region ab: Um Neu-England und in den mittel-atlantischen Staa-

ten der USA sind Ko-Infektionen von *Borrelia burgdorferi* und *Babesia microti* häufig, während in Europa Erreger der Lyme-Borreliose in Kombination mit *A. phagocytophilum* nachgewiesen werden (Swanson et al., 2006). Die hohe Prävalenz von *B. burgdorferi* s.s. und *B. microti* in Zecken und Wirten in den USA wird dahingehend gedeutet, dass Ko-Infektionen einen Vorteil für beide Pathogene bieten, indem der Erhalt der Pathogene im Wirt durch Ko-Infektionen gefördert wird (Diuk-Wasser et al., 2016).

Untersuchungsobjekte der Studien zu Ko-Infektionen sind oftmals Vektoren (Zecken) und Patienten. Für Ko-Infektionen von *Bbsl* und *Aph* in Vektoren (adulten *Ixodes ricinus*) konnten in Europa Prävalenzen von 0,5-22% (Capelli et al., 2012, Swanson et al., 2006) ermittelt werden, eine Studie aus Frankreich verzeichnet bei geflaggten Zecken in 45% der infizierten Zecken Ko-Infektionen mit bis zu fünf Pathogenen, die Ergebnisse weisen auf eine enge Verbindung zwischen *B. garinii* und *B. afzelii* hin (Moutailler et al., 2016). Für die Niederlande wurde in geflaggten Zecken eine Ko-Infektionsrate von *B. burgdorferi* s.l. mit *Rickettsia* spp. von 25% festgestellt (Koetsveld et al., 2016). Auch Patienten, die im Rahmen dieser Studie untersucht wurden, zeigten Serum-Prävalenzen für beide Pathogene. Für Hamburg konnte in geflaggten Zecken eine Ko-Infektionsrate von 25,8% für *Borrelia* spp. und *Rickettsia* spp. ermittelt werden (May et al., 2015), eine Studie aus Thüringen weist in 0,6% geflaggter Zecken (*I. ricinus*) Ko-Infektionen von *B. divergens/A.phagocytophilum* bzw. *B. divergens/Rickettsia* spp. nach (Hildebrandt et al., 2011). Serum-Prävalenzen in Patienten mit Ko-Infektionen von Borrelien und *Anaplasma* liegen in Europa im Bereich von 3,2% (Schweden) bis 17% (Schweiz) (Swanson et al., 2006).

Generell zeigen Studien, dass die Inzidenz von Ko-Infektionen bei den Patienten am höchsten ausfällt, die mit Lyme-Borreliose infiziert sind (Swanson et al., 2006). Neben der Kombination von Borrelien und *Anaplasma* treten in Europa häufig Ko-Infektionen zwischen Borrelien und Rickettsien auf, neuere Forschungen berichten auch von Nymphen und adulten Weibchen (*I. ricinus*), in denen *R. helvetica* und *A. phagocytophilum* nachgewiesen wurden (Klitgaard et al., 2019, Lejal et al., 2019).

Zusammenfassend lässt sich bezüglich Ko-Infektionen sowohl in Vektoren als auch Patienten feststellen, dass diese häufiger vorkommen als bisher angenommen. Sie weisen auf Interaktionen in Übertragungszyklen verschiedener Pathogene hin (Franke et al., 2010) und sollten stärker ins epidemiologische und ökologische Blickfeld gerückt werden.

1.7 Zielsetzungen der Arbeit

Für die vorliegende Arbeit wurden Daten zu Kleinsäuger-Populationen, deren Zeckenbefall, sowie wirtssuchender Zecken an verschiedenen Standorten im Bienwald aufgenommen.

Die drei Untersuchungsgebiete (Eichelgarten=EG, Viehunger Allee=VA, Porbelsee=PS) repräsentieren zum einen typische Mischwald-Habitats in Süd-Deutschland bzw. Rheinland-Pfalz (RP), die allerdings die Besonderheit zeigen, aufgrund von Staunässe und erhöhtem Grundwasserspiegel eine hohe Bodenfeuchte (siehe Kapitel 2.1) aufzuweisen. Zum anderen wurden sie gewählt, um eine Vergleichbarkeit zu den Habitats aus einer Studie in Baden-Württemberg (Littwin 2016) zu ermöglichen. Zwei Standorte mit Nadel-Laub-Mischwald (EG und PS) und ein Standort mit Laub-Mischwald (VA), die in der Höhe (über Meeresspiegel) nur wenig variieren (Kapitel 2.2), können mit drei Habitats aus der Studie in BW, dem Auwald, sowie Hardtwald und Michaelsberg als Mischwälder (100 – 250 m über Meeresspiegel) verglichen werden. Die Standorte in BW stellen mittelfeuchte (Auwald) bis trockene (Michaelsberg) Gebiete dar, während alle Standorte im Bienwald (RP) je nach Jahreszeit als mittelfeucht charakterisiert werden.

Die Standorte EG und PS wurden gewählt, um den Einfluss von Rehwild auf den Zeckenbefall von Kleinsäufern und die Pathogen-Prävalenz in den abgesammelten Zecken zu untersuchen. EG repräsentiert einen Standort mit hoher Rehwild-Dichte (Kapitel 2.2.1), bei Standort PS handelt es sich um eine eingezäunte Aufforstungsfläche, die kein bis kaum Rehwild-Aufkommen aufweist, aber gelegentlich von Schwarzwild aufgesucht wird, das den Zaun unterquert.

Die Methodik des Kleinsäuger-Fanges wurde in Anzahl der Fallennächte und Beprobung pro Monat analog zur Studie in BW gewählt, das Fallenraster aber verändert, da das Habitat PS durch den Zaun in der Fläche begrenzt war. Es wurde ein größeres Gebiet (50x50 m) abgesteckt, das zwei Lebendfallen an jedem Markierungspunkt aufwies, im Gegenzug zu drei kleineren Gebieten mit je nur einer Lebendfalle an jedem Markierungspunkt in der Studie aus BW. Fallenraster sind für Abschätzung der Populationsdichte besser geeignet als Transekte und reduzieren Randeffekte, die bei Fang entlang einer Linie auftreten können (Bondrup-Nielsen, 1983 Jones et al., 1996). Da die Anzahl der Fallen (72 pro Habitat) annähernd der Anzahl aus der Studie in BW entsprach (75 pro Habitat) sind die Ergebnisse beider Studien vergleichbar.

In den Probejahren wurden die Kleinsäuger jeweils von März (2014) bzw. April (2015 und 2016) bis Oktober gefangen, da in diesen Monaten die Aktivität wirtssuchender Zeckenstadien und die der Kleinsäuger überlappen. In Mitteleuropa erstreckt sich die Wirtssuche von *I. ricinus*, der in dieser Studie hauptsächlich gefangenen Art, auf April bis Ende Oktober, in dieser Zeit finden sich saugende Larven und Nymphen auf Rodentia (Matuschka et al. 1990, Randolph et al. 2002, Kahl und Petney 2019)

und auch Zeckenstiche an Menschen werden in diesem Zeitrahmen beobachtet (Wilhelmsson et al. 2013a).

Die dreimalige Probennahme (zwei Fallennächte) ermöglichte eine realistische Schätzung der Populationsgröße (Seber, 1986), der einmalige Eingriff pro Monat sollte den Einfluss auf die Kleinsäuger-Population so gering als möglich halten (Bergstedt, 1965) und eine Ermittlung von Zecken-Abundanzen unabhängig von der Probennahme des Vormonats ermöglichen (Jones et al., 2015). Gleichzeitig waren die Zeit-Intervalle zwischen den Beprobungen kurz genug, um Veränderungen in der Populationsdynamik verlässlich zu erfassen.

Neben dem Nachweis auf Borrelien wurden die von Kleinsäufern als auch von der Vegetation abgesammelten Zecken auf Rickettsien und *Anaplasma phagocytophilum* untersucht, zwei Pathogene, die als zeckenübertragene Erreger zunehmend an Bedeutung für die menschliche Gesundheit gewinnen.

Die vergleichbare Methodik zur Arbeit aus Baden-Württemberg bei gleichzeitiger Durchführung an anderen Standorten soll es ermöglichen, die Zusammensetzung der Kleinsäuger-Populationen an den Standorten im Bienwald zu analysieren und Rückschlüsse auf die Bedeutung der Kleinsäuger-Wirte für Zecken zu ziehen. Gleichzeitig soll der Einfluss der höheren Bodenfeuchte auf Kleinsäuger-Populationen, deren Zeckenbefall und die Zeckenpopulationen untersucht werden. Es wird eine Analyse von Umwelteinflüssen und ihre möglichen Auswirkungen auf die Kleinsäuger- und Zecken-Populationen vorgenommen, um Faktoren zu identifizieren, die die Abundanz beider beeinflussen.

Diese Basis soll dazu dienen, die Auswirkungen der Zecken-Wirt-Interaktionen auf zeckenübertragene Pathogene herauszustellen und die Pathogenlast sowohl der Zecken von den Kleinsäufern als auch der wirtssuchenden Zecken auf der Vegetation zu untersuchen und im Vergleich zur Studie aus Baden-Württemberg zu beurteilen. Daraus soll eine Einschätzung des Infektionsrisikos für den Menschen resultieren, den ein Zeckenstich im Bienwald birgt.

Der Vergleich zur Studie in Baden-Württemberg als auch das Einbeziehen weiterer Daten zu verschiedenen Standorten im Bienwald ermöglicht es, die gewonnenen Ergebnisse in einen größeren ökologischen Zusammenhang zu stellen.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete

Die Datenerhebung zur vorliegenden Arbeit erfolgte im Bienwald, einem etwa 12 513 Hektar großen Waldgebiet im südöstlichen Rheinland-Pfalz, eingebettet in die vorderpfälzische Rheinebene. Als größter Niederungswald in Rheinland-Pfalz vernetzt der Bienwald Nordvogesen, Pfälzer Wald und Rheinauen miteinander und hat als FFH-Gebiet (Fauna-Flora-Habitatrichtlinie vom 21. Mai 1992) und Vogelschutzgebiet im Sinne der Natura 2000 eine hohe ökologische Bedeutung. Östlich wird der Bienwald durch die Rheinauen begrenzt, im Süden liegt er an der Grenze zu Frankreich und stößt an das Tal der Lauter.



Abb. 2.1: Rheinland-Pfalz, Übersicht

Quelle: <https://www.geoportal.rlp.de>



Abb. 2.2: Lage des Bienwalds in RP

Quelle: <https://www.wald-rlp.de>

Durch seine Lage steht der Bienwald von westlicher Seite unter atlantischem Klima, von Osten unter kontinentalem und von Süden unter zunehmend mediterranem Klima. Die Jahresdurchschnittstemperatur liegt bei $10,0^{\circ}\text{C}$, der durchschnittliche Niederschlag pro Jahr bei 680 bis 700 mm/m^2 .

Der größte Teil des Bienwaldes (10.793 Hektar) unterliegt der staatlichen Verwaltung durch die Landesforsten Rheinland-Pfalz, die verbleibenden 1720 Hektar werden durch die umliegenden Gemeinden bewirtschaftet (Quelle: Forstamt Bienwald, Kandel).

Das Waldgebiet wird in den „nassen“ (westlich der B9 gelegen) und „trockenen“ (östlich gelegenen) Bienwald unterschieden, wobei auf den Grundwasserspiegel durch Wassereinstau Bezug genommen wird: Im „nassen“ Bienwald sind die Böden durch Grund- und Stauwasser geprägt, in manchen Teilen

liegt das Grundwasser nur knapp einen halben Meter unter der Bodenoberfläche. Der Boden besteht aus stauenden Schichten unterschiedlicher Tiefe, über denen eine Kiesschicht lagert, in der sich Stauwasser sammelt. Durchzogen ist der Bienwald zum einen von Kulturgräben, deren Anlage sich bis ins 18. Jahrhundert nachweisen lässt, sowie einem Wegenetz mit Dolen, das zu Beginn des 19. Jahrhunderts entstand (https://www.wald-rlp.de/fileadmin/website/forstamtsseiten/bienwald/downloads/graeben_und_baeche.pdf). Dieses Wegenetz hat, da es den gesamten Bienwald durchzieht, einen Einfluss auf eine sehr große Fläche und sorgt für Wasserrückstau sowohl im „nassen“ als auch im „trockenen“ Bienwald. In Hochwassersituationen können so zusammenhängende Wasserrückstauflächen entstehen, die den Eindruck einer Seenlandschaft vermitteln. Die Abbildungen 2.3 und 2.4 zeigen den selben Standort im Verlauf eines nassen Jahres.



Abb. 2.3 Waldort „Blaubrück“ am 06.02.2001



Abb. 2.4 Waldort „Blaubrück“ am 11.07.2001

im Verlauf eines niederschlagsreichen Jahres, Quelle: https://www.waldrlp.de/fileadmin/website/forstamtsseiten/bienwald/downloads/graeben_und_baeche.pdf, S.15, mit freundlicher Genehmigung durch J. Becker

Zusätzlich wurde neben der Anlage der Kulturgräben im 18. Jahrhundert eine künstliche Vernässung des Bienwaldes durch die Einleitung der Lauter bewirkt, die sich noch Anfang des 19. Jahrhunderts durch eine „Verschiebung der Nässesituation“ ([graeben_und_baeche.pdf](https://www.waldrlp.de/fileadmin/website/forstamtsseiten/bienwald/downloads/graeben_und_baeche.pdf)) nachweisen lässt, auch wenn eine künstliche Wassereinleitung in den Bienwald seit 200 Jahren nicht mehr erfolgt. Trotz des reichlichen Wasservorkommens gibt es insgesamt wenig Wasserabfluss aus dem Gebiet des Bienwaldes. Bäche, die im „nassen“ Bienwald in feuchten Perioden Wasser führen, versickern häufig bei der Passage des „trockenen“ Bienwaldes. Die Bäche des Bienwaldes führen i.d.R. im Winter und Frühjahr Wasser, während sie im Sommer und Herbst trockenfallen. Wasser, das im Bienwald beobachtet wird, ist daher Stauwasser, das sich nach längeren bzw. ergiebigen Regenphasen ansammelt, der Wasserstand auf Flächen im Bienwald steht in direktem Zusammenhang zur Niederschlagsmenge (Johannes Becker, pers. Mitteilung).

Der Wasserrückstau im „nassen“ Bienwald wirkt sich auch auf die Vegetation aus: Während im westlichen Teil Mischwälder von Stieleiche und Hainbuche sowie Erlenbruchwälder zu finden sind, dominieren im östlichen Teil Kiefernwälder, durchmischt mit Rotbuche. Insgesamt überwiegt im Bienwald der Nadelholzanteil (56%) gegenüber dem Laubholzanteil (44%). Laut dem Bundesamt für Naturschutz umfasst der Bienwald die „flächenmäßig größten und qualitativ hochwertigsten Feuchtwaldgebiete“ im Südwesten Deutschlands (<https://www.bfn.de/foerderung/%20naturschutzgrossprojekt/liste-laufender-vorhaben/ngp-lfd-agrar-wald-steckbriefe/bienwald.html>).

2.2 Dreijährige Beprobung

Es wurden drei Standorte im Bienwald über drei Jahre beprobt, alle Standorte befinden sich westlich der B9 und werden zum Bereich des „nassen“ Bienwalds gerechnet. Tabelle 3 gibt einen Überblick.

	Eichelgarten (EG)	Viehungerallee (VA)	Porbensee (PS)
Koordinaten	N49° 00.731' E8° 04.619'	N48° 59.596' E8° 08.865'	N49° 00.478' E8° 07.673'
Höhe über Meeresspiegel	158m	137m	136m
Mischung	Laub-Nadel-Mischwald	Laub-Mischwald	Laub-Nadel-Mischwald
Hauptbaumart	Stieleiche	Stieleiche	Stieleiche
Niederschlagsgruppe	750-850mm/J	750-850mm/J	750-850mm/J
Wasserregime	mittel staunass	mittel staunass	mittel staunass
Geologie	Schwemmfächer-sedimente, Sand bis Kies	Schwemmfächer-sedimente, Sand bis Kies	Schwemmfächer-sedimente, Sand bis Kies
Substratreihe	Eiszeitliche Sande	Hydromorphe Lehmsande	Hydromorphe Lehmsande

Tabelle 3: Übersicht über Lage und Eigenschaften der beprobten Standorte, Meeresspiegel: Referenz Nordsee (Amsterdamer Pegel)

2.2.1 Eichelgarten



Der Standort Eichelgarten liegt innerhalb des Bienwaldes in der Abteilung „Eichelgarten-Mühlpfad“, einem Laub-Nadel-Mischwald mit der Hauptbaumart Stieleiche (*Quercus robur*). Daneben lassen sich in dieser Abteilung Hainbuche (*Carpinus betulus*), Waldkiefer (*Pinus sylvestris*), Hänge-Birke (*Betula pendula*), Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) und Weiß-Tanne (*Abies alba*) finden. Das Gebiet wird als mittel staunass eingestuft. Es war ganzjährig eine bodendeckende Laubschicht zu beobachten.

Abb. 2.5: Standort Eichelgarten, Quelle: Monika Schaeffer, Juli 2014

In diesem Gebiet wurde durch Fotofallen-Monitoring sowie Untersuchung von Losungsfunden (Ebert et al., 2012) eine hohe Rehwilddichte nachgewiesen. Abbildung 2.6 zeigt das Untersuchungsgebiet zum Fotofallen-Monitoring und die Lage des Standortes Eichelgarten innerhalb des Gebietes.

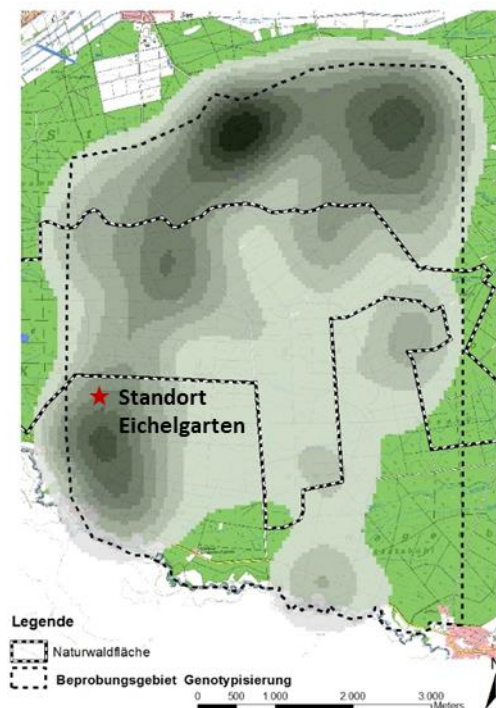


Abb. 2.6: Untersuchungsgebiet zur Rehwilddichte im Bienwald, Ergebnisse der Kotfunde (Hotspots) im Januar 2013, und Lage des Standortes Eichelgarten; mit freundlicher Genehmigung durch J. Sandrini; ★ Standort Eichelgarten

An diesem Standort befinden sich in unmittelbarer Nähe zwei Ansitze für die Rehwildjagd (N49° 00.249' E8° 04.684'/N49° 00.546' E8° 04.583'), sowie zwei Salzlecken für Rehwild (N49° 00.265' E8° 04.670'/N49° 00.605' E8° 04.630'). Aufgrund der Lage weit im Inneren des Bienwalds ist hier nur selten Publikumsverkehr zu beobachten.

Während dieser Standort im Jahr 2014 einen naturnahen ökologischen Zustand aufwies, wurde Ende des Jahres eine Durchforstung zur Reduktion der Weymouthskiefer (*Pinus strobus*) mit Vollernter und Rückezug durchgeführt. Der Vollernter fällt die Bäume, entlastet sie und schneidet sie auf verschiedene Längen, die dann auf den Rückezug aufgeladen werden (Axel Behrendt, pers. Mitteilung). Bei dieser Maßnahme wurde der Waldboden stark verdichtet, nicht verwertbare Anteile verblieben auf der Beprobungsfläche.



Abb. 2.7: EG im Mai 2014
Quelle: Monika Schaeffer



Abb. 2.8: EG im Mai 2015
Quelle: Monika Schaeffer

2.2.2 Viehunger Allee



Abb. 2.9: Standort Viehunger Allee,
Quelle: Monika Schaeffer, Oktober 2014

Der Standort Viehunger Allee liegt nahe der Ortschaft Scheibenhardt in der Abteilung „Jacobsfeld-Viehunger“, einem Laub-Mischwald mit der Hauptbaumart Stieleiche. In dieser Abteilung treten außerdem Rotbuche, Hainbuche, Waldkiefer und Schwarz-Erle (*Alnus glutinosa*) auf, das Gebiet wird als mittel staunass eingestuft. Es war ganzjährig eine bodendeckende Laubschicht zu beobachten.

An diesem Standort wurden wiederholt Spuren von Schwarzwild beobachtet, so z.B. Suhlen oder Bisspuren an den Markierungsfähnchen.

2.2.3 Porbelsee



Abb. 2.10: Standort Porbelsee
Quelle: Monika Schaeffer, Mai 2015

Am Standort Porbelsee in der Abteilung Reservat-Porbelsee wurde ein Gebiet beprobt, das zur Aufforstung von einem Zaun gegen Reh- und Schwarzwild umgeben war. Die Fläche dieses eingezäunten Gebietes betrug 6949m², das Vorkommen von Rehwild konnte hier nahezu ausgeschlossen werden. Schwarzwild dagegen war jedoch in der Lage, den Zaun zu unterqueren. Es war ganzjährig eine bodendeckende Laubschicht zu beobachten.

In diesem Gebiet lassen sich Stieleiche, Rotbuche, Waldkiefer, Hainbuche und Erle finden. Dieser Standort war im Laufe der Beprobung wiederholt durch Staunässe geprägt, an der Vegetation war dies durch Bewuchs mit Binsen und Adlerfarn (*Pteridium aquilinum*) zu beobachten.

Weitere Bilder zu allen Standorten im Jahresverlauf während des dreijährigen Probenzeitraums stehen zur Verfügung und können bei Bedarf angefragt werden.

Abbildung 2.11 zeigt eine Übersicht der Lage aller drei Standorte im Bienwald sowie die Transekte an den drei Probenstandorten.

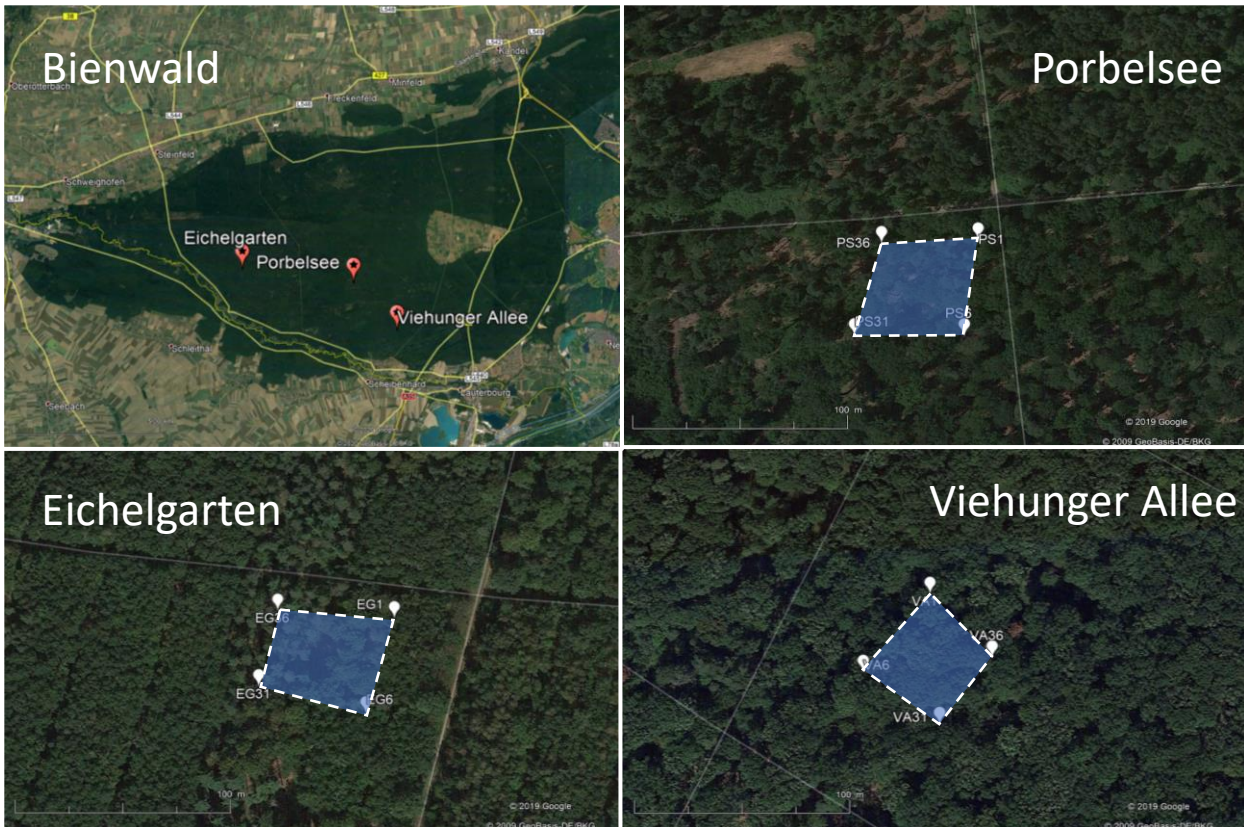


Abb. 2.11: Lage aller drei Standorte im Bienwald (oben links), Transekte Porbelsee (oben rechts), Eichelgarten (unten links), Viehunger Allee (unten rechts); Quelle: Google Earth 2019, GeoBasis DE/EKG, 2009

2.3 Einjährige Beprobung

Neben den Zecken, die über drei Jahre von der Vegetation geflaggt wurden, fließen in diese Arbeit außerdem Daten über Zecken ein, die in kürzeren Beprobungszeiträumen an neun weiteren Standorten erhoben wurden. Im Jahr 2015 erfolgte von April bis August einmal im Monat eine Beprobung eines Gebietes im östlichen Teil des „trockenen“ Bienwalds, dem Standort Sandbuckel (SB). An diesem Standort wurde innerhalb des Waldes (Laubstreu) und entlang eines Waldweges beprobt.

In den Jahren 2016 und 2017 wurden vier Standorte im „feuchten“ Bienwald und weitere 4 Standorte im „trockenen“ Bienwald ebenfalls einmal pro Monat im Frühjahr, März bis Mai, beprobt. Tabelle 4 auf der nächsten Seite gibt einen Überblick.

Standort	Koordinaten	Beprobungs-zeitraum	Fläche
SB, Laubstreu	N48°59.719' E8° 12.018'	26.04.2015, 29.05.2015 26.06.2015, 24.07.2015 31.08.2015	50m ²
SB, Waldweg	N49° 00.515' E8° 04.553'	siehe oben	50m ²
Feuchtgebiet 1	48°59'10.5"N 8°08'50.1"E	11.03.2016, 30.04.2016, 22.05.2016 11.03.2017, 23.04.2017, 20.05.2017	100m ²
Feuchtgebiet 2	48°59'28.2"N 8°09'20.9"E	11.03.2016, 30.04.2016, 22.05.2016 11.03.2017, 23.04.2017, 20.05.2017	100m ²
Feuchtgebiet 3	48°59'57.7"N 8°09'57.9"E	11.03.2016, 30.04.2016, 22.05.2016 11.03.2017, 23.04.2017, 20.05.2017	100m ²
Feuchtgebiet 4	49°00'17.6"N 8°09'28.0"E	11.03.2016, 30.04.2016, 22.05.2016 11.03.2017, 23.04.2017, 20.05.2017	100m ²
Trockengebiet 1	48°59'45.6"N 8°10'53.6"E	11.03.2016, 30.04.2016, 22.05.2016 11.03.2017, 23.04.2017, 20.05.2017	100m ²
Trockengebiet 2	48°59'43.0"N 8°12'18.2"E	11.03.2016, 30.04.2016, 22.05.2016 11.03.2017, 23.04.2017, 20.05.2017	100m ²
Trockengebiet 3	49°00'08.1"N 8°12'54.2"E	11.03.2016, 30.04.2016, 22.05.2016 11.03.2017, 23.04.2017, 20.05.2017	100m ²
Trockengebiet 4	49°00'37.8"N 8°13'03.7"E	11.03.2016, 30.04.2016, 22.05.2016 11.03.2017, 23.04.2017, 20.05.2017	100m ²

Tabelle 4: Überblick über Lage, Fläche und Zeiträume der einjährig beprobten Standorte

Die folgende Abbildung 2.12 zeigt die Lage der acht Standorte, die in den Jahren 2016 und 2017 jeweils von März bis Mai beprobt wurden. Dabei lagen vier Standorte im „feuchten“ Bienwald (F1-F4) und vier Gebiete im „trockenen“ Bienwald (T1-T4).

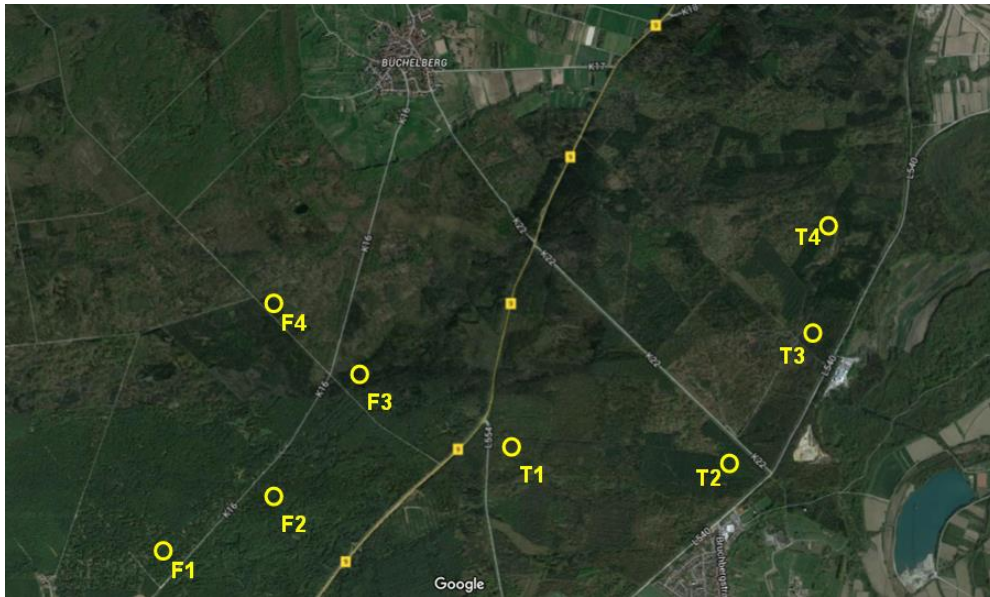


Abb. 2.12: Lage der Untersuchungsstandorte im feuchten (F1 – F4) und trockenen Bienwald (T1-T4), Quelle: Babian 2016.

2.4 Untersuchungsmethoden im Freiland

2.4.1 Kleinsäugerfang

Von März 2014 bis Oktober 2014 sowie in den zwei folgenden Jahren (2015 und 2016) von April bis Oktober wurden an den drei Standorten Kleinsäuger gefangen. In das jeweilige Untersuchungsgebiet wurde ein Raster von 50 x 50 m gelegt, in welchem im Abstand von je zehn Metern sechs Markierungspunkte (Bambusstöcke) in sechs Reihen gesetzt wurden, so dass 25 Kleinquadrate resultierten. Das Markierungsraster verblieb den gesamten Probenzeitraum über am jeweiligen Standort, defekte oder fehlende Markierungen wurden ersetzt. Insgesamt wurde pro Standort eine Fläche von 2500 m² beprobt.

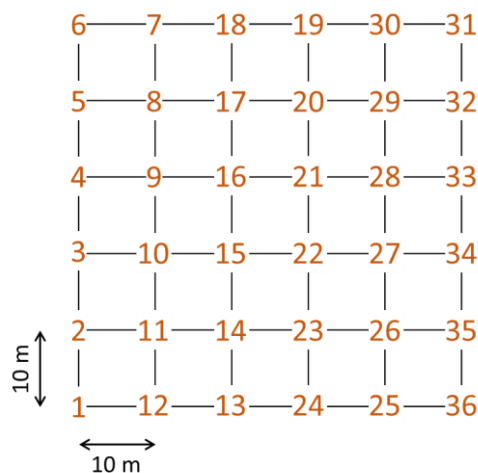


Abb. 2.13: Fallenraster am Beprobungsstandort, Punkte zeigen Bambusstöcke mit jeweiliger Nummer



An jedem Markierungspunkt wurden zwei Fallen (#1a,b - #36a,b) in einem Radius von zwei Metern positioniert und ein „grid trapping“ (Pearson and Ruggiero, 2003) durchgeführt. Die Positionen der Eckpunkte wurden mittels GPS-Handgerät (GARMIN eTrex30, Garmin Deutschland GmbH, Garching) erfasst. Eine Übersicht aller Eckpunkte der drei beprobten Standorte findet sich im Anhang G.

Die Fallen wurden entlang von umgestürzten Baumstämmen, am Rand von Baumwurzeln oder in der Nähe sichtbarer Höhleneingänge aufgestellt. Für ein Wiederauffinden der einzelnen Fallen im Habitat wurden zusätzlich lange Markierungsstöcke neben den Fallen ausgebracht (Abb. 2.14).

Abb. 2.14: Falle mit Markierungsstab
Quelle: Monika Schaeffer

In den Probemonaten (März bis Oktober bzw. April bis Oktober) wurde jeder Standort einmal in zwei aufeinander folgenden Nächten beprobt, in Anlehnung an Goodwin et al. (Goodwin et al., 2001). Es wurden Lebendfallen der Firma Longworth (Longworth Mammal Trap with Nest Box von Penlon Limited, Abingdon Science Park, Barton Lane, Abingdon OX14 3PH) mit Tunnel, in dem sich der Klappenmechanismus befindet, und Nestbox verwendet. Die Nestbox wurde vor dem Ausbringen mit Sonnenblumenkernen und Mehlwürmern als Nahrungsquelle und Heu als Nistmaterial gefüllt. An besonders heißen Tagen wurden zusätzlich Apfelstücke in die Fallen gelegt, um eine ausreichende Flüssigkeitszufuhr der gefangenen Tiere zu gewährleisten.

Für augenfällig gestresste Tiere wurde eine 10%ige Zuckerlösung (Ministry of Environment Lands and Parks, 1998) in einer Tropfflasche mitgeführt.

Die Fallen wurden am späten Nachmittag des ersten Tages (Tag 1) eines Fangzyklus' ausgebracht, am darauf folgenden Tag (Tag 2) morgens und ebenfalls am späten Nachmittag kontrolliert, gefangene Tiere registriert und frei gelassen, und am dritten Tag (Tag 3) morgens nochmal kontrolliert und anschließend eingesammelt (=Session).

In den Monaten November bis einschließlich Februar bzw. März wurde wegen der Wetterbedingungen keine Beprobung durchgeführt, um eine erhöhte Mortalität der Kleinsäuger durch lange Fallennächte, niedrige Temperaturen und dadurch hohen Stress zu vermeiden.

Die gefangenen Mäuse wurden auf Art (Braun and Dieterlen, 2005, Kraft, 2008) Geschlecht (Kunz et al., 1996) und Reproduktionsstatus untersucht und, sofern vorhanden, Zeckenstadien von ihnen abgesammelt.

Jede Maus erhielt mittels Tätowiergerät (Fine Science Tools, Heidelberg, Deutschland; Tätowierpaste Animal Tattoo Ink Paste von Ketchum Manufacturing Inc., 1245 California Ave., Brockville, Ontario, Kanada) und Einmal-Kanülen (27Gx1/2", 0,4x12 mm, Sterican, B. Braun, Melsungen AG, Melsungen, für adulte und subadulte Tiere und 30Gx1/2", 0,3x13 mm, BD, MicrolanceTM, Drogheda, Irland, für juvenile Tiere und Spitzmäuse) eine individuelle Markierung an den Hinterpfoten, siehe Abbildung 2.15.

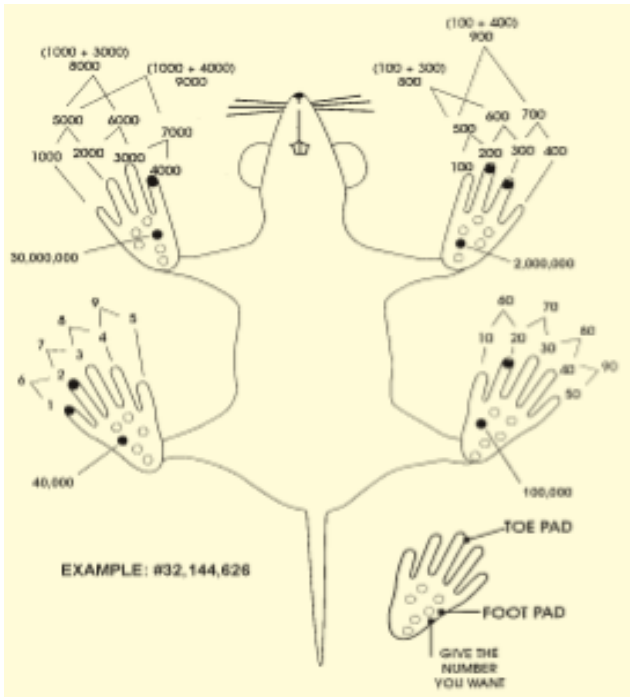


Abb. 2.15: Tätowier-Schema von Fine Science Tools zur Markierung der Kleinsäuger, https://www.finescience.de/de-DE/PDFs/MicrotattooSystem_Instruc.pdf

Wegen ihrer geringen Körpergröße wurde die Tätowierung bei Spitzmäusen am Schwanz vorgenommen, wobei ein Muster aus vier Punkten mit zwei verschiedenen Farben (Tätowierpaste Animal Tattoo Ink und Vollton & Abtönfarbe, Rot matt, Max Bahr, Kirkel, Deutschland) verwendet wurde. Bei Wiederfängen wurde die individuelle Nummer aufgenommen.

Abschließend wurden die gefangenen Mäuse gewogen (Pesola Federwaagen 0-60 g und 0-100 g, Pesola AG, Schindellegi, Schweiz) und entsprechend ihres Gewichtes in Altersklassen eingeteilt (nach Sinski et al. 2006):

<i>A. flavicollis</i>	<i>M. glareolus</i>	<i>S. araneus</i>	<i>S. minutus</i>	Altersklasse
< 20 g	< 15 g			juvenil
20,0 – 30,0 g	15 – 19,5 g			subadult
> 30,0 g	> 19,5 g	ab 6,5 g	ab ca.2,6 g	adult

Tabelle 5: Überblick über die Einteilungskriterien zur Bestimmung der Altersklassen verschiedener Kleinsäuger-Arten nach Sinski et al.

Für Spitzmäuse diente die Einteilung als Unterstützung zur Differenzierung in Wald- und Zwergspitzmaus und orientierte sich an Angaben aus Braun und Dieterlen (Braun und Dieterlen 2005). Die untersuchten Kleinsäuger wurden zum jeweiligen Fallenstandort zurückgebracht und ausgesetzt.

Für den Fang der Kleinsäuger wurde durch die Struktur- und Genehmigungsdirektion Süd, Neustadt a.d. Weinstraße, unter dem Aktenzeichen 42/553-254 eine „Ausnahmegenehmigung für die vorübergehende Entnahme von wild lebenden Tieren der besonders geschützten Arten (Kleinsäuger) für wissenschaftliche Zwecke nach §45 Abs.7 Ziffer 3 BNatSchG“ erteilt.

2.4.2. Probennahme

An jedem Standort erfolgte, sofern es die Witterung zuließ, die Probennahme an Kleinsäufern und von der Vegetation („Drag-Sampling“).

Die in den Fallen gefangenen Kleinsäuger wurden in Plastiktüten überführt und mit einem Griff ins Nackenfell fixiert (Jones et al., 1996). Von den Kleinsäufern wurden eventuell vorhandene Zeckenstadien mit Pinzetten (Dumont, Biologie No.5, Bioform, Nürnberg) abgesammelt, mit besonderem Augenmerk auf Füßen, Ohren, Schnauze, Halspartie und Schwanz der Kleinsäuger. Nach Goodwin et al. (2001) eine verlässliche Methode zum indirekten Nachweis von Zecken (Goodwin et al., 2001). Die Zeckenstadien wurden in Reaktionsgefäße (1,5 ml, Sarsted, Nürnberg) überführt und bis zur weiteren Verwendung bei -20° C aufbewahrt.

Beim Flaggen wird die Vegetation auf Zecken untersucht, die sich auf Wirtssuche („questing“) befinden. Dazu wird ein 1 m² großes Tuch aus Molton in gleichmäßigem Tempo eine definierte Strecke über die Vegetation gestreift. Wirtssuchende Zecken bleiben daran haften und können abgesammelt werden. Dies ist eine fest etablierte Methode, um die Populationsdichte von Zecken zu bestimmen (Ginsberg und Ewing, 1989, Estrada-Peña et al., 2013, Petney et al., 2013), etwa 10% der Zecken, die in der Vegetation aktiv auf Wirtssuche sind, können mit diesem Verfahren erfasst werden, wobei die prozentualen Anteile der gefangenen Stadien unterschiedlich ausfallen können (Daniels et al., 2000, Tälleklint-Eisen und Lane, 2000, Dantas-Torres et al., 2013).



Abb. 2.16: Methode des Flaggens (L. Kratzer)

An allen drei Standorten wurden mit einem Mindestabstand von 200 m zu dem mit Lebendfallen bestückten Beprobungsgebiet je fünf Bahnen von 10 Meter Länge entlang eines Waldweges und über der Laubschicht im Waldgebiet geflaggt. Das Untergehölz des Waldes mit Büschen und Gräsern bietet einen idealen Lebensraum für Zecken, sie sind vor allem an Weg- und Waldrändern von Laub- und Mischwäldern zu finden (Satz, 2010). Damit wurden pro Standort 100 m² Fläche auf Zecken überprüft. Nach jedem Durchgang wurde die Flagge sowohl vorder- als auch rückseitig auf Zeckenstadien untersucht und diese in Reaktionsgefäße (1,5 ml, Sarsted, Nürnberg) überführt, welche bis zur weiteren Untersuchung der Zecken bei -20° C aufbewahrt wurden.

Diese Form der Probennahme fand nur bei trockener Witterung statt, da eine feuchte Vegetation das Ergebnis hinsichtlich Larven oder Nymphen verfälschen kann. Eine nasse Flagge stellt für wirtssuchende Zecken keine geeignete Oberfläche dar und es kommt nicht zum Anhaften der Tiere an das Tuch (Olaf Kahl, pers. Kommentar).

Daneben wurde in den Jahren 2015, 2016 und 2017 die Vegetation von neun weiteren Standorten in kürzeren Beprobungszeiträumen mittels Flaggen auf Zecken untersucht (siehe Kapitel 2.3).

2.4.3. Klassifizierung

Die von Kleinsäufern und der Vegetation abgesammelten Zecken wurden im Labor in Bezug auf Stadium und Art (Arthur, 1963, Hillyard, 1996, Manilla, 1998, Perez-Eid, 2007) mit einem Stereomikroskop (Nikon SMZ 1000, Nikon GmbH, Düsseldorf) bestimmt. Zecken, die von Kleinsäufern abgesammelt worden waren, wurden hinsichtlich Kleinsäuger-Wirt, Habitat und Fangsession erfasst und nach Arten getrennt in Reaktionsgefäße (1,5 ml, Sarstedt, Nürnberg) überführt. Zecken, die von der Vegetation stammten, wurden nach Arten und Geländeform (Waldweg oder Laubschicht) getrennt erfasst.

2.4.4 Klimadaten

In den Jahren 2015 und 2016 wurden an den Standorten des Kleinsäugerfanges und an den Standorten, an denen geflaggt wurde, mit einem digitalen Thermohygrometer (TFA Dostmann) Temperaturwerte und Luftfeuchte-Werte jeweils am Boden und in 50 cm Höhe gemessen.

Zusätzlich wurden Messwerte aus zwei agrarmeteorologischen Wetterstationen des Landes Rheinland-Pfalz (www.wetter.rlp.de) für jeden Standort in die Auswertungen einbezogen. Von der hydrometeorologischen Station Büchelberg wurden die Summe der Tagesniederschläge, die maximale Niederschlagsmenge pro Stunde und der Wert für das maximale Niederschlagsereignis am jeweiligen Tag aufgenommen. Von der Waldklimastation Schaidt wurden Tageswerte über mittlere Lufttemperatur (2 m), mittlere Luftfeuchte (2 m) und Summe der Niederschläge übernommen.

Abbildung 2.17 zeigt die Lage der Stationen Schaidt und Büchelberg im Bienwald.

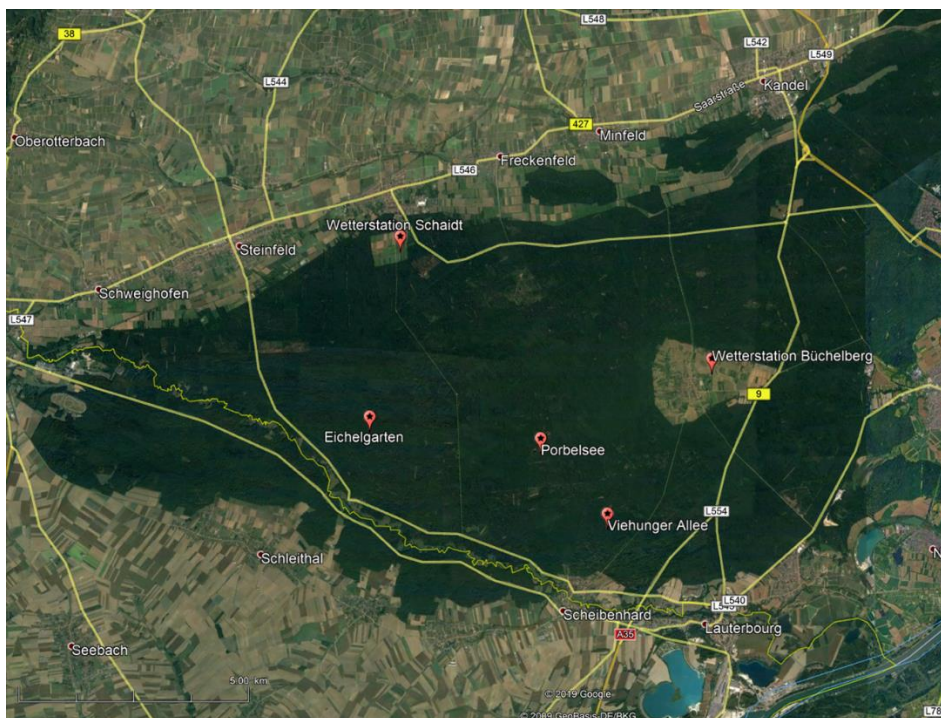


Abb. 2.17: Waldklimastation Schaidt und hydrometeorologische Station Büchelberg, Rheinland-Pfalz; www.wetter.rlp.de

Für die statistischen Berechnungen wurden aus den von den Stationen erhaltenen Messwerten folgende Variablen errechnet:

- Mittlere Tagestemperatur am Beprobungstag
- Temperaturdurchschnitt des Vormonats der Beprobung
- Durchschnitt der Minimaltemperaturen des Vormonats der Beprobung
- Durchschnitt der Luftfeuchtwerte des Probenmonats
- Durchschnitt der Luftfeuchtwerte des Vormonats der Beprobung
- Summe der Tagesniederschläge (mm) am Beprobungstag
- Durchschnitt der monatlichen Niederschläge (mm)
- Durchschnitt der Niederschläge des Vormonats der Beprobung (mm).

Neben den Werten für die relative Luftfeuchte wurde aus den Messdaten an den jeweiligen Probenstandorten das Sättigungsdefizit nach folgender Formel (Randolph und Storey, 1999) errechnet:

$$SD = \left(1 - \frac{RH}{100}\right) * 4,9463 * e^{(0,0621 * T)}$$

In dieser steht „RH“ für den Wert der mittleren relativen Luftfeuchte und „T“ für die mittlere Tages-temperatur des jeweiligen Proben-tages. Das Sättigungsdefizit gibt an, wieviel Wasserdampf Luft bis zur Sättigung aufnehmen kann. Die Errechnung des Sättigungsdefizits nach obiger Formel ermöglicht eine ganzheitliche Betrachtung für die Austrocknungskapazität („drying power“) der Atmosphäre (Randolph und Storey, 1999).

2.5 Statistische Analyse

Deskriptive Analysen wurden zum einen mit dem Tabellenkalkulationsprogramm Excel (Version Excel 2016) der FA Microsoft als auch mit dem Statistikprogramm SPSS (Version 24) der FA IBM durchgeführt. Die in dieser Arbeit durchgeführte analytische Statistik basiert auf dem Programm SPSS (Version 24) sowie dem Programm R (Version 3.5.1) für Windows, R Core Team.

Als signifikant wurden Werte ab und unterhalb des 5%-Wertes ($p \leq 0,05$) angesehen.

Alle Daten wurden vor jeder Analyse auf Normalverteilung geprüft und entsprechende Tests (parametrisch bzw. nicht-parametrisch) herangezogen.

2.5.1 Untersuchung von Unterschieden in Häufigkeitsverteilungen

Um Unterschiede in beobachteten Häufigkeiten herausstellen zu können, wurde für kategoriale Variablen der Pearson-Chi-Quadrat-Test durchgeführt. Er prüft, ob sich eine empirisch beobachtete Verteilung von einer theoretisch erwarteten Verteilung unterscheidet. In dieser Arbeit wurden die Zusammensetzung der Mäusepopulation im Hinblick auf das Vorkommen der gefangenen Spezies in den verschiedenen Habitaten und einzelnen Jahren, die beiden hauptsächlich gefangenen Spezies *M. glareolus* und *A. flavicollis* im Hinblick auf Unterschiede in Altersklassen und Geschlecht sowie im Hinblick auf den Befall mit Larven und Nymphen der Art *I. ricinus* und Larven der Arten *I. trianguliceps* und *I. acuminatus*, ebenfalls in Abhängigkeit von Alter und Geschlecht, untersucht. Sofern nötig wurde der Chi-Quadrat-Test bei geringer Fallzahl noch um einen post-hoc-Test (z-Test) erweitert. Bei geringem Stichprobenumfang ($N < 5$) wurde Fishers Exakter Test zur Analyse herangezogen.

2.5.2 Zentrale Tendenzen unabhängiger Stichproben

Der Mann-Whitney-U-Test dient als nicht-parametrisches statistisches Verfahren dazu zu überprüfen, ob sich die zentrale Tendenz zweier Stichproben oder Gruppen unterscheidet, wobei die beiden Gruppen nicht den gleichen Umfang aufweisen müssen. Es handelt sich um einen Rangsummentest (Wilcoxon-Rangsummen-Test), der mindestens ordinalskalierte Variablen zur Grundlage hat.

Mit Hilfe dieses Testverfahrens wurden Unterschiede in den von der Vegetation abgesammelten Nymphen hinsichtlich des Gebietes, in dem das Flagggen durchgeführt wurde, untersucht.

Zur Untersuchung von Unterschieden der geflaggten Nymphen hinsichtlich der verschiedenen Standorte wurde der Kruskal-Wallis-Test herangezogen, welcher die gleichen Voraussetzungen sowie Verfahrensgrundlagen wie der Mann-Whitney-U-Test aufweist, aber die Möglichkeit des Vergleiches von mehr als zwei Rangreihen (Gruppen) eröffnet.

2.5.3 Korrelationen

Um lineare Zusammenhänge von zwei Merkmalen zu testen, die mindestens ordinalskaliert sind, wurden Rangkorrelationen nach Spearman berechnet. Zwei Variablen können linear miteinander variieren, indem sie eine gleichsinnige oder positive Korrelation aufweisen, oder indem sie eine gegenläufige oder negative Korrelation aufweisen (<https://www.methoden-beratung.uzh.ch/de.html>). Bei der Spearman Rangkorrelation wird von einem ungerichteten Zusammenhang der Variablen ausgegangen, d.h. es gibt keine abhängige und keine unabhängige Variable. Die Rangkorrelation nach Spearman ist ein nichtparametrisches Analyseverfahren.

In dieser Arbeit wurden Rangkorrelationen zur Anzahl der gefangenen Mäuse und abiotischen Umweltfaktoren, zum Zeckenbefall der Kleinsäuger und abiotischen Faktoren und zur Nymphenanzahl (*I. ricinus*) auf der Vegetation und den jeweils aufgenommenen Werten zu Luftfeuchte und Temperatur durchgeführt.

2.5.4 Regressionsanalysen

Um Beziehungen zwischen einer abhängigen und einer oder mehreren unabhängigen Variablen zu modellieren und dabei Zusammenhänge v.a. quantitativ zu beschreiben wurden in dieser Arbeit zwei Formen der Regressionsanalyse durchgeführt.

2.5.4.1 Multiple lineare Regression

In einer multiplen linearen Regression wird der Einfluss mehrerer unabhängiger Variablen auf eine Zielgröße (abhängige Variable) überprüft. Die multiple lineare Regression basiert auf der einfachen Regression und stellt mit Einbeziehung mehrerer Einflussgrößen eine Erweiterung dieser dar. Das Modell lässt sich anhand der Regressionskoeffizienten beschreiben, wobei jede unabhängige Variable durch einen Koeffizienten charakterisiert ist. Wichtige Voraussetzungen für die multiple Regression sind neben dem linearen Zusammenhang der abhängigen und der unabhängigen Variablen u.a., dass die Daten intervallskaliert oder dummy-codiert sind, Homoskedastizität vorliegt und keine Multikollinearität auftritt (<https://www.methodenberatung.uzh.ch/de.html>).

Der Variableneinschluss fusst in dieser Arbeit auf einer schrittweisen Methode mit Rückwärts-Elimination. Es wurden multiple lineare Regressionsmodelle zur Anzahl der gefangenen Mäuse in Abhängigkeit von verschiedenen abiotischen Faktoren berechnet, ein möglicher Einfluss der Jahreszeiten wurde mittels Dummy-Codierung untersucht.

Die Auswahlkriterien für ein Modell, das in der multiplen linearen Regression berechnet wurde, wurden folgendermaßen definiert:

- Güte des Modells (angepasster R^2 -Wert/Bestimmtheitsmaß) möglichst hoch
- Signifikanz im F-Wert (ANOVA)
- Möglichst viele T-Werte bei Regressionskoeffizienten kleiner -2 oder größer +2
- VIF-Wert (Kollinearitätsstatistik) < 5 (mindestens < 10)
- Konditionsindex (Kollinearitätsdiagnose) < 30
- Inhaltliche Relevanz der einbezogenen Faktoren (hinsichtlich jeweiliger Fragestellung).

Die multiple lineare Regression dieser Arbeit wurde mit dem Statistikprogramm SPSS (IBM) durchgeführt.

2.5.4.2 Generalized Additive Model for Location, Scale and Shape (GAMLSS)

Diese Form der Regressionsanalyse weist gegenüber anderen Modellen (Generalisierten Linearen Modellen, GLM, und Generalisierten Additiven Modellen, GAM) eine größere Flexibilität auf, da zum einen die Verteilungsfunktionen für die Zielvariable breit gefächert sein können und zum anderen alle Verteilungsparameter (Erwartungswert, Schiefe und Varianz) getrennt modelliert werden. Diese Modellform wurde 2005 mit dem Ziel eingeführt, die Begrenzungen und Probleme, die in GLM und GAM auftraten, zu überwinden (Rigby und Stasinopoulos, 2005). In GAMLSS-Modellen wird der bedingten Zielvariable, in Abhängigkeit von den Kovariablen, immer eine Verteilungsfunktion zugrunde gelegt, wobei diese aus einem breiten Spektrum ausgewählt werden kann (Rigby und Stasinopoulos, 2005,

Stasinopoulos und Rigby, 2007). Die Modellierung hat die einzelnen Verteilungsparameter der Zielvariablen-Verteilung zum Ziel. Neben der separaten Modellierung jedes einzelnen Verteilungsparameters erlauben GAMLSS-Modelle eine flexible Gestaltung der Prädiktoren durch lineare und additive Komponenten, wie z.B. kubische Glättungssplines oder penalisierte Spline-Terme.

Ein GAMLSS lässt sich durch vier Komponenten spezialisieren (Rigby und Stasinopoulos, 2005):

$$M=\{D, G, T, \lambda\}$$

wobei

D die Verteilung der Zielvariablen festlegt

G die Linkfunktionen (g_1, \dots, g_p) für die Parameter ($\theta_1, \dots, \theta_p$) bestimmt

T Prädiktortermine (t_1, \dots, t_p) für Prädiktoren (η_1, \dots, η_p) definiert

λ Hyperparameter spezifiziert.

Neben der größeren Flexibilität gegenüber GLM und GAM ist bei einem GAMLSS-Modell die Modellierung von nicht-linearen Zusammenhängen zwischen Kovariablen und Zielvariable implementiert. Damit erweist es sich als genereller als GLM, GAM sowie gegenüber linearen gemischten Modellen.

Die hohe Flexibilität des GAMLSS ermöglicht das Erstellen zahlreicher Modellvarianten, die miteinander verglichen werden. Die Auswahl eines geeigneten Kriteriums, um das beste Modell zu bestimmen, ist daher im GAMLSS besonders wichtig. In der vorliegenden Arbeit wurde das Akaike Informationskriterium (AIC, Burnham und Anderson, 1998) zur Beurteilung der verschiedenen Modellvarianten zugrunde gelegt.

Die GAMLSS Modelle wurden erstellt, um die Abhängigkeit des Zeckenbefalls verschiedener Mäuse-spezies von abiotischen Umweltfaktoren zu testen. Weiterhin wurde die Pathogenlast in den von Kleinsäugetern abgesammelten Zecken und in wirtssuchenden Nymphen der Vegetation mit Hilfe der Modelle analysiert. Die Modellierung wurde im Analyseprogramm „R“ (<https://cran.r-project.org/>) unter Verwendung des Paketes „gmlss“ durchgeführt (Stasinopoulos und Rigby, 2007).

Um die Effektstärke der Schätzer für die verschiedenen Variablen vergleichbar zu machen, wurden die unabhängigen metrischen Variablen standardisiert.

2.5.5 Populationsanalyse mittels Capture-Mark-Recapture-Modellen

Die individuelle Markierung der Kleinsäugeter, die während der dreijährigen Beprobung vorgenommen wurde, ermöglichte es, für jedes Individuum eine Matrix zu entwickeln, die die Ereignisse von Fang und

Wiederfang darstellt. Aus dieser Matrix lassen sich mittels Capture-Mark-Recapture-Modellen Parameter entwickeln, die auf die Demographie einer Population Einfluss nehmen, wie Populationsgröße, Überlebensraten, Zuwachs, Immigration und Abwanderung (Pollock, 2000, Schmidt et al., 2002, Williams et al., 2002). Für Freiland-Arbeiten, bei denen über einen langen Zeitraum Individuen einer Population gefangen, markiert und wieder freigelassen werden, empfehlen Nichols und Conroy das Jolly-Seber-Modell (Nichols und Conroy, 1996). Es ist gegenüber Verlusten, die beim Fang auftreten („losses on capture“), robust (Lebreton et al., 1992) und wurde als generelles Modell für offene Populationen (Jolly, 1965, Seber, 1965) zugrunde gelegt. Es ermöglicht sowohl die Schätzung der Populationsgröße (N) zu jedem beliebigen Zeitpunkt, als auch den Vergleich von Überlebensraten (Φ) und Geburtszahlen (b) zu verschiedenen Beprobungszeitpunkten (Pollock et al., 1990).

Vier Grundannahmen werden vorausgesetzt:

- Jedes Individuum der Population hat zum Zeitpunkt der Beprobung i ($i=1,2,\dots,k$) die gleiche Wahrscheinlichkeit, gefangen zu werden (p_i)
- Jedes markierte Individuum der Population hat direkt im Anschluss an die Beprobung (t_i) die gleiche Überlebenswahrscheinlichkeit (Φ_i) bis zum jedem weiteren beliebigen Probenzeitpunkt
- Die Markierungen sind eindeutig, können nicht übersehen oder verloren werden
- Alle Beprobungen erfolgen unmittelbar und die beprobten Individuen werden unverzüglich nach der Beprobung frei gelassen (Pollock et al., 1990).

Eine nach Schwarz und Arnason (2017) wichtige Ergänzung besteht darin, dass das Beprobungsgebiet im Probenzeitraum nicht verändert wird (Schwarz und Arnason, 2017). Das Jolly-Seber-Modell erweist sich zudem gegenüber Zuwachs (Geburt, Zuwanderung, etc.) und Abnahme (Tod, Abwanderung, etc.), die bei Langzeitbeobachtungen von Populationen auftreten, als unempfindlich (Schwarz und Seber, 1999, Pollock, 2000, Schwarz, 2001).

Die Daten wurden mithilfe des Paketes „marked“ aus dem Analyseprogramm „R“ (<https://cran.r-project.org/>) analysiert. Dieses erweitert das Jolly-Seber-Modell um die POPAN-Variante von Schwarz und Arnason von 1996 (Laake et al., 2013) und basiert auf der Maximum-Likelihood-Methode („maximum likelihood estimation“). Laut Laake et al. (2013) ist dieses Modell für die Analyse von Langzeitdaten mit vielen Parametern besonders geeignet (Laake et al., 2013).

Die Analyse wurde auf die beiden hauptsächlich vorkommenden Spezies *M. glareolus* und *A. flavicollis* beschränkt, da die Datensätze der anderen gefangenen Mäusespezies zu gering ausfielen. Zunächst wurden auf den gesamten Datensatz als auch Teildatensätze (getrennt nach Jahren und nach Standorten) Anpassungsgüte-Tests („goodness-of-fit-tests“) mittels des Paketes „R2ucare“ (Gimenez et al., 2018) durchgeführt.

Für *M. glareolus* war eine Analyse des Jahres 2016 nicht möglich, da dieser Teildatensatz für komplexe Modelle zu klein ausfiel, ebenso konnte für den Standort Viehunger Allee über den dreijährigen Zeitraum kein Modell berechnet werden. Für *A. flavicollis* konnte aufgrund der geringen Fangzahlen im zweiten Beprobungsjahr, 2015, keine Analyse der Abundanz durchgeführt werden. Eine Übersicht über die Fangzahlen pro Monat findet sich im Anhang A. Die Analyse der einzelnen Standorte erfolgte über den gesamten dreijährigen Probenzeitraum. Die Ergebnisse der Anpassungsgüte-Tests (Tabelle 6) zeigen für keinen Datensatz eine Fehlanpassung („Lack-of-fit“), da alle p-Werte über dem Signifikanzniveau ($p=0,05$) liegen.

	χ^2	df	p-Wert	Durchschnitt Fänge pro Maus/Anzahl Monate mit keinem Fang
Mg				
Dreijähriger Probenzeitraum	11,641	23	0,976	1,36/0
2014	4,817	5	0,439	1,34/5
2015	0,936	5	0,968	1,44/0
2016				
Standort EG	4,45	17	0,999	1,49/0
Standort VA				
Standort PS	0,936	5	0,968	1,26/1
Af				
Dreijähriger Probenzeitraum	4,113	14	0,995	1,4/1
2014	2,18	7	0,949	1,6/0
2015				
2016	2,117	4	0,714	1,23/0
Standort EG	0	5	>0,999	1,41/4
Standort VA	1,416	5	0,923	1,38/7
Standort PS	0,936	7	0,996	1,4/4

Tabelle 6: Ergebnisse der Anpassungsgüte-Tests für Teildatensätze als Grundlage für Jolly-Seber-Modelle, durch Zellbesetzung (Durchschnitt Fänge/Maus und Anzahl der Monate ohne Fang) ergänzt, fehlende grau unterlegt

Wird das Jolly-Seber-Modell für Schätzungen der Abundanz einer Population zugrunde gelegt, so können die Fangwahrscheinlichkeit (p_i) und die Überlebenswahrscheinlichkeit (Φ_i) zeitabhängig variieren (Pollock und Alpizar-Jara, 2005). Daraus ergeben sich vier mögliche Modelle:

- I. die Überlebenswahrscheinlichkeit ist zeitlich unabhängig [$\Phi()$], die Fangwahrscheinlichkeit zeitlich abhängig [$p(t)$]
- II. die Überlebenswahrscheinlichkeit ist zeitlich abhängig [$\Phi(t)$], die Fangwahrscheinlichkeit ist zeitlich abhängig [$p(t)$]
- III. die Überlebenswahrscheinlichkeit ist zeitlich abhängig [$\Phi(t)$], die Fangwahrscheinlichkeit zeitlich unabhängig [$p()$]
- IV. die Überlebenswahrscheinlichkeit ist zeitlich unabhängig [$\Phi()$], die Fangwahrscheinlichkeit zeitlich unabhängig [$p()$].

Zusätzlich wurde die Wahrscheinlichkeit für Immigration („*pent*“) in den oben beschriebenen Modellen konstant sowie zeitlich abhängig gesetzt, so dass insgesamt acht Modelle für jeden Teildatensatz geprüft wurden.

Nach Nichols et al. (1981) und Hightower und Gilbert (1984) sind Jolly-Seber-Modelle nur bei großem Stichprobenumfang verlässlich. Um zuverlässige Schätzungen der Populationsgröße zu erzielen, wird eine Stichprobenintensität („*sample intensity*“) $> 0,10$ vorausgesetzt (Nichols et al., 1981, Hightower und Gilbert, 1984), damit ist der Anteil der Tiere an der Population umschrieben, die zu einem bestimmten Beobachtungszeitpunkt gefangen werden. Bei einer errechneten Populationsgröße von z.B. 150 Tieren würde diese Voraussetzung bedeuten, dass mindestens 15 Tiere an einem bestimmten Standort pro Monat gefangen werden müssten, bei einer errechneten Population von 50 Tieren mindestens 5. Dies wurde im Versuchszeitraum nicht in allen Monaten bzw. an allen Standorten erreicht, einen Überblick über die gefangenen Tiere pro Monat und Standort findet sich in Anhang A. Gilbert (1973) zeigt in seinen Simulationen, dass bei geringerer Stichprobenintensität Beeinflussungen der Schätzung der Populationsgröße durch Verlängerung der Dauer des Experiments (respektive mehr Erhebungszeitpunkte) reduziert werden können (Gilbert, 1973). Aus diesem Grund wurden nur Datensätze für die Berechnung der Jolly-Seber-Modelle zugrunde gelegt, die einen dreijährigen Beprobungszeitraum umfassen. Daneben empfehlen Nichols et al. bei geringer Stichprobenintensität die Verwendung einfacher Modelle mit nur wenigen Parametern (Nichols et al., 1981), so dass bei der Auswahl der Modelle auch die Anzahl der zu schätzenden Parameter berücksichtigt wurde.

Als Auswahlkriterium für die Modelle wurde das Informationskriterium nach Akaike (AIC) herangezogen (Burnham und Anderson, 1998). Zusätzlich wurden Standardfehler und Konfidenzintervalle der mittleren geschätzten Abundanz errechnet und in die Modellauswahl einbezogen. Hohe Standardfehler und damit verbunden ein hohes Konfidenzintervall weisen darauf hin, dass die Datensatzgröße für komplexe Modelle zu gering ausfällt und das entsprechende Modell keine verlässlichen Aussagen über die Populationsgröße zulässt. Neben dem Akaike-Informationskriterium wurde für die Modelle auch eine Umwandlung des AIC-Wertes, Akaike Weight $w(\text{AIC})$, berechnet. Akaike Weights bieten den Vorteil, dass sie weitere Aussagen zur Verlässlichkeit eines Modells ermöglichen. Sie können als Wahrscheinlichkeit interpretiert werden, dass das ausgewählte Modell das am besten angepasste darstellt (Wagenmakers und Farrell, 2004).

Tabelle 7 (nächste Seite) gibt einen Überblick über die ausgewählten Modelle und die geschätzte Abundanz der Teilpopulationen, eine Auflistung aller Ergebnisse zu den getesteten Modellen findet sich im Anhang E.

	Modell	AIC-Wert	K	N	w (AIC)
Mg					
Dreijähriger Zeitraum	$\Phi(), p(), pent()$	357,48	4	171,85 ± 44,99 [102,8;287,0]	0,894
Standort EG, 2014-16	$\Phi(), p(), pent()$	209,09	4	41,43±16,84 [18,6;91,9]	0,999
Standort PS, 2014-16	$\Phi(), p(), pent()$	172,54	4	112,08 ±51,04 [45,9 ;273,6]	0,856
Af					
Dreijähriger Zeitraum	$\Phi(), p(t), pent()$	306,12	23	144,58±28,51 [98,2;212,8]	0,94
Standort EG, 2014-16	$\Phi(), p(), pent()$	153,20	23	7,10±5,49 [1,6;32,3]	0,998
Standort VA, 2014-16	$\Phi(), p(t), pent()$	128,76	24	46,25 ±19,81 [19,9 ;107,0]	0,651
Standort PS, 2014-16	$\Phi(), p(), pent()$	160,14	4	25,53±17,42 [6,7;97,2]	0,822

Tabelle 7: Am besten angepasste POPAN-Modelle, AIC-Werte, Anzahl der Parameter (K), geschätzte Größe der Superpopulation (N)±SE (95% Konfidenzintervall in Klammern), Akaike-Weight

Für *M. glareolus* wurden Modelle gewählt, in denen Fangwahrscheinlichkeit, Überlebenswahrscheinlichkeit und Wahrscheinlichkeit für Immigration konstant gesetzt wurden und die Anzahl der zu schätzenden Parameter gering ausfiel. Obwohl für den Standort PS das Modell mit zeitabhängiger Wahrscheinlichkeit für Immigration einen niedrigeren AIC-Wert¹ aufwies als das verwendete Modell (172,54), wurde aufgrund des geringeren Standfehlers sowie der geringeren Anzahl an Parametern das oben angegebene Modell berechnet.

Bei *A. flavicollis* konnten Modelle mit zeitabhängiger Fangwahrscheinlichkeit berechnet werden, am Standort PS erwies sich ein Modell mit konstanten Wahrscheinlichkeiten als das beste. Damit liegt die Zahl der geschätzten Parameter bei drei Modellen eher hoch, die Modelle fußen aber auf z.T. geringer Größe der Teildatensätze. Dieser Umstand muss bei der Interpretation der errechneten Werte für N berücksichtigt werden.

¹ AIC-Wert= 168,98, N±SE=27,15±20,59, CI [6,1;120,1]

2.6 Molekularbiologische Methoden

2.6.1 Homogenisation der Zecken

Die bei der Feldarbeit gesammelten Zecken wurden je nach Methode (indirekter Nachweis auf Kleinsäu- gern oder durch Drag-Sampling erhalten) in Pools nach folgendem Schema zusammenge- fasst:

Probe	Larven	Nymphen	Adulte
Zecken von Kleinsäu- gern	Je Maus und Session bis zu 50	Je Maus und Session einzeln	Nur einzeln
Zecken von der Vege- tation	Je nach Geländeform bis zu 50	Je nach Geländeform bis zu 5	Nur einzeln

Tabelle 8: Überblick über Anzahl der Zeckenstadien für die Homogenisation

Für die weitere molekularbiologische Analyse wurden die in Pools zusammengefassten Zeckenstadien in einer Schwingmühle MM400 (Retsch GmbH, Haan, Deutschland) homogenisiert. Die Homogenisa- tion erfolgte in einem Reaktionsgefäß mit Schraubdeckel (2 ml, Thermo Scientific, Waltham, Massa- chusetts, Vereinigte Staaten), in das je drei Stahlkügelchen (2,8 mm Durchmesser, Precellys, Bertin Technologies SAS, Montigny le Bretonneux, Frankreich) und 400 µl MEM (Roti®-CELL Eagle’s MEM/Earle’s CELLPURE® ready-to-use, steril, mit Glutamin, Carl Roth GmbH & Co.KG, Karlsruhe, Deutschland) gegeben wurden. Die Zerkleinerung erfolgte für 10 Minuten bei 30 Hertz, die Homogeni- sate wurden bis zur weiteren Verwendung bei -20° C gelagert.

2.6.2 DNA-Isolation

Zur Isolation der DNA aus den Homogenisaten wurde der Qiagen DNeasy® Blood & Tissue Kit (Qiagen, Venlo, Niederlande) nach dem Protokoll „Purification of total DNA from ticks using DNeasy Blood® & Tissue Kit for detection of *Borrelia* DNA“ mit den folgenden Änderungen verwendet. Nach Entfernung der Stahlkügelchen mithilfe eines Magneten wurden die Proben 1 Minute lang bei 14 000 rpm (Cent- rifuge 5418, Eppendorf, Hamburg, Deutschland) zentrifugiert und der Überstand verworfen. Das ent- standenen Pellet wurde in 180 µl ATL-Puffer (Gewebe-Lyse) und 20 µl Proteinkinase K-Lösung des Qiagen-Kits gelöst und 1 Stunde bei 56° C in einem Thermomixer (Eppendorf, Hamburg, Deutschland) inkubiert. Anschließend wurden 200 µl AL-Puffer (Lysepuffer) hinzupipettiert und erneut bei 70° C für 10 Minuten unter rütteln inkubiert. Nach Zugabe von 230 µl Ethanol (96 %, nicht vergällt) wurde das gesamte Volumen auf eine DNeasy Mini Spin Säule in einem 2 ml Reaktionsgefäß gegeben und zentri- fugiert (1 min, 8000 rpm). Der Durchfluss wurde verworfen, die Säule in ein neues Reaktionsgefäß gesetzt und unter Zugabe von 500 µl Puffer AW1 gewaschen und zentrifugiert (1min, 8000 rpm). Er- neut wurde der Durchfluss verworfen, die Säule in ein neues Reaktionsgefäß gesetzt, ein zweiter

Waschvorgang (500 µl Puffer AW2, Zentrifugation 3 min, 14 000 rpm) durchgeführt. Nach Entfernung des Durchflusses fand ein erneuter Zentrifugationsschritt statt (1 min, 14 000 rpm), um Ethanolreste zu entfernen. Die getrocknete Säule wurde in ein 1,5 ml Reaktionsgefäß (Sarstedt, Nümbrecht, Deutschland) überführt und 35 µl Elutionspuffer (Puffer AE) hinzugefügt. Nach einminütiger Inkubation bei Raumtemperatur wurde erneut zentrifugiert (1 min, 8 000 rpm), 30 µl des Durchflusses aufgenommen und erneut auf die Säule pipettiert, um eine Anreicherung genomischer DNA zu erhalten. Nach Inkubation (1 min, Raumtemperatur) und Zentrifugation (1 min, 8 000 rpm) wurde die isolierte DNA von der Säule gelöst, die Säule verworfen und das Isolat bei -20° C bis zur weiteren Verwendung aufgehoben.

2.6.3 Polymerase-Kettenreaktion

Die PCR zur Überprüfung der Isolate (homogenisierte Zecken) auf Pathogene wurde in einem Thermocycler (S1000™ Thermal Cycler, Bio-Rad, Hercules, USA) durchgeführt. Es wurde auf drei Pathogene getestet.

Borrelia burgdorferi s.l.

Um Borrelien-DNA in den Isolaten nachweisen zu können, wurde eine PCR mit Primern nach Priem (Priem et al., 1997) durchgeführt, bei der das Oberflächenprotein A (OspA) Zielsequenz ist. Dabei wurden alle Isolate einer PCR unterzogen, bei jeder PCR fungierte doppelt destilliertes Wasser (ddH₂O) als Negativkontrolle, eine definierte DNA-Probe des Pathogens als Positivkontrolle. Tabelle 9, 10 und 11 geben die Zusammensetzung des Master-Mix, die Primer-Sequenz sowie das Temperaturprofil für die PCR zur Vervielfältigung von Borrelien-DNA an.

Komponente	Menge
H ₂ O	10µl
Phusion High-Fidelity Master Mix (Thermo Scientific)	20µl
Forward Primer (OspAfor, 5µM)	4µl
Reverse Primer (OspArev, 5µM)	4µl
MgCl ₂	1µl
DNA-Template	1µl
	40µl

Tab. 9: Master-Mix für PCR, *Bbsl*

Primer	Sequenz (5'-3')	Fragmentlänge
OspAfor	GGGAATAGGTCTAATATTAGCC	665bp
OspArev	CACTAATTGTAAAGTGGAAGT	

Tab. 10: Primersequenzen zur Vervielfältigung von Borrelien-DNA

Schritt	Temperatur	Dauer	Zyklenzahl
Denaturierung	98°C	10s	45
Anlagerung	60°C	30s	
Elongation	72°C	15s	

Tab. 11: Temperaturprofil der PCR

Rickettsia spp

Um Rickettsien-DNA in den Isolaten nachweisen zu können, wurde eine PCR mit Primern (Nilsson et al., 1999) durchgeführt, mit welchen Teile des Gens für die Citrat-Synthase (gltA) vervielfältigt werden. Es wurden alle Isolate einer PCR unterzogen, eine Negativ-Kontrolle aus Aqua bidest als auch eine Positiv-Kontrolle einer definierten DNA-Probe des Pathogens zur Überprüfung wurden bei jeder PCR eingesetzt.

Komponente	Menge
H₂O	10µl
Phusion High-Fidelity Master Mix (Thermo Scientific)	20µl
Forward Primer (Rh314; 5µM)	4µl
Reverse Primer (RH654; 5µM)	4µl
MgCl₂	1µl
DNA-Template	1µl
	40µl

Tab. 12: Master-Mix für PCR, *Rickettsia* spp.

Primer	Sequenz (5'-3')	Fragmentlänge
Rh314 (for)	AAACAGGTTGCTCATCATTC	340bp
Rh654 (rev)	AGAGCATTTTTTATTATTGG	

Tab. 13: Primersequenzen zur Vervielfältigung von Rickettsien-DNA

Schritt	Temperatur	Dauer	Zyklenzahl
Denaturierung	98°C	10s	35
Anlagerung	54°C	30s	
Elongation	72°C	15s	

Tab. 14: Temperaturprofil der PCR

Anaplasma spp

Die Zielsequenz für den Nachweis von *Anaplasma*-DNA in den Isolaten war ein Fragment des 16sRNA-Gens, die Primer wurden nach nach Stuen et al. (Stuen et al., 2003) ausgewählt. Es wurden alle Isolate einer PCR unterzogen, eine Negativ-Kontrolle aus Aqua bidest als auch eine Positiv-Kontrolle einer definierten DNA-Probe des Pathogens zur Überprüfung wurden bei jeder PCR eingesetzt.

Komponente	Menge
H ₂ O	10µl
Phusion High-Fidelity Master Mix (Thermo Scientific)	20µl
Forward Primer (16SANA-F, 5µM)	4µl
Reverse Primer (16SANA-R; 5µM)	4µl
MgCl ₂	1µl
DNA-Template	1µl
	40µl

Tab. 15: Master-Mix für PCR, *Anaplasma spp.*

Primer	Sequenz (5'-3')	Fragmentlänge
16SANA-F (for)	CAGAGTTTGATCCTGGCTCAGAACC	421bp
16SANA-R (rev)	GAGTTTGCCGGGACTTCTTCTGTA	

Tab. 16: Primersequenzen zur Vervielfältigung von *Anaplasma*-DNA

Schritt	Temperatur	Dauer	Zyklenzahl
Denaturierung	98°C	10s	40
Anlagerung	71,5°C	30s	
Elongation	72°C	15s	

Tab. 17: Temperaturprofil der PCR

2.6.4 Agarose-Gelelektrophorese

Die Kontrolle der PCR erfolgte für jeden Ansatz durch eine Gelelektrophorese in einem 2%igen Agarose-Gel. Durch das Anlegen einer elektrischen Spannung wurden die PCR-Produkte im Gel nach Größe und Ladung aufgetrennt. Neben der Positiv- sowie Negativ-Kontrolle wurde zur Überprüfung der Bandenmuster ein DNA-Marker (1 KB-Marker, Thermo Scientific bzw. 50 bp-Marker, New England Biolabs) aufgetragen. Um das Gel auswerten zu können wurde den Proben der Farbstoff Midori Green (Midori Green Advance DNA Stain, Nippon Genetics) zugesetzt und das Gel nach Abschluss der Elektrophorese unter UV-Licht (Molecular Imager ChemiDoc, BioRad) betrachtet.

2.6.5 Sequenzierung

Alle in der Gelelektrophorese positiv getesteten Proben wurden durch die Firma GATC Biotech/Eurofins Genomics (Ebersberg, Deutschland) mittels der Didesoxysequenzierung nach Sanger (Sanger et al., 1977) analysiert. Auf diese Weise erhaltene DNA-Sequenzen wurden mit dem Programm BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) des NCBI (National Center for Biotechnology Information, Bethesda, Maryland, USA) mit Sequenzen aus der Gen-Datenbank abgeglichen.

Eine Übersicht aller verwendeten Materialien findet sich im Anhang B.

3. ERGEBNISSE

3.1 Kleinsäuger

3.1.1 Kleinsäugerfänge

Im Probenzeitraum von 2014 - 2016 wurden 363 Mäuse gefangen, wobei Individuen, die im Laufe einer Session an einem Standort mehrfach in den Lebendfallen gefunden wurden (=Rerecapture), bei dieser Zählung ausgeschlossen sind. Einen Überblick über alle gefangenen und mehrfach gefangenen Mäuse gibt Anhang C. Die gefangenen Mäuse gehörten zwei Ordnungen und drei Familien an. Aus der Ordnung der Rodentia wurden Individuen der Gelbhalsmaus, *Apodemus flavicollis* (*Af*), Familie Muridae, sowie Individuen der Rötelmaus, *Myodes glareolus* (*Mg*), Familie Arvicolinae, untersucht. Außerdem wurden zwei Spitzmausarten in den Fallen gefunden, aus der Ordnung der Insectivora, Familie Soricidae, die Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* (*Sm*), und die Waldspitzmaus, *Sorex araneus* (*Sa*).

Die Anzahl der beiden hauptsächlich gefangenen Arten, *Myodes glareolus* und *Apodemus flavicollis*, liegt fast gleich hoch: Es wurden 159 Individuen der Art *M. glareolus* und 153 Individuen der Art *A. flavicollis* gefangen. Die Anzahl der gefangenen Zwergspitzmäuse liegt bei 40 Individuen und damit höher als die der Waldspitzmaus mit 11 Individuen. Einen Überblick über die gefangenen Mäuse an den drei Standorten Eichelgarten (EG), Viehhunger Allee (VA) und Porbelsee (PS) gibt Tabelle 18.

	<i>Af</i>	<i>Mg</i>	<i>Sm</i>	<i>Sa</i>	Σ
2014	79 (55,6%)	59 (41,5%)	0 (0%)	4 (2,8%)	142
EG	37 (57,8%)	27 (42,2%)	0 (0%)	0 (0%)	64
VA	21 (63,6%)	8 (24,2%)	0 (0%)	4 (12,1%)	33
PS	21 (46,7%)	24 (53,3%)	0 (0%)	0 (0%)	45
2015	20 (19,8%)	54 (53,5%)	23 (22,8%)	4 (4,0%)	101
EG	4 (13,3%)	21 (70%)	5 (16,7%)	0 (0%)	30
VA	12 (50,0%)	8 (33,3%)	3 (12,5%)	1 (4,2%)	24
PS	4 (8,5%)	25 (53,2%)	15 (31,9%)	3 (6,4%)	47
2016	54 (45%)	46 (38,3%)	17 (14,2%)	3 (2,5%)	120
EG	17 (32,7%)	25 (48,1%)	10 (19,2%)	0 (0%)	52
VA	6 (46,2%)	7 (53,8%)	0 (0%)	0 (0%)	13
PS	31 (56,4%)	14 (25,5%)	7 (12,7%)	3 (5,5%)	55
Σ	153 (42,1%)	159 (43,8%)	40 (11,0%)	11 (3,0%)	363 (100%)

Tabelle 18: Anzahl gefangener Mäuse nach Jahr und Standort (EG, VA, PS) getrennt, Prozentzahlen in Klammern

Der Vergleich der drei Probenjahre untereinander zeigt, dass in 2014 und 2016 mehr Mäuse gefangen wurden als im Jahr 2015. Hinsichtlich der Standorte wurde am Eichelgarten (N= 146) und im Habitat Porbelsee (N= 147) fast die gleiche Anzahl Mäuse in den Fallen gefunden, der dritte Standort, Viehhunger Allee, liegt mit 70 gefangenen Individuen deutlich darunter. Im ersten Probenjahr wurden am

Standort Eichelgarten (N= 64) die meisten Tiere gefangen, im zweiten Probenjahr am Standort Porbelsee (N= 47), das dritte Jahr zeigt sich bezüglich der Fangzahlen an den Standorten Eichelgarten (N =52) und Porbelsee (N= 55) recht homogen. In allen drei Jahren wurde am Standort Viehunger Allee die geringste Anzahl gefangen.

Hinsichtlich der beobachteten Arten ergibt sich, dass im ersten Probenjahr sowohl für *A. flavicollis* als auch für *M. glareolus* die höchsten Fangzahlen erzielt wurden (N= 79 bzw. N= 59), im zweiten Jahr deutlich wenigen Gelbhalsmäuse (N= 20) gefangen wurden, die Zahl der Rötelmäuse (N= 54) annähernd stabil blieb, um im dritten Jahr etwas abzufallen (N=46). Die Anzahl der gefangenen Gelbhalsmäuse stieg 2016 dagegen wieder an (N=54). Die Zwergspitzmaus wurde im ersten Jahr nicht in den Fallen gefunden, im zweiten Jahr konnten 23 Tiere gefangen werden, im letzten Probenjahr 17. Über alle drei Probenjahre wurde eine geringe Anzahl Waldspitzmäuse gefangen, in den ersten beiden Jahren je vier Individuen, im letzten Jahr drei.

Betrachtet man die beiden hauptsächlich gefangenen Arten *A. flavicollis* und *M. glareolus*, so fällt hinsichtlich der Gelbhalsmaus auf, dass sie im ersten Probenjahr am Standort Eichelgarten am häufigsten gefangen wurde, im zweiten Jahr die Fallzahlen zwar sehr gering ausfielen, aber am Standort Viehunger Allee am höchsten (N=12) waren, wohingegen im dritten Jahr am Standort Porbelsee die meisten Individuen (N=31) gefangen werden konnten. Diese Art scheint also bezüglich der in dieser Arbeit untersuchten Habitate keine Standortpräferenz aufzuweisen, zeigt aber Schwankungen in der Häufigkeit. Die Rötelmaus ließ sich im ersten Probenjahr an den beiden Standorten Eichelgarten (N= 27) und Porbelsee (N=24) zu annähernd gleicher Anzahl fangen, auch im zweiten Probenjahr lagen die Fangzahlen an den beiden Standorten etwa gleich hoch (N= 21 bzw. N= 25). Im dritten Jahr konnten am Standort Porbelsee nur noch 14 Individuen gefangen werden, während die Zahl mit N= 25 gefangenen Tieren am Eichelgarten vergleichbar zu den Vorjahren blieb. Im dritten Habitat, Viehunger Allee, war die Anzahl der gefangenen Tiere auf niedrigem Niveau annähernd stabil. Damit zeigt die Rötelmaus eine recht konstante Verteilung über die verschiedenen Standorte.

Während die Zwergspitzmaus im ersten Jahr nicht gefangen wurde, trat sie im zweiten Jahr (2015) am Porbelsee mit recht hoher Anzahl (N= 15) auf, im dritten Jahr im Eichelgarten (N= 10), wobei in diesem Jahr auch am Porbelsee Individuen (N=7) gefangen werden konnten. Am Standort Viehunger Allee wurden Zwergspitzmäuse nur 2015 beobachtet. Die Waldspitzmaus konnte im ersten Jahr nur in der Viehunger Allee gefangen werden, im zweiten Jahr erneut in der Viehunger Allee und am Porbelsee, im letzten Jahr nur am Porbelsee.

Um eine Vergleichbarkeit der Habitats zu erreichen, wurde die Anzahl der gefangenen Mäuse in Individuen pro Hektar umgerechnet. Abbildung 3.1 gibt einen Überblick über Abundanz der Mäuse an den verschiedenen Standorten über den Probenzeitraum von drei Jahren.

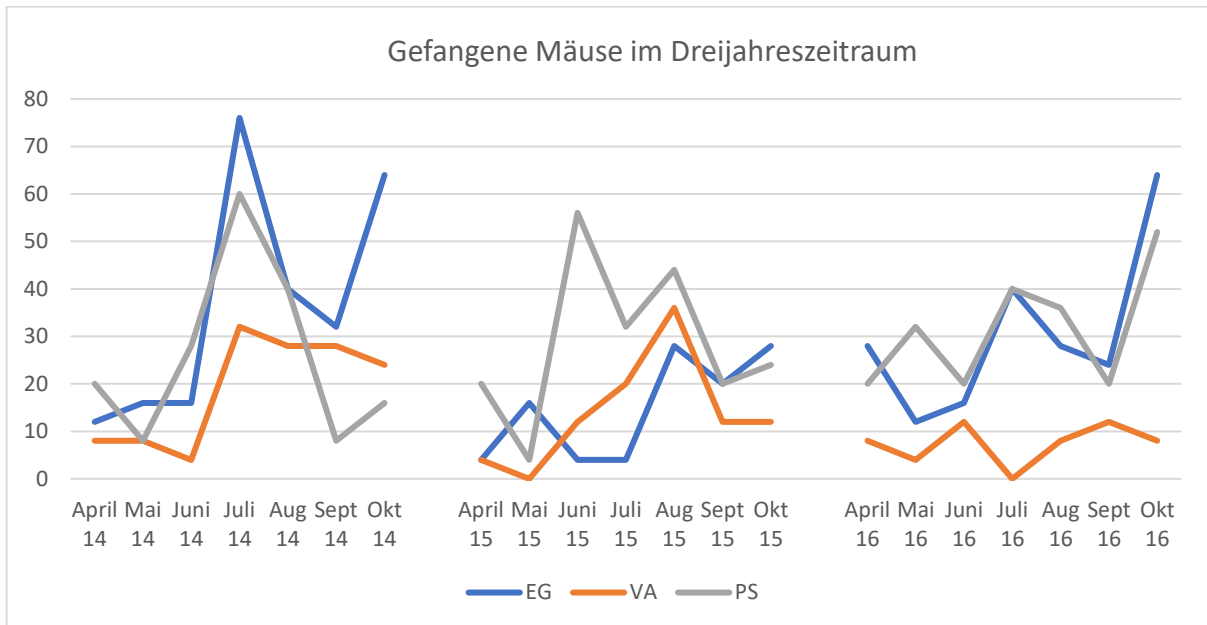


Abb. 3.1: Abundanz aller gefangenen Mäuse 2014-16 an drei Standorten (EG, VA, PS); Anzahl der gefangenen Tiere in Individuen/ha

Es fällt auf, dass am Standort Eichelgarten (EG) die höchste Abundanz (76 Ind/ha) beobachtet wurde (Juli 2014), am Standort Viehunger Allee (VA) wurden zweimal keine Mäuse gefangen (Mai 2015, Juli 2016). Alle drei Standorte zeigten im Juli des ersten Probenjahres einen Anstieg in der Abundanz der Mäusepopulation, gefolgt von einem Abfall bis zum September. Im EG stiegen die Individuenzahlen im Oktober nochmals deutlich an, auch im PS war im Oktober ein leichter Anstieg zu beobachten, am Standort VA fiel die Individuendichte weiter ab. Das Jahr 2015 wies insgesamt eine schwächere Individuenzahl pro Fläche auf, nur im Habitat Porbelsee wurde im Juni mit 56 Ind/ha eine vergleichbare Zahl zum Vorjahr erreicht. In diesem Probenjahr zeigte der Standort PS im Juni bereits einen ersten Höhepunkt in der Individuenzahl (56 Ind/ha), ein zweiter Höhepunkt lag im August 2015. In diesem Monat zeigten sich auch in den beiden anderen Habitats die höchsten Individuenzahlen in diesem Probenjahr. Zum September hin war erneut ein leichtes Abfallen der Populationen an allen Standorten zu beobachten, in den Habitats EG und PS erfolgte zum Oktober hin ein geringfügiger Anstieg, am Standort VA blieb die Individuendichte gleich. Der Standort EG zeigte im zweiten Probenjahr Zahlen, die deutlich unter den Werten aus dem vorangegangenen Jahr lagen. An diesem Standort wurden im Winterhalbjahr 2014/15 Baumfällarbeiten durchgeführt, die zu einer Verdichtung des Bodens führten (siehe Kapitel 2.2.1) und nicht ohne Auswirkungen auf die Kleinsäuger-Populationen in diesem Gebiet blieben. Erst im Juli des Folgejahres (2016) erreichte die Abundanz der Kleinsäuger im EG einen vergleichbaren Wert mit dem Standort PS (40 Ind/ha), beide Standorte zeigten nach dem bereits in den

beiden Vorjahren beobachteten Abfall im September dann einen starken Anstieg im Oktober 2016. Die Kleinsäugerpopulation am Standort VA dagegen erreichte in 2016 einen Höhepunkt im Juni und September, gefolgt von einem leichten Rückgang der Populationsdichte im Oktober. Die Entwicklung der Kleinsäuger-Population am Standort VA zeigte am wenigsten Gemeinsamkeiten zu den beiden anderen Standorten, generell sind hier die geringsten Individuenzahlen beobachtet worden.

Im Folgenden werden nur die beiden hauptsächlich gefangenen Arten, *A. flavicollis* und *M. glareolus*, betrachtet. Zunächst erfolgt die Darstellung nach Altersstadien, bei denen in juvenil, subadult und adult in Abhängigkeit vom Gewicht unterschieden wurde (siehe Kapitel 2.4.1).

Im dreijährigen Probenzeitraum wurden 47 juvenile Individuen der Gelbhalsmaus gefangen, 55 subadulte Tiere und 51 adulte. Damit stellen die subadulten Tiere bei dieser Art die größte Gruppe dar. Im ersten Probenjahr (2014) wurden mit 30 juvenilen und 31 subadulten Tieren in diesen Altersklassen etwa gleich viele Tiere gefangen, dagegen gingen 19 adulte Tiere in die Lebendfallen. Im zweiten Jahr ließen sich nur 4 juvenile, 9 subadulte und 6 adulte Tiere in den Fallen finden, im letzten Jahr erhöhte sich die Anzahl wieder auf 13 juvenile, 17 subadulte und 24 adulte Gelbhalsmäuse. Einen Überblick über die gefangenen Individuen der verschiedenen Altersklassen beider Spezies gibt Tabelle 19.

	Af/juv	Af/subad	Af/ad	Σ	Mg/ juv	Mg/subad	Mg/ad	Σ
2014 Σ	30	28	21	79	12	16	31	59
EG	16	13	8	37	4	11	12	27
VA	6	5	10	21	2	2	4	8
PS	8	10	3	21	6	3	15	24
2015 Σ	4	10	6	20	13	10	31	54
EG	1	3	0	4	5	2	14	21
VA	3	6	3	12	1	3	4	8
PS	0	1	3	4	7	5	13	25
2016 Σ	13	17	24	54	5	16	25	46
EG	3	7	7	17	3	9	13	25
VA	4	0	2	6	1	2	4	7
PS	6	10	15	31	1	5	8	14
Σ	47	55	51	153	30	42	87	159

Tabelle 19: Anzahl gefangener Individuen der Arten *A. flavicollis* (Af) und *M. glareolus* (Mg) unterteilt nach Altersklassen, juv=juvenil, subad=subadult, ad=adult

Im Hinblick auf die einzelnen Standorte fiel 2014 der Standort Viehunger Allee (VA) auf, an dem eine hohe Anzahl adulter Tiere gefangen wurde. Auch am Standort Porbelsee (PS) stellte die Gruppe der adulten Tiere im zweiten und letzten Jahr die größte Gruppe dar. Im ersten Probenjahr wurde am gleichen Standort eine vergleichsweise hohe Anzahl subadulter Gelbhalsmäuse gefangen. Am Standort Eichelgarten (EG) wurden 2015 nur juvenile und subadulte Tiere gefangen, im Folgejahr gehen auch wieder adulte Tiere in die Fallen (Abb. 3.2, nächste Seite).

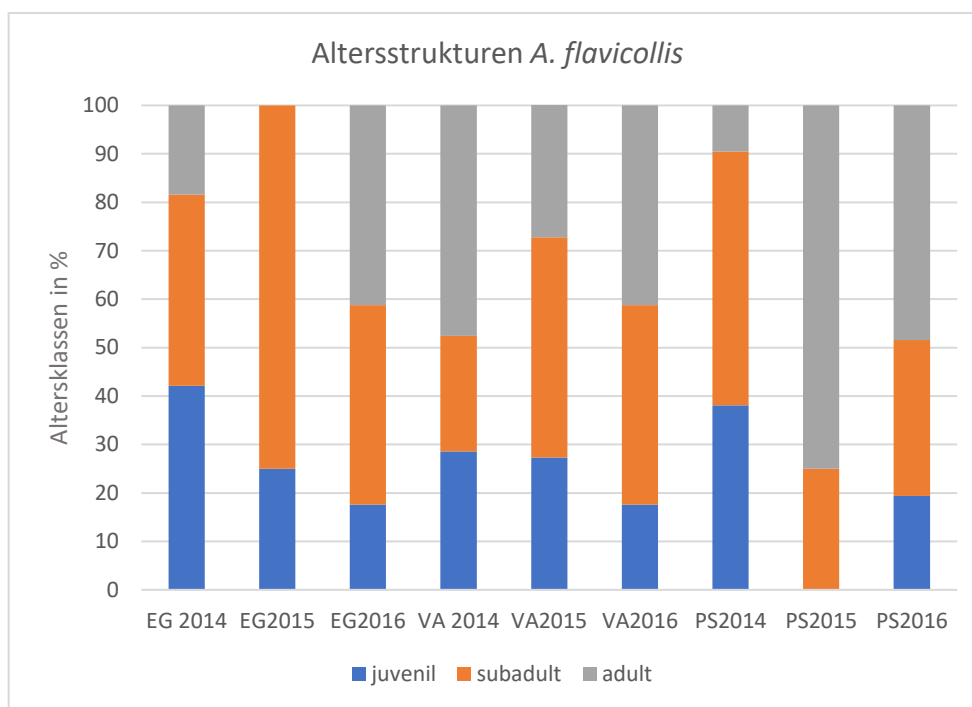


Abb. 3.2: Altersstrukturen *A. flavicollis* 2014-2016 in Prozent, getrennt nach Standorten

Für *M. glareolus* zeigte sich eine andere Verteilung der Altersklassen, hier wurden in allen drei Jahren überwiegend adulte Individuen gefangen (N=87), gefolgt von subadulten (N= 42) und juvenilen (N= 30) Tieren. Die Altersklasse der adulten Tiere war auch an den einzelnen Standorten stets diejenige, aus der am meisten Tiere gefangen wurden, sie dominiert also deutlich (Abb. 3.3).

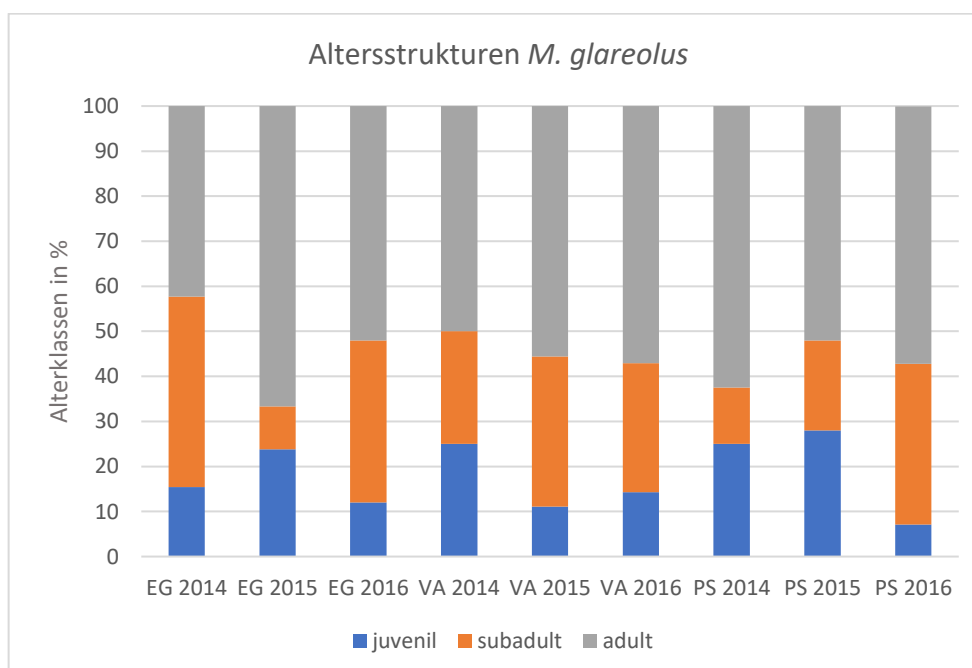


Abb. 3.3: Altersstrukturen *M. glareolus* 2014-2016 in Prozent, getrennt nach Standorten

Hinsichtlich der Verteilung der Geschlechter zeigt sich für beide Arten ein annähernd ausgeglichenes Verhältnis der gefangenen Individuen. Über den gesamten Probenzeitraum wurden von *A. flavicollis* 82 männliche (53,6%) und 71 (46,4%) weibliche Tiere gefangen, von *M. glareolus* 80 männliche (50,3%) und 78 (49,7%) weibliche Tiere.

Betrachtet man die Standorte in den einzelnen Jahren, so ergeben sich geringfügige Unterschiede. Die Geschlechterverteilung von *A. flavicollis* zeigt sich am ersten Standort (EG) uneinheitlich, im ersten Jahr wurden mit 56,8% mehr weibliche Tiere gefangen, im zweiten Jahr ist das Verhältnis ausgeglichen, im dritten Jahr überwiegen mit 58,8% die männlichen Tiere. Am Standort VA überwiegt in allen drei Jahren der Anteil der männlichen Gelbhalsmäuse (57,1%, 75% bzw. 66,7%), am Standort PS überwiegt im ersten Jahr der Anteil der männlichen Tiere (61,9%), im zweiten Probejahre werden mehr weibliche Tiere gefangen (75%), im dritten Jahr ist das Verhältnis fast ausgeglichen (48,4% männliche und 51,6% weibliche Tiere).

Am Standort Eichelgarten (EG) wurden im ersten und dritten Probenjahr annähernd gleich viele männliche und weibliche Individuen der Rötelmaus gefangen (55,5% männliche zu 44,4% weiblichen bzw. 52% zu 48%), nur im zweiten Jahr überwiegen bei den gefangenen Tieren die weiblichen (61,9%) gegenüber den männlichen (38,1%). Am Standort Viehunger Allee (VA) überwiegen in den ersten beiden Jahren die männlichen Tiere (75% bzw. 87,5%) gegenüber den gefangenen Weibchen (25% bzw. 12,5%), im dritten Jahr wurden mehr weibliche Rötelmäuse (57,1%) als männliche (42,9%) gefangen. Am dritten Standort, Porbelsee (PS), wurden nur im ersten Jahr gleiche Werte für gefangene Männchen und Weibchen verzeichnet, in den beiden Folgejahren wurden mehr weibliche Rötelmäuse (60% bzw. 57,1%) gefangen.

Die Geschlechterverteilung für beide Arten ist in Abbildung 3.4 auf der nächsten Seite zu finden.

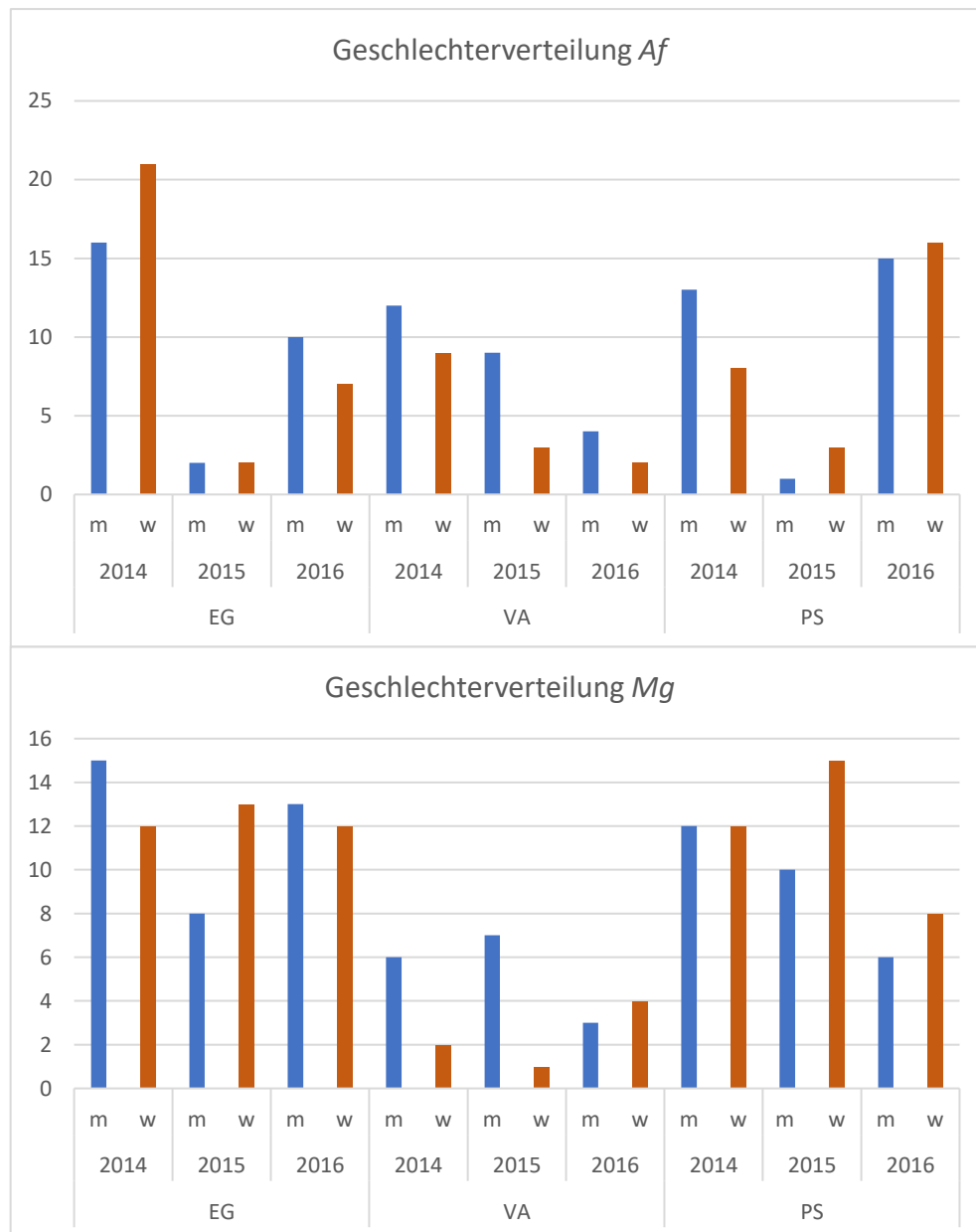


Abb. 3.4: Geschlechterverteilung Mg und Af 2014-16, alle Habitats, blaue Balken männliche Tiere, rote Balken weibliche Tiere, absolute Anzahl

3.1.2 Zusammensetzung der Kleinsäuger-Fauna

Um einen statistischen Zusammenhang zwischen dem Auftreten der beobachteten Mäusespezies und dem jeweiligen Probenjahr bzw. den verschiedenen Probenstandorten in verschiedenen Jahren festzustellen, wurde zunächst ein Pearson Chi-Quadrat-Test durchgeführt.

Dieser ergab für einen Vergleich aller drei Probenjahre im Hinblick auf alle gefangenen Mäusespezies keine einheitliche Verteilung, so dass ein Unterschied in den gefangenen Mausarten festgestellt werden kann ($\chi^2_6=53.6$, $p<0.001$).

Tabelle 20 listet die Anzahl der gefangenen Mäuse (ohne Wiederfänge) für die einzelnen Probejahre auf.

			Mausart				Gesamt
			<i>Mg</i>	<i>Af</i>	<i>Sm</i>	<i>Sa</i>	
Jahr	2014	Anzahl	59	79	0	4	142
		% innerhalb von Jahr	41,5%	55,6%	0,0%	2,8%	
	2015	Anzahl	54	20	23	4	101
		% innerhalb von Jahr	53,5%	19,8%	22,8%	4,0%	
	2016	Anzahl	46	54	17	3	120
		% innerhalb von Jahr	38,3%	45,0%	14,2%	2,5%	
Gesamt		Anzahl	159	153	40	11	363
		% innerhalb von Jahr	43,8%	42,1%	11,0%	3,0%	100%

Tabelle 20: Kreuztabelle zum Auftreten aller Mausarten (ohne Wiederfänge) getrennte für alle Probenjahre, absolute Anzahl und Prozentwerte (bezogen auf jeweiliges Probenjahr)

Auch beim Vergleich aller Mäusespezies in den drei Probejahren unterschieden nach ihrem Vorkommen an den drei Probestandorten ergibt sich keine einheitliche Verteilung ($\chi^2_6=19.51$, $p=0.003$).

Ebenso ergibt sich bei einem Vergleich der an den jeweiligen Standorten gefangenen Mausarten betrachtet für die einzelnen Probenjahre (2014, 2015 und 2016) keine einheitliche Verteilung ($\chi^2_4=18.32$, $p=0.001$, $\chi^2_6=20.27$, $p=0.002$, $\chi^2_6=14.23$, $p=0.027$). Für alle bisher dargestellten Zusammenhänge wird also die Nullhypothese verworfen und ein signifikanter Unterschied in der Artenverteilung zwischen den Jahren bzw. den Standorten festgestellt.

Da von den beiden Spezies *S. minutus* und *S. araneus* in den einzelnen Jahren und an den einzelnen Standorten nur sehr wenig Exemplare gefangen wurden, beziehen sich die weiteren Darstellungen nur auf die häufiger vertretenen Arten *A. flavicollis* und *M. glareolus*.

Betrachtet man diese beiden Spezies an allen Standorten über den gesamten Probenzeitraum, so können keine signifikanten Werte festgestellt werden, das Verhältnis beider Arten zueinander ist gleich. Bei einem Vergleich der beiden Arten an allen drei Standorten getrennt nach einzelnen Probejahren fällt das erste Probenjahr heraus: Hier zeigt sich das Verhältnis der Spezies zueinander gleich, während es im zweiten Probenjahr ($\chi^2_2=12.38$, $p=0.002$) und im dritten Jahr ($\chi^2_2=7.43$, $p=0.024$) signifikant variiert.

Stellt man die Standorte nun in Bezug auf das Verhältnis der beiden Spezies für den gesamten Probenzeitraum dar, so fällt der Standort Viehunger Allee auf, da an diesem keine Signifikanzen beobachtet werden, an den beiden anderen Standorten, EG ($\chi^2_2=14.18$, $p=0.001$) und PS ($\chi^2_2=21.49$, $p<0.001$) dagegen durchaus.

Wird der betrachtete Zeitraum auf zwei Probenjahre (2014 mit 2015, 2015 mit 2016 sowie 2014 mit 2016) sowie auf die Standorte mit den meisten Fängen, EG und PS, reduziert, ergibt sich für das Habitat Porbensee ein knapp signifikanter Unterschied zwischen dem ersten und zweiten Jahr ($p=0.05$) und ein hochsignifikanter Unterschied beim Vergleich des zweiten und dritten Jahres ($p>0.001$; Fishers Exakter Test), während sich für den Standort EG nur beim Vergleich der Jahre 14/15 ein knapp signifikanter Wert ($p=0.05$, Fishers Exakter Test) ergibt.

Die beiden Standorte EG und VA zeigen sich im ersten Probenjahr (2014) bezüglich des Verhältnisses der beiden Mausarten zueinander homogen, es liegen keine signifikanten Unterschiede vor.

Auch der Vergleich des Standortes EG mit dem Standort PS ergibt kein unterschiedliches Verhältnis in Bezug auf die beiden Spezies. Nur der Vergleich zwischen dem Habitat VA und dem Habitat PS ergibt einen Wert auf Signifikanz-Niveau ($p=0.034$, Fishers Exakter Test).

Für das Jahr 2015 zeigt sich ein anderes Bild: Beim Vergleich der Standorte EG und VA ergibt sich ein signifikanter Wert, d.h. es werden Unterschiede im Verhältnis der beiden Spezies zueinander festgestellt ($p=0.01$, Exakter Test nach Fisher), ebenso lässt sich durch den Vergleich der Standorte VA und PS feststellen, dass sich das Verhältnis der betrachteten Mäusespezies unterscheidet ($p=0.004$), zwischen dem Standort EG und PS lassen sich keine Unterschiede erkennen.

Im dritten Probenjahr lassen sich signifikante Unterschiede nur zwischen den Standorten EG und PS (Fishers Exakter Test $p=0.01$) feststellen, der Vergleich der Standorte EG mit VA sowie VA mit PS liefert keine signifikanten Werte.

Zusammenfassend wurde beobachtet, dass es bezüglich der Verhältnisse der gefangenen Mäusespezies zueinander sowohl bei der Betrachtung über den gesamten Probenzeitraum als auch bei der Analyse einzelner Jahre sowie einzelner Standorte Variabilität gab. Eine Zusammenstellung aller Signifikanz-Tests findet sich im Anhang D. Die Ergebnisse weisen auf eine Dynamik der Mäusepopulation hin, wobei die Gründe für diese vielfältig sein können.

Im Weiteren wurden die beiden hauptsächlich gefangenen Mausarten *A. flavicollis* und *M. glareolus* hinsichtlich signifikanter Unterschiede in Bezug auf Geschlecht und Altersstadien untersucht.

Da für die jeweiligen Altersklassen zum Teil nur sehr geringe Fallzahlen vorlagen, wurde im Anschluss an den Chi-Quadrat-Test noch ein z-Test (post-hoc-Test) durchgeführt.

Bei der Analyse der Altersstruktur der **Rötelmaus** ergibt sich im gesamten Probenzeitraum kein signifikanter Unterschied im Anteil der verschiedenen Altersklassen.

Auch am Standort Eichelgarten ergibt die Analyse der drei Jahre keine Unterschiede, der Vergleich der Jahre 2014/15 zeigt einen schwach signifikanten Unterschied im Verhältnis der drei Altersstadien juvenil, subadult und adult zueinander ($\chi^2_2=6.24$, $p=0.044$), der z-Test ergibt, dass sich hier die Altersklasse der subadulten Tiere signifikant von den beiden anderen Altersklassen unterscheidet. Beim Vergleich der beiden letzten Probenjahre (2015/16) zeigen sich bei Analyse mittels z-Test signifikante Unterschiede der juvenilen zur subadulten Altersklasse, wegen geringer Fallzahlen liefert der Chi-Quadrat-Test hier keine verlässlichen Daten. Damit lassen sich für den Standort EG mehr Unterschiede feststellen als für die beiden anderen Standorte, denn am Standort Viehunger Allee konnten weder im Dreijahreszeitraum noch bei Vergleich von zwei Jahren untereinander signifikante Unterschiede festgestellt werden, das gleiche gilt für den dritten Standort, Porbelsee.

Für die Rötelmaus ergibt sich im gesamten Probenzeitraum über drei Jahre bezogen auf das Geschlecht kein signifikanter Wert, das Verhältnis von Männchen zu Weibchen zeigt keine Unterschiede. Betrachtet man den Standort Eichelgarten im Hinblick auf die gleichen Merkmale für alle drei Probenjahre, und im Vergleich zweier Probenjahre (2014/15, 2014/16 und 2015/16) ergeben sich ebenfalls keine signifikanten Unterschiede. Das Habitat Viehunger Allee weist nur sehr geringe Fallzahlen auf, was bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden muss. Für diesen Standort ergeben sich im gesamten Probenzeitraum und im Vergleich von je 2 Jahren keine signifikanten Unterschiede, wobei bei diesem Vergleich bei zu geringen Fallzahlen auf Fishers exakten Test zurückgegriffen wurde.

Für das Habitat Porbelsee ergeben sich weder im Dreijahreszeitraum noch beim Vergleich zweier Jahre signifikante Unterschiede im Verhältnis der Geschlechter.

Das Verhältnis der Altersstadien zueinander zeigte bei der **Gelbhalsmaus** in den drei Probejahren über alle Standorte keine signifikanten Unterschiede. Am Standort Eichelgarten ergaben sich im Jahr 2016 signifikante Unterschiede zwischen den beiden Altersklassen juvenil und adult (z-Test), am Standort Porbelsee zeigten sich im Dreijahreszeitraum signifikante Unterschiede ($\chi^2_4=11.51$, $p=0.021$), der z-Test ergab im Jahr 2014 signifikante Unterschiede zwischen der adulten Altersklasse zu den beiden anderen Altersklassen. Am Standort Viehunger Allee ergaben sich im Dreijahreszeitraum keine signifikanten Unterschiede zwischen den Altersstadien.

Beim Vergleich von zwei Probejahren untereinander (2014 mit 2015, 2015 mit 2016 bzw. 2014 mit 2016) ergaben sich für den Standort Eichelgarten keine signifikanten Unterschiede, für den Standort Viehunger Allee ergaben sich nur beim Vergleich der beiden letzten Probenjahre (15/16) signifikante Unterschiede zwischen den beiden Altersklassen juvenil und subadult.

Am Standort Porbelsee können beim Vergleich der Jahre 2014/15 ($\chi^2_2=9.25$, $p=0.010$) signifikante Unterschiede im Verhältnis der Altersklassen festgestellt werden, der z-Test ergibt einen Unterschied zwischen der Klasse der adulten Mäuse zu den beiden anderen Altersklassen, sowie zwischen den Jahren

2014 und 2016 ($\chi^2_2 = 8.76$, $p = 0.013$), auch hier ergibt der z-Test einen Unterschied zwischen der adulten Altersklasse und den beiden anderen. Der Vergleich der Jahre 2015/16 liefert keinen signifikanten Unterschied.

Für die Gelbhalsmaus ergeben sich bezüglich des Verhältnisses beider Geschlechter zueinander keine signifikanten Unterschiede, weder bei der Betrachtung des ganzen Probenzeitraumes, noch bei Betrachtung einzelner Standorte oder im Vergleich zwischen zwei Probenjahren (2014/15 oder 2015/16 bzw. 2014/2016).

Zusammenfassend zeigten die beiden Spezies, *A. flavicollis* und *M. glareolus*, im Verhältnis der Geschlechter zueinander sehr wenig Unterschiede. Für die Rötelmaus ließen sich nur am Standort Eichelgarten wenige signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Altersklassen feststellen, für die Gelbhalsmaus ergaben sich am Standort EG im Jahr 2016 signifikante Unterschiede, am Standort PS im Jahr 2014, beim Vergleich zweier Probenjahre ergaben sich einmal signifikante Unterschiede in der Viehunger Allee und in zwei Fällen am Standort Porbelsee. Damit variiert die Verteilung der Altersklassen zum einen stärker als im Vergleich zur Verteilung der Geschlechter und zum anderen ergaben sich bei *A. flavicollis* mehr signifikante Unterschiede als bei *M. glareolus*.

Eine Zusammenfassung aller Signifikanz-Tests einschließlich Kreuztabellen zu den getesteten Variablen findet sich im Anhang D.

3.1.3 Populationsanalyse mittels CMR-Modellen

Für Betrachtungen hinsichtlich der Populationsgrößen und -dynamiken der gefangenen Individuen aus verschiedenen Mausarten wurden nur die Individuenzahlen ohne Wiederfänge innerhalb einer Session (=Rerecapture) ausgewertet.

Die im dreijährigen Probenzeitraum gesammelten Daten über Kleinsäuger konnten mittels Capture-Mark-Recapture-Modellen zur Abundanz-Analyse herangezogen werden, bei dieser Analyse wurden wegen der geringen Datenlage zu den anderen Spezies nur die Daten von *M. glareolus* und *A. flavicollis* zugrunde gelegt. Für *M. glareolus* konnte die Abundanz über alle Habitats im dreijährigen Probenzeitraum ermittelt werden, ebenso die Abundanzen an den Standorten EG und PS von 2014-16. Für *A. flavicollis* konnten Abundanzen über alle Habitats im Dreijahreszeitraum sowie Abundanzen in allen drei Habitats von 2014-16 ermittelt werden.

Die für *M. glareolus* errechnete Abundanz im dreijährigen Probenzeitraum an allen drei Standorten ($N=171,9$) überstieg die Abundanz von *A. flavicollis* ($N=144,6$). Diese Tendenz lässt sich auch bei Betrachtung der einzelnen Standorte beobachten: Im EG wurde für die Rötelmaus eine Populationsgröße

von $N=41,4$ gegenüber $N=7,1$ bei der Gelbhalsmaus errechnet, am Standort PS wurde die Abundanz für *Mg* mit $N=112,1$ errechnet gegenüber einer Abundanz von $N=25,5$ für *Af*.

Für die Rötelmaus wurde die höchste Abundanz ($N=112,1$) am Standort PS ermittelt, die Gelbhalsmaus wies die größte Abundanz ($N=46,3$) am Standort VA auf. Bei der Gelbhalsmaus konnten Abundanz-Berechnungen für alle drei Standorte durchgeführt werden, hier ergab sich für den Standort EG die geringste Populationsgröße ($N=7,1$), gefolgt vom Standort PS ($N=25,5$) und VA ($N=46,3$).

Zusammenfassend konnten höhere Populationsgrößen für *M. glareolus* als für *A. flavicollis* errechnet werden, die Bevorzugung eines Standortes durch beide Mäusespezies konnte nicht beobachtet werden.

3.1.4 Korrelationsanalyse zu gefangenen Kleinsäugetern und abiotischen Faktoren

Um den Einfluss von äußeren Faktoren auf die Anzahl der gefangenen Mäuse im Probenzeitraum zu erfassen, wurden in SPSS zunächst Rangkorrelationen nach Spearman durchgeführt. Die Rangkorrelationsanalyse nach Spearman berechnet den linearen Zusammenhang zweier mindestens ordinalskalierten Variablen (www.methodenberatung.uzh.ch/de.html).

Dabei wurden jeweils folgende Faktoren hinsichtlich Korrelationen mit der absoluten Anzahl Mäuse pro Monat überprüft:

- durchschnittliche Temperatur des Probenmonats (Station Schaidt)
- durchschnittliche Temperatur des Vormonats (Station Schaidt)
- durchschnittliche Minimum-Temperatur des Vormonats (Station Schaidt)
- durchschnittliche Regenmenge des Probenmonats (Station Büchelberg)
- durchschnittliche Regenmenge des Vormonats (Station Büchelberg)
- durchschnittliche Regenmenge Tag des Probenmonats (Station Büchelberg)
- durchschnittliche Luftfeuchte des Probenmonats (Station Schaidt)
- durchschnittliche Luftfeuchte des Vormonats (Station Schaidt).

Zunächst wurden alle gefangenen Mausarten in der Analyse betrachtet. Über den gesamten Probenzeitraum ergeben sich hochsignifikante positive Korrelationen zur durchschnittlichen Temperatur des vorangegangenen Monats zum Probenmonat, $r_s=0.442$, $p=0.000$, $n=63$, nach Cohen (Cohen, 1992) ein mittlerer bis starker Effekt, zur Minimum-Temperatur des vorangegangenen Monats, $r_s=0.327$, $p=0.009$, $n=63$ (mittlerer Effekt), sowie zur durchschnittlichen Luftfeuchte des Probenmonats, $r_s=0.326$, $p=0.009$, $n=63$, mittlerer Effekt.

Im ersten Probenjahr (2014) lassen sich zahlreiche positive Korrelationen zu folgenden Faktoren finden: erneut zur Temperatur des Vormonats zum Probenmonat ($r_s=0.706$, $p=0.000$, $n=21$, starker Effekt), zur Minimum-Temperatur des Vormonats ($r_s=0.637$, $p=0.002$, $n=21$, starker Effekt), zur durchschnittlichen Regenmenge des Probenmonats ($r_s=0.568$, $p=0.007$, starker Effekt), sowie zur durchschnittlichen Regenmenge pro Tag des Probenmonats ($r_s=0.568$, $p=0.007$, $n=21$, starker Effekt) und zur

durchschnittlichen Luftfeuchte des Probenmonats ($r_s=0.42$, $p=0.58$, $n=21$, mittlerer Effekt). Für das zweite Probenjahr (2015) konnten nur zwei signifikant positive Korrelationen beobachtet werden, zum einen wieder zur durchschnittlichen Temperatur des Vormonats ($r_s=0.538$, $p=0.012$, $n=21$, starker Effekt) und zum anderen zur durchschnittlichen Regenmenge des Probenmonats, $r_s=0.450$, $p=0.041$, $n=21$, mittlerer bis starker Effekt). Im dritten Jahr ergeben sich keinerlei Korrelationen zwischen der absoluten Anzahl aller Mäusespezies pro Monat und den aufgenommenen Umweltfaktoren, so dass dieses Jahr eine Sonderstellung einnimmt.

Betrachtet man den ersten Probenstandort, Eichelgarten (EG), für alle drei Probenjahre korreliert die absolute Mäuseanzahl/Monat signifikant mit dem Durchschnitt der Temperaturwerte aus dem Vormonat des Probenmonats, $r_s=0.490$, $p=0.024$, $n=21$. Dabei handelt es sich nach Cohen (1992) um einen mittleren bis starken Effekt.

Ebenso korreliert der Durchschnittswert der Luftfeuchte im Probenmonat hochsignifikant mit der absoluten Mäuseanzahl/Monat, $r_s=0.725$, $p=0.000$, was einem starken Effekt entspricht.

In den einzelnen Habitaten aufgeteilt nach jeweiligem Jahr kann im ersten Probejahr (2014) im Habitat Eichelgarten wiederum eine signifikante Korrelation der absoluten Mäuseanzahl/Monat zur durchschnittlichen Temperatur des Vormonats mit $r_s=0.811$, $p=0.027$, $n=7$, beobachtet werden, nach Cohen ein starker Effekt. Im Jahr 2015 korreliert im gleichen Habitat die absolute Mäuseanzahl mit dem durchschnittlichen Wert der Luftfeuchte im Probenmonat mit $r_s=0.805$, $p=0.029$, $n=7$. Für das dritte Probenjahr ergeben sich im Habitat Eichelgarten keine signifikanten Korrelationen.

Im Habitat Viehunger Allee korreliert über den ganzen Probenzeitraum die absolute Mäuseanzahl/Monat mit der durchschnittlichen Temperatur des Vormonats unter dem 0.01 Niveau ($r_s=0.571$, $p=0.007$, $n=21$). Ebenso korreliert die Mäuseanzahl mit der durchschnittlichen Minimum-Temperatur des Vormonats signifikant, $r_s=0.438$, $p=0.047$, $n=21$, was einem mittleren bis starken Effekt entspricht. Im Jahr 2014 ist die Mäuseanzahl im Habitat Viehunger Allee mit der durchschnittlichen Temperatur des Vormonats erneut auf dem 0.05 Niveau signifikant korreliert ($r_s=0.818$, $p=0.024$, $n=7$, starker Effekt nach Cohen), ebenso wie mit der durchschnittlichen Regenmenge/Tag des Probenmonats, $r_s=0.764$, $p=0.046$, $n=7$. Im zweiten Probenjahr zeigen sowohl die Durchschnittstemperatur des Vormonats ($r_s=0.879$, $p=0.009$, $n=7$) als auch die Minimum-Temperatur des Vormonats ($r_s=0.861$, $p=0.013$, $n=7$) eine hochsignifikante bzw. signifikante Korrelation bei einem starken Effekt. Auch in diesem Habitat ergeben sich für das dritte Probenjahr (2016) keine signifikanten Korrelationen.

Betrachtet man das dritte Habitat, Porbensee, über den gesamten Probenzeitraum von drei Jahren zeigen nur die Temperaturwerte signifikante Korrelationen: zur durchschnittlichen Temperatur des Vormonats $r_s=0.463$, $p=0.035$ ($n=21$), was nach Cohen einem mittleren bis starken Effekt entspricht, zur durchschnittlichen Minimum-Temperatur des Vormonats ($r_s=0.539$, $p=0.012$, starker Effekt). Wird das

Habitat in den einzelnen Probejahren untersucht, so ergeben sich keine signifikanten Zusammenhänge.

Zusammenfassend stellt sich durch die Rangkorrelation nach Spearman heraus, dass es sowohl zwischen den einzelnen Beprobungsjahren als auch in einzelnen Jahren zwischen den einzelnen Habitaten eine große Heterogenität hinsichtlich des Zusammenhangs der betrachteten Umweltfaktoren mit der absoluten Anzahl aller Mäuse pro Monat gibt.

Dabei ist auffällig, dass im dritten Probenjahr (2016) in allen Habitaten keine signifikanten Korrelationen auftreten. In diesem Jahr scheinen also andere Faktoren die Anzahl der Mäuse/Monat stärker beeinflusst zu haben.

Es stellt sich heraus, dass die durchschnittliche Temperatur des Vormonats in allen Habitaten oft signifikant positiv korreliert, sowohl über den dreijährigen Probenzeitraum als auch in einzelnen Jahren. Parallel dazu ist auch die Minimum-Temperatur des Vormonats einige Male (3x) signifikant positiv mit der Mäuseanzahl korreliert. Zur durchschnittlichen Luftfeuchte des jeweiligen Probenmonats als auch zur Tages-Regenmenge ergeben sich nur in wenigen Fällen signifikant positive Korrelationen. Alle anderen im Rahmen dieser Arbeit aufgenommenen Umweltfaktoren zeigen keine signifikanten Korrelationen.

Hinsichtlich der beprobten Habitate fällt nur das Habitat Porbelsee auf, da hier in den einzelnen Jahren keinerlei signifikante Korrelationen zwischen den Umweltfaktoren und der Mäuseanzahl beobachtet werden können.

Die beiden hauptsächlich gefangenen Mäusespezies waren im gesamten Probenzeitraum *A. flavicollis* und *M. glareolus*. Diese stellen wichtige Wirtsarten für die Zecke *I. ricinus* dar (z.B. Littwin et al., 2013, Petney et al., 2013, Radzijevska et al., 2013). Die weiteren statistischen Analysen beziehen sich deshalb auf diese beiden Arten.

Untersucht wurden Korrelationen zwischen den aufgenommenen Umweltfaktoren und den beiden genannten Mäusespezies.

Betrachtet man alle drei Probenjahre in allen drei Habitaten (N=63), so ist die absolute Anzahl von *A. flavicollis* pro Monat ebenfalls signifikant positiv mit der durchschnittlichen Temperatur des Vormonats korreliert ($r_s=0.298$, $p=0.018$, mittlerer Effekt), sowie mit der durchschnittlichen Regenmenge des Vormonats ($r_s=0.267$, $p=0.035$, schwacher bis mittlerer Effekt) und hochsignifikant positiv mit der Luftfeuchte des Probenmonats ($r_s=0.43$, $p=0.000$, mittlerer bis starker Effekt).

Wird nur das erste Jahr (2014) hinsichtlich aller Habitate untersucht (N=21), lassen sich zahlreiche, zum Teil hochsignifikante positive Korrelationen finden: zur Temperatur des Vormonats ($r_s=0.76$, $p=0.000$,

starker Effekt), Minimum-Temperatur des Probenmonats ($r_s=0.65$, $p=0.01$, starker Effekt), Regenmenge des Monats ($r_s=0.603$, $p=0.04$, starker Effekt), Tagesregenmenge des Probenmonats ($r_s=0.603$, $p=0.04$, starker Effekt) und zur Luftfeuchte des Probenmonats ($r_s=0.521$, $p=0.015$, starker Effekt). Betrachtet man im ersten Jahr die einzelnen Habitate, fallen weniger signifikante Korrelationen auf. Für das Habitat Viehunger Allee zwei, erneut Temperatur des Vormonats ($r_s=0.927$, $p=0.03$, starker Effekt) und Minimum-Temperatur des Vormonats ($r_s=0.818$, $p=0.024$, starker Effekt), für das Habitat Porbelsee eine (Minimum-Temperatur des Vormonats, $r_s=0.764$, $p=0.046$, starker Effekt). Für das dritte Habitat, Eichelgarten, zeigen sich im ersten Jahr keine signifikanten Korrelationen.

Für das Jahr 2015 lassen sich bei Einbeziehung aller Habitate ($N=21$) keine signifikanten Korrelationen feststellen, hier ergeben sich erst bei Betrachtung der einzelnen Habitate Signifikanzen.

Am Probenstandort Eichelgarten ($N=7$) korreliert die absolute Anzahl von *A. flavicollis* signifikant mit der durchschnittlichen Luftfeuchte des Probenmonats ($r_s=0.802$, $p=0.030$, starker Effekt), am Standort Viehunger Allee ($N=7$) mit allen drei erfassten Temperaturwerten, darunter wieder die durchschnittliche Temperatur des Vormonats ($r_s=0.842$, $p=0.017$, starker Effekt; Temperatur des Probenmonats $r_s=0.765$, $p=0.045$, starker Effekt; Minimum-Temperatur des Vormonats $r_s=0.954$, $p=0.001$, starker Effekt).

Bei der Analyse der Korrelationen im dritten Probenjahr (2016) zeigen sich weder bei der Betrachtung aller Habitate noch bei der Analyse der Korrelationen bezogen auf die einzelnen Habitate signifikante Korrelationen zwischen der Anzahl der Individuen von *A. flavicollis* und den betrachteten Umweltfaktoren. Damit nimmt das Jahr 2016 auch hier eine Sonderstellung ein.

Überprüft man einen Probenstandort auf mögliche signifikante Korrelationen in allen drei Probejahren, finden sich für den Standort Viehunger Allee ($N=21$) zwei Signifikanzen (Temperatur des Vormonats, $r_s=0.496$, $p=0.022$, starker Effekt und Minimum-Temperatur des Vormonats, $r_s=0.590$, $p=0.005$, starker Effekt), für den Standort Eichelgarten eine hochsignifikante Korrelation zur Luftfeuchte des Probenmonats ($r_s=0.651$, $p=0.001$, starker Effekt) und keine signifikanten Korrelationen am Standort Porbelsee.

Zusammenfassend lässt sich für die Spezies *A. flavicollis* feststellen, dass ihre Anzahl an Individuen oft signifikant positiv mit der Temperatur des Vormonats korreliert, sowohl über den großen Probenzeitraum von drei Jahren als auch in den einzelnen Jahren, nach Habitaten getrennt betrachtet.

Im Jahr 2014 ergeben sich auffällig viele signifikante Korrelationen zu den betrachteten Umweltfaktoren, so dass äußere Faktoren für die Individuenanzahl dieser Spezies eine große Rolle zu spielen scheinen. Das dritte Probenjahr, 2016, fällt auch bei der Betrachtung einer einzelnen Spezies, in diesem Fall

A. flavicollis, heraus, da sich keine signifikanten Korrelationen feststellen lassen. Hier scheinen andere Faktoren für die Individuenanzahl ausschlaggebend zu sein. Weiterhin ist auffällig, dass sich an einem Probenstandort, Porbelsee, bei der Betrachtung aller drei Probenjahre keine signifikanten Korrelationen zeigen.

Für die Spezies *M. glareolus* ergibt sich bei Analyse des gesamten Probenzeitraumes und aller Habitate nur eine signifikant positive Korrelation, erneut zur Temperatur des Vormonats, in dem beprobt wurde ($r_s=0.258$, $p=0.041$, $N=63$, mittlerer Effekt). Analysiert man das Jahr 2014, so lassen sich bei Betrachtung aller Habitate keine signifikanten Korrelationen feststellen, werden die Probenstandorte einzeln untersucht, zeigt sich im Habitat Eichelgarten eine Signifikanz hinsichtlich der Luftfeuchte des Probenmonats ($r_s=0.786$, $p=0.036$, starker Effekt), im Habitat Porbelsee hinsichtlich der Temperatur des Vormonats der Beprobung ($r_s=0.778$, $p=0.039$, starker Effekt), im Habitat Viehunger Allee keinerlei Signifikanz.

Im zweiten Probenjahr zeigt die Analyse aller Standorte ($N=21$) erneut signifikante Korrelationen bezüglich der Temperatur des Vormonats ($r_s=0.453$, $p=0.039$, starker Effekt), sowie bezüglich der Minimum-Temperatur des Vormonats ($r_s=0.492$, $p=0.023$, starker Effekt).

Untersucht man die einzelnen Standorte, ergeben sich für Porbelsee und Eichelgarten keine Signifikanzen, das Habitat Viehunger Allee weist bezüglich der Regenmengen signifikant negative Korrelationen auf (Regenmenge des Probenmonats, $r_s=-0.767$, $p=0.044$, starker Effekt; Tagesregenmenge des Vormonats, $r_s=-0.767$, $p=0.044$, starker Effekt).

Auch für diese Spezies betrachtet nimmt das dritte Probenjahr, 2016, eine Sonderstellung ein, da keine signifikanten Korrelationen beobachtet werden können.

Analysiert man die einzelnen Standorte über den gesamten Probenzeitraum von drei Jahren, so zeigt sich für das Habitat Eichelgarten ($N=21$) eine signifikante Korrelation zur Luftfeuchte des Probenmonats ($r_s=0.527$, $p=0.014$, starker Effekt), für das Habitat Porbelsee erneut eine signifikante Korrelation zur Minimum-Temperatur des Vormonats ($r_s=0.526$, $p=0.014$, starker Effekt), sowie zur Temperatur des Probenmonats ($r_s=0.503$, $p=0.02$, starker Effekt), für das Habitat Viehunger Allee können keine signifikanten Korrelationen festgestellt werden.

Zusammenfassend scheint die Spezies *M. glareolus* deutlich weniger von den in dieser Arbeit erfassten Umweltfaktoren abzuhängen als *A. flavicollis*, da insgesamt weniger signifikante Korrelationen festgestellt werden konnten.

Allerdings nimmt auch bei der Betrachtung dieser Spezies das dritte Probenjahr eine Sonderstellung ein, da in diesem keine signifikanten Korrelationen bei Analyse aller Habitats als auch bei Untersuchung einzelner Habitats beobachtet werden konnten. Dennoch korrelieren die Faktoren Temperatur des Vormonats der Beprobung und Temperatur des Probenmonats häufiger signifikant mit der Anzahl der Individuen im Probenmonat als andere getestete Faktoren.

Bei der Interpretation der Ergebnisse muss in diesem Fall der Stichprobenumfang einbezogen werden. Für die Annäherung an die optimale Stichprobengröße wird bei gegebener Wahrscheinlichkeit für einen Fehler 1. Art (α -Fehler) und Fehler 2. Art (β -Fehler) eine Effektstärke ϵ angegeben ($\epsilon=Z_1-Z_2$). Nach Bortz (2005) ergeben sich bei $\alpha=0,05$ und $1-\beta=0,80$ und einseitigem Test:

$\epsilon=0,10$ (schwacher Effekt) – $n_{opt} = 1240$

$\epsilon=0,30$ (mittlerer Effekt) – $n_{opt} = 312$

$\epsilon=0,50$ (starker Effekt) – $n_{opt} = 52$.

Daraus wird deutlich, dass ein schwacher Effekt erst bei größerem Stichprobenumfang zu einem signifikanten p-Wert führt und für den Nachweis starker Effekte auch eine geringe Stichprobengröße ausreicht.

Für die Interpretation der Ergebnisse aus dieser Untersuchung bedeutet dies, dass durch den geringen Stichprobenumfang schwache Effekte in der analytischen Statistik nur wenig zum Tragen kommen und dadurch weniger signifikante p-Werte erzielt werden.

Um den Einfluss der verschiedenen Faktoren festzustellen und einen möglichen Einfluss der Jahreszeiten zu analysieren, wurden anschließend multiple lineare Regressionsmodelle durchgeführt. Die abhängige Variable in diesen Modellen stellt die absolute Anzahl der Mäuse pro Monat dar, die Jahreszeiten wurden Dummy-kodiert, wobei der Frühling mit den Monaten April und Mai als Konstante gesetzt wurde, der Sommer mit den Monaten Juni bis August die Bezeichnung „Jahreszeit 1“ erhielt, der Herbst mit den verbleibenden Probenmonaten September und Oktober im Modell als „Jahreszeit 2“ erfasst wurde.

Im ersten linearen Regressionsmodell wurden alle drei Probenjahre betrachtet und die absolute Anzahl aller gefangenen Mäusespezies in Relation zu den folgenden Faktoren gesetzt: durchschnittliche Temperatur des Vormonats der Beprobung, durchschnittliche Temperatur des Probenmonats, durchschnittliche Regenmenge des Vormonats sowie durchschnittliche Regenmenge des Probenmonats. Ebenso wurden die Jahreszeiten Sommer und Herbst aufgenommen.

In diesem Modell wurde eine Güte von .25 (angepasstes R^2) erreicht. Für den Faktor Temperaturdurchschnitt des Probenmonats konnte ein negativer Zusammenhang nachgewiesen werden, der nahe dem

Signifikanz-Niveau liegt, für den Durchschnitt der Regenmenge des Probenmonats ein signifikant positiver Zusammenhang, wobei der Einfluss der Temperatur ($\beta = -0.434$) stärker ist als der der Regenmenge ($\beta = 0.312$). Steigt die durchschnittliche Temperatur des Probenmonats um eine Einheit, so sinkt die absolute Anzahl der Mäuse pro Monat um .47 (nicht standardisierter Regressionskoeffizient B), steigt die Regenmenge um eine Einheit, so steigt auch die absolute Anzahl der Mäuse um 0.036. Beide Faktoren zeigen also einen Einfluss auf die Anzahl der gefangenen Mäuse.

Da die Verteilung der Residuen eine etwas ungleiche Streuung zeigt, wurde anschließend ein Bootstrapping durchgeführt, welches die Ergebnisse der multiplen linearen Regression bestätigt: Die Regressionskoeffizienten der multiplen linearen Regression liegen im Konfidenzintervall des Regressionsmodells, das mit Bootstrapping berechnet wurde. Tabelle 21 zeigt das Ergebnis zum Regressionsmodell aller Mausarten über drei Jahre.

	B [95%-CI]	Beta	p	Bootstrap 95%-Konfidenzintervall
Konstante	4.48 [-1.96, 10.89]		.166	-1.40, 11.22
Temperaturdurchschnitt Monat	-0.474 [-.981, .032]	-0.434	.066	-.930, .101
Temperaturdurchschnitt Vormonat	.357 [-.092, .807]	.403	.117	-.099, .785
Regendurchschnitt Monat	.036 [.010, .061]	.312	.008	-.010, .062
Regendurchschnitt Vormonat	-.010 [-.038, .017]	-.095	.443	-.038, .018
Sommer	3.751 [-.652, 8.154]	.439	.093	-.928, 8.221
Herbst	.813 [-3.796, 5.422]	.087	.725	-3.168, 5.262

Tabelle 21: Ergebnis Regressionsmodell zur absoluten Anzahl aller gefangenen Mäusespezies (angepasstes $R^2 = .25$) über drei Jahre (2014-16) mit Angabe des 95%-Bootstrapping- Konfidenzintervalls

Weiterhin sollte mit dem Modell der linearen Regression der Einfluss der Jahreszeiten überprüft werden. Für die Jahreszeit Sommer ergab sich mit $p = 0.093$ zwar kein hochsignifikanter Zusammenhang, da dieser p-Wert aber klein ist, lässt sich schlussfolgern, dass es scheinbar einen Effekt der Jahreszeit Sommer in Bezug auf die Anzahl der Mäuse gibt, der aber aufgrund der geringen Fallzahl und damit der geringen Teststärke nicht als signifikant nachgewiesen werden kann.

Auch für das erste Probenjahr (2014) konnte trotz geringer Fallzahl ein multiples lineares Regressionsmodell berechnet werden, welches aus statistisch methodischer Sicht verwendbar ist, da die Standardfehler trotz der Komplexität des Modells klein sind.

In dem Modell wurde die Anzahl aller gefangenen Mausarten in Beziehung gesetzt zu den Faktoren durchschnittliche Temperatur des Probenmonats, durchschnittliche Temperatur des Vormonats der Beprobung, durchschnittliche Regenmenge des Probenmonats sowie die Jahreszeiten Sommer und Herbst. Es wurde eine Modellgüte von 0.457 (angepasstes R^2) erreicht, für den Faktor der durchschnittlichen Regenmenge des Probenmonats konnte ein hochsignifikant positiver Zusammenhang festgestellt werden ($B=0.068$, $p=0.009$). Die signifikante Korrelation zur durchschnittlichen Temperatur des Vormonats aus der bivariaten Analyse konnte im Modell der linearen Regression nicht bestätigt werden. Hierfür kann es verschiedene Gründe geben, zum einen ist die Fallzahl sehr klein, weiterhin sind im Modell der linearen Regression Faktoren enthalten (Sommer und Herbst), die bei den bivariaten Korrelationen nicht einbezogen wurden, so dass sich Effekte im Modell anders darstellen, und es besteht für einzelne Faktoren im Modell Multikollinearität, die die Ergebnisse beeinflusst.

Hier wurde ebenso ein Bootstrapping (Stichprobengröße 5000) durchgeführt, auch hier liegen die Regressionskoeffizienten der multiplen linearen Regression im Konfidenzintervall des Regressionsmodells und bestätigen dieses.

Im linearen Regressionsmodell für 2014 lassen sich bezüglich der Jahreszeiten erneut Tendenzen feststellen, die aber ebenfalls unter Berücksichtigung der geringen Fallzahlen und damit der kleinen Datenmenge erfolgen müssen. In diesem Jahr zeigen der Sommer mit $p=0.106$ sowie der Herbst mit $p=.099$ einen Effekt. Aufgrund der kleinen Stichprobe sind allerdings nur große Effekte als signifikant nachweisbar und einzelne besondere Fälle können die Ergebnisse leicht verfälschen.

Für die zwei weiteren Probenjahre, 2015 und 2016, konnten aufgrund der geringen Fallzahlen keine Regressionsmodelle berechnet werden. Für diese Jahre wurde auf die Analyse der Korrelationen nach Spearman zurückgegriffen. Aus dem gleichen Grund wurden keine Regressionsmodelle zu den beiden hauptsächlichsten Spezies *Apodemus flavicollis* und *Myodes glareolus* berechnet.

3.1.5 Zeckenbefall der Kleinsäugerspezies

Von den 363 gefangenen Mäusen konnten 361 auf Zecken untersucht werden, im ersten Probenjahr verstarb eine Maus der Art *M. glareolus* während der Untersuchung, im dritten Probenjahr eine Maus der Art *S. araneus*, so dass auf ein Absammeln dieser beiden Tiere im Hinblick auf Zecken verzichtet wurde.

Im Probenzeitraum waren 134 Mäuse der Art *M. glareolus* (N=158, 84,8%), 127 der Art *A. flavicollis* (N=153, 83%), 27 der Art *S. minutus* (N=40, 67,5%) sowie 4 Individuen der Art *S. araneus* (N=10, 40%) von Zecken befallen.

Die Zeckenart *Ixodes ricinus* stellt die am häufigsten auf den Mäusen zu findende Zeckenart dar. In etwa die Hälfte aller beprobten Mäuse (178 Individuen = 49,3%) waren von Larven dieser Zeckenart befallen, nur 26 Mäuse von Nymphen (7,2%), den geringsten Befall zeigten die gefangenen Mäuse hinsichtlich adulter Weibchen (6 = 1,66%).

Als zweithäufigste Zeckenart konnte *Ixodes trianguliceps* von den Mäusen abgesammelt werden, mit Larven dieser Zeckenart waren 24 Mäuse (6,6%), mit Nymphen 13 (3,6%) und mit adulten Weibchen 4 (1,1%) befallen.

Weiterhin konnten Zecken der Art *Ixodes acuminatus* auf den Mäusen gefunden werden. 18 Tiere (4,9%) waren mit Larven von *I. acuminatus* befallen, ein Tier (0,3%) mit Nymphen und drei Mäuse (0,8%) mit adulten Weibchen.

Von der Gattung *Dermacentor* konnten die Arten *D. reticulatus* sowie *D. marginatus* auf den gefangenen Mäusen gefunden werden.

6 Mäuse (1,7%) waren von Larven der Art *D. reticulatus* befallen, von Larven der Art *D. marginatus* waren vier Mäuse (1,1%), von Nymphen sieben (1,9%) Mäuse befallen, adulte Weibchen oder Männchen ließen sich nicht finden.

Einen Überblick über die von Zecken befallenen Mausarten im dreijährigen Probenzeitraum gibt Tabelle 22 auf der nächsten Seite.

Aus der Tabelle ist zu ersehen, dass *M. glareolus* die Mausart ist, von der an allen Standorten über den gesamten Probenzeitraum die meisten Individuen befallen waren und sich der Zeckenbefall hinsichtlich Arten und Stadien sehr variabel zeigte. Ebenso ist ersichtlich, dass am meisten Larven der Art *Ixodes ricinus* auf den gefangenen Mäusen gefunden wurden. Bezüglich des Befalles mit Larven dieser Art zeigt sich, dass Gelbhalsmäuse (50,6%) stärker betroffen sind als Rötelmäuse (38,2%), der Befall mit Nymphen zeigt sich dafür bei *Mg* (53,8%) höher als bei *Af* (46,2%). Weiterhin lässt sich für *Mg* ein recht hoher Befall mit Larven der beiden Arten *I. trianguliceps* und *I. acuminatus* beobachten.

	<i>Myodes glareolus</i> (N=158)	<i>Apodemus flavicollis</i> (N=153)	<i>Sorex minutus</i> (N=40)	<i>Sorex araneus</i> (N=10)	Σ
<i>I. ricinus</i> Larven	68 (38,2%)	90 (50,6%)	16 (8,9%)	4 (2,2%)	178
<i>I. ricinus</i> Nymphen	14 (53,8%)	12 (46,2%)	0 (0%)	0 (0%)	26
<i>I. ricinus</i> Weibchen	5 (83,3%)	1 (16,7%)	0 (0%)	0 (0%)	6
<i>I. trianguliceps</i> Larven	13 (54,2%)	5 (20,8%)	6 (25%)	0 (0%)	24
<i>I. trianguliceps</i> Nymphen	6 (46,2%)	3 (23,1%)	4 (30,8%)	0 (0%)	13
<i>I. trianguliceps</i> Weibchen	2 (50%)	2 (50%)	0 (0%)	0 (0%)	4
<i>I. trianguliceps</i> Männchen	2 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	2
<i>I. acuminatus</i> Larven	10 (55,6%)	7 (38,9%)	1 (5,6%)	0 (0%)	18
<i>I. acuminatus</i> Nymphen	0 (0%)	1 (100%)	0 (0%)	0 (0%)	1
<i>I. acuminatus</i> Weibchen	2 (66,7%)	1 (33,3%)	0 (0%)	0 (0%)	3
<i>D. reticulatus</i> Larven	3 (50%)	3 (50%)	0 (0%)	0 (0%)	6
<i>D. marginatus</i> Larven	3 (75%)	1 (25%)	0 (0%)	0 (0%)	4
<i>D. marginatus</i> Nymphen	6 (85,7%)	1 (14,3%)	0 (0%)	0 (0%)	7
Σ	134	127	27	4	292

Tabelle 22: Von Zecken befallene Mausarten im Zeitraum 2014-16, Überblick über Zeckenstadien und -arten; keine Unterscheidung der Mäuseindividuen (Mehrfachnennung möglich); Prozentzahlen zeilenweise

Betrachtet man die einzelnen Habitate über den gesamten Probenzeitraum, so wurden im Eichelgarten von den Mausarten *M. glareolus*, *A. flavicollis* und *S. minutus* verschiedene Stadien verschiedener Zeckenarten abgesammelt. Auch hier dominiert die Art *Ixodes ricinus*: 41,7% der Rötelmäuse, 62,7% der Gelbhalsmäuse und 46,7% der Zwergspitzmäuse waren von Larven dieser Art befallen. Nymphen ließen sich auf *M. glareolus* (4,2%) sowie *A. flavicollis* (5,1%) finden, adulte Weibchen konnten von einer Rötelmaus abgesammelt werden, adulte Männchen waren nicht zu beobachten. Larven der Art *Ixodes trianguliceps* konnten von Rötelmäusen (4,2%), Gelbhalsmäusen (3,4%) und Zwergspitzmäusen (13,3%) abgesammelt werden, Nymphen von Rötelmäusen (2,8%), Gelbhalsmäusen (3,4%) und

Zwergspitzmäusen (6,7%). Adulte Weibchen oder Männchen dieser Art wurden nur auf Rötelmäusen gefunden.

Von Rötelmäusen (8,3%) wurden ebenso Larven der Art *Ixodes acuminatus* nachgewiesen, auch Gelbhalsmäuse (8,5%) zeigten Befall mit Larven dieser Art. Die beiden Mausarten zeigen also hinsichtlich dieser Larven einen ähnlichen Prozentsatz von befallenen Individuen, Zwergspitzmäuse wiesen im Eichelgarten keine *I. acuminatus* Larven auf. Von einer Gelbhalsmaus (1,7%) konnten Nymphen der gleichen Art abgesammelt werden, ansonsten wurden keine weiteren Zeckenarten oder -stadien auf den Mäusen im Eichelgarten beobachtet.

Abbildung 3.5 gibt einen Überblick über den Zeckenbefall der beiden hauptsächlich gefangenen Mäusespezies *Mg* und *Af* im Zeitraum von drei Jahren am Standort Eichelgarten.

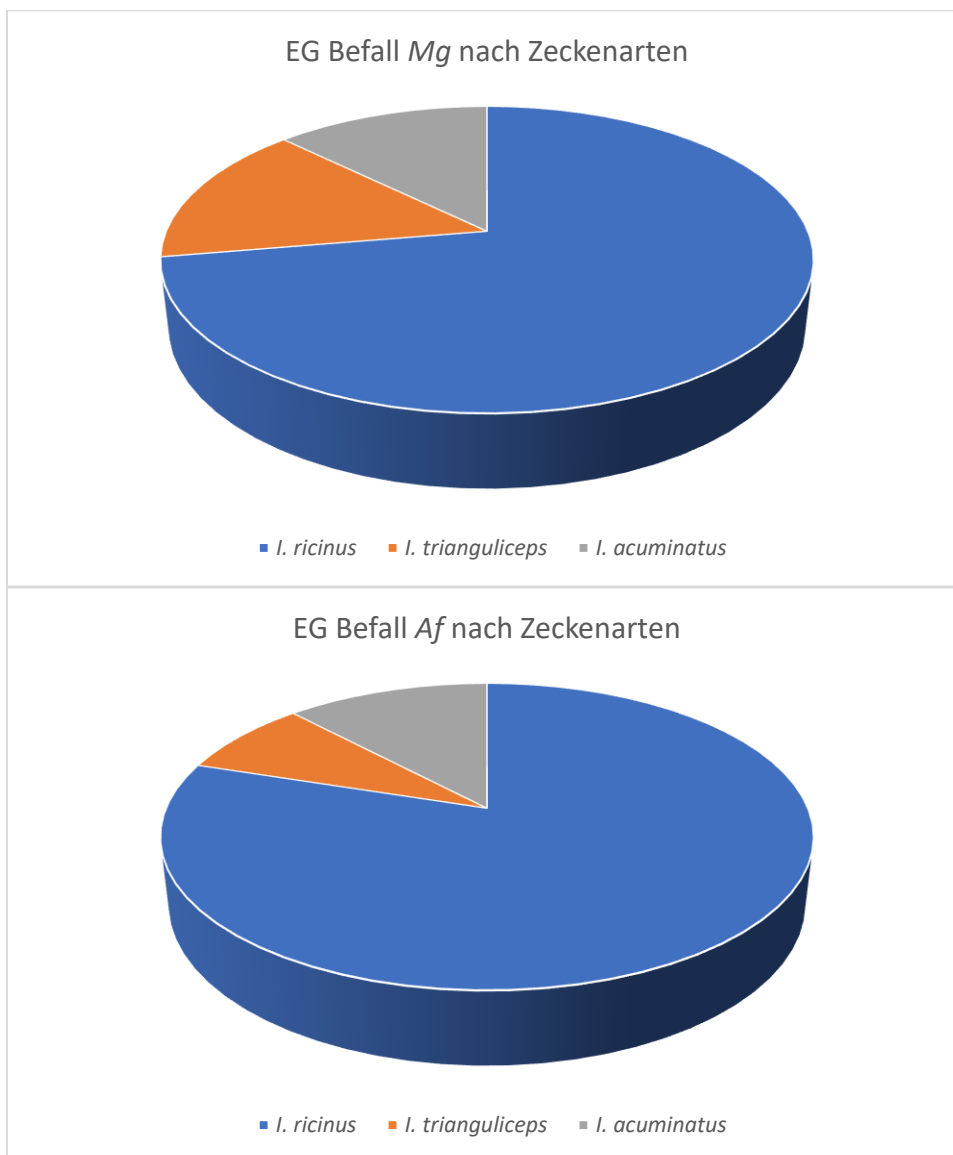


Abb. 3.5: Zeckenbefall *Mg* und *Af* im Eichelgarten über 3 Jahre, Angaben in Prozent

Untergliedert man die Betrachtung im Eichelgarten nach einzelnen Jahren, so fällt auf, dass im ersten Jahr (2014) Zecken nur von Rötel- und Gelbhalsmäusen abgesammelt wurden, wobei die Art *I. ricinus* am häufigsten zu finden war: 42,3% der Rötelmäuse (N=26) und 57,9% der Gelbhalsmäuse (N=38) wiesen Larven auf, eine Gelbhalsmaus (2,6%) Nymphen, von einer Rötelmaus konnten adulte Weibchen abgesammelt werden, adulte Männchen ließen sich auf den Mäusen nicht finden. Ansonsten konnten nur noch Nymphen der Art *Ixodes acuminatus* auf einer Gelbhalsmaus gefunden werden, so dass sich das erste Probenjahr im Eichelgarten sowohl hinsichtlich der befallenen Mausarten als auch der abgesammelten Zeckenarten als eingeschränkt erweist.

Im Jahr 2015 waren erneut drei Mausarten von Zecken befallen. Die Rötelmaus (N=25) von *Ixodes ricinus* Larven zu 40%, Nymphen 4%. *Ixodes trianguliceps* Larven konnten von 8% abgesammelt werden, Nymphen von 4%, ebenso adulte Weibchen und Männchen dieser Zeckenart. Auf 12% der Rötelmäuse ließen sich Larven von *Ixodes acuminatus* finden, ansonsten konnten keine weiteren Zeckenarten oder –stadien auf dieser Mausart beobachtet werden. Für die Gelbhalsmäuse (N= 17) zeigte sich im zweiten Probenjahr hinsichtlich der Arten und Stadien ein ähnliches Bild, wenn auch die Prozentzahlen höher sind: 76,5% waren von Larven der Art *Ixodes ricinus* befallen, 11,8% von Nymphen, 5,9% von Larven der Art *Ixodes trianguliceps*, 11,8% von Nymphen, sowie 23,5% von Larven der Art *Ixodes acuminatus*. Weitere Zeckenstadien oder –arten konnten nicht beobachtet werden. Die dritte Mausart, *Sorex araneus* (N= 10), wies nur Larven von *I. ricinus* auf.

Das zweite Habitat, Viehhunger Allee, weist hinsichtlich der befallenen Mausarten eine größere Heterogenität auf: Über den gesamten Probenzeitraum konnten von *M. glareolus*, *A. flavicollis*, *S.minutus* sowie *S.araneus* Zecken verschiedener Stadien und Arten abgesammelt werden. Auch in diesem Habitat war die Art *Ixodes ricinus* diejenige, die in allen Stadien am häufigsten auf den Mäusen beobachtet werden konnte. Von den Rötelmäusen (N=23) waren 47,5% mit Larven und 8,7% mit Nymphen befallen, bei den Gelbhalsmäusen (N= 38) 57,9% mit Larven, 5,3% mit Nymphen und 1 Tier mit adulten Weibchen befallen, bei den Zwergspitzmäusen (N=3), ein Tier mit Larven, bei den Waldspitzmäusen (N= 5) ebenso ein Tier mit Larven. Auf den beiden letztgenannten Mausarten wurden keine weiteren Zeckenstadien oder –arten gefunden. Dafür konnten auf 4,3% der Rötelmäuse Larven der Art *Ixodes trianguliceps* gefunden werden, auch wies ein Tier adulte Weibchen dieser Art auf, ebenso ein Tier adulte Männchen. Weiterhin konnten auf Rötelmäusen (4,3%) noch Larven der Art *Ixodes acuminatus*, sowie Larven der Art *Dermacentor reticulatus* (auf 4,3% der Mäuse) beobachtet werden. Daneben konnten jeweils von einem Tier Larven der Art *Dermacentor marginatus* sowie Nymphen abgesammelt werden.

Auch bei den Gelbhalsmäusen konnten neben der Art *Ixodes ricinus* Larven der Art *Dermacentor reticulatus* (auf 2,6% der Mäuse) beobachtet werden, so dass sich dieses Habitat nicht nur bezüglich der befallenen Mausarten, sondern auch im Hinblick auf die Zeckenarten vielfältig zeigt.

Abbildung 3.6 zeigt den Befall von *Mg* und *Af* am Standort Viehunger Allee über drei Jahre.

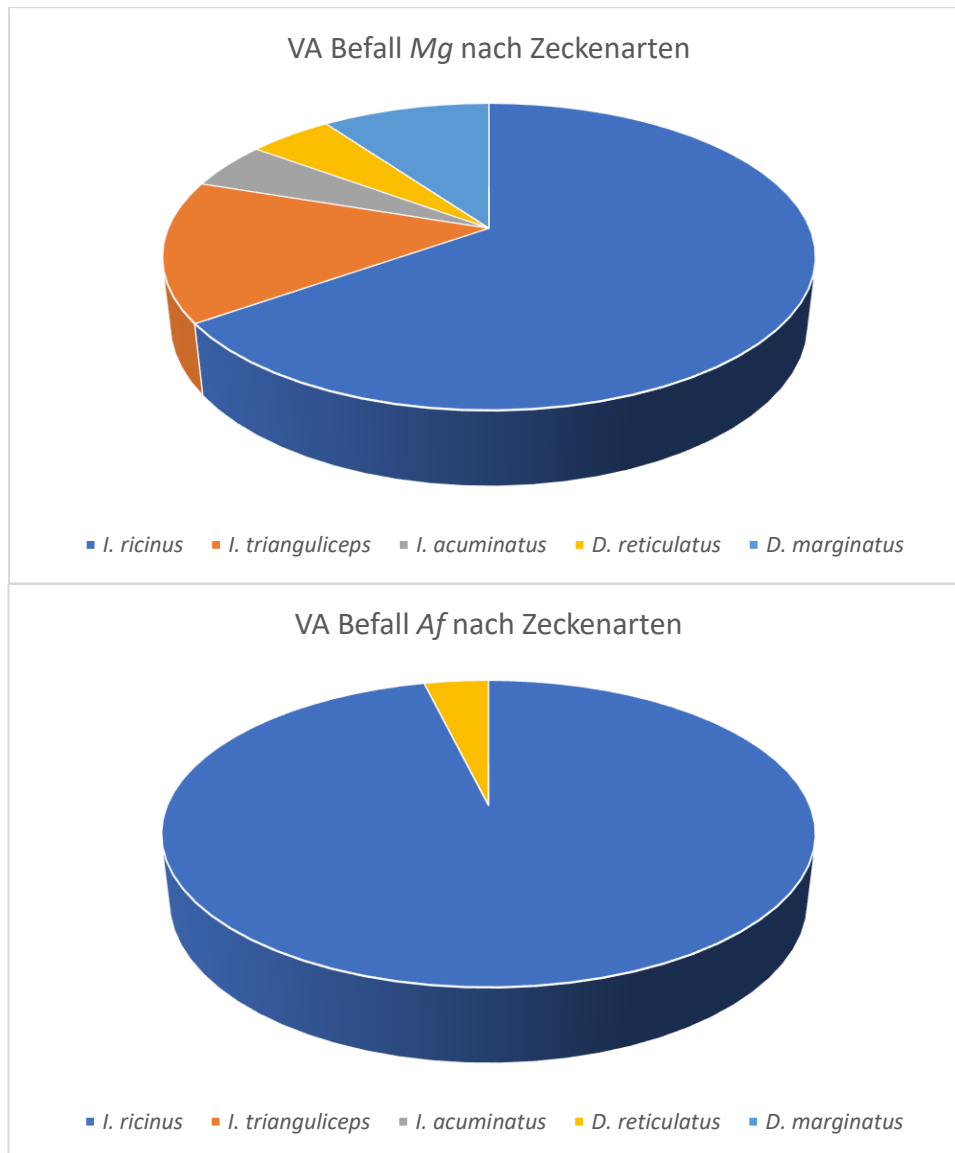


Abb. 3.6: Zeckenbefall *Mg* und *Af*, Habitat Viehunger Allee über 3 Jahre, Angaben in Prozent

Das erste Probenjahr erweist sich bei den gefangenen Mäusen nur hinsichtlich *A. flavicollis* als ergiebig (N=21), von *M. glareolus* wurden nur 7 Tiere auf Zecken überprüft, von *S. araneus* nur 4.

Auch hinsichtlich der Zeckenarten zeigt sich das erste Jahr beschränkt: Larven der Art *Ixodes ricinus* ließen sich auf Gelbhalsmäusen (52,4%), Rötelmäusen (28,6%) und Waldspitzmäusen (25%) finden, Nymphen derselben Art noch auf Gelbhalsmäusen (9,5%) sowie Rötelmäusen mit ebenfalls 28,6%. Nur eine Gelbhalsmaus (4,8%) war mit adulten Weibchen befallen, weitere Zeckenstadien oder -arten wurden nicht gefunden, auch nicht auf anderen Mausarten.

Im zweiten Probenjahr konnten auf drei Mausarten Zecken beobachtet werden, wobei Larven der Art *Ixodes ricinus* am häufigsten abgesammelt werden konnte. Rötelmäuse (N=9) wiesen zu 55,6% Larven auf, Gelbhalsmäuse (N= 11) den hohen Prozentsatz von 90,9% und Zwergspitzmäuse (N=3) den Prozentsatz von 33,3%. Daneben wurden noch Larven der Art *Ixodes trianguliceps* auf Rötelmäusen (11,1%) beobachtet, sowie Larven der Art *Dermacentor reticulatus* auf Rötelmäusen (11,1%) und Gelbhalsmäusen (9,1%). Im letzten Probenjahr konnten nur von den beiden hauptsächlich gefangenen Mausarten, der Rötel- und der Gelbhalsmaus, Zecken abgesammelt werden. Allerdings war die Anzahl der beprobten Tiere in diesem Jahr niedrig, was bei der Auswertung dieser Daten berücksichtigt werden sollte. Hinsichtlich der Zeckenarten zeigt sich 2016 erneut vielfältig in der Viehhunger Allee. Auf den Rötelmäusen (N=7) konnten Larven von *Ixodes ricinus* (auf 57,1%), adulte Weibchen und Männchen von *Ixodes trianguliceps* (beide auf 14,3% der Mäuse), Larven der Art *Dermacentor marginatus* (auf 14,3%) sowie Nymphen derselben Art (auf 14,3%) gefunden werden. Auf den Gelbhalsmäusen (N=6) wurden dagegen nur von einem Tier Larven der Art *Ixodes ricinus* abgesammelt, andere Zeckstadien oder -arten konnten nicht beobachtet werden.

Das dritte Habitat, Porbelsee, erweist sich in dem gesamten Probenzeitraum über drei Jahre bezüglich der befallenen Mausarten als vielfältig, es wurden Rötelmäuse, Gelbhalsmäuse, Zwergspitzmäuse und Waldspitzmäuse beprobt. Auf Rötelmäusen (N=63) konnten bis auf adulte Männchen alle Stadien der Art *Ixodes ricinus* gefunden werden: 42,9% der Tiere wiesen Larven auf, 14,3% Nymphen und 6,3% adulte Weibchen. Daneben wurden auf 15,9% der Rötelmäuse Larven der Art *Ixodes trianguliceps* gefunden, 7,9% waren mit Nymphen befallen, jeweils ein Tier wies ein adultes Weibchen auf und eines ein adultes Männchen. Auch verschiedene Stadien der Art *Ixodes acuminatus* konnten abgesammelt werden, 6,3% der Rötelmäuse waren von Larven befallen und 4,8% von adulten Weibchen. Auf den Rötelmäusen ließen sich auch Stadien der Gattung *Dermacentor* finden, von Larven der Art *D. reticulatus* waren 4,8% befallen. Daneben konnten Larven der Art *D. marginatus* auf 4,8% der Rötelmäuse gefunden werden, Nymphen sogar auf 9,5%.

Von Gelbhalsmäusen (N=56) konnten ebenfalls verschiedene Zeckenarten abgesammelt werden. Am häufigsten wurden Larven der Art *Ixodes ricinus* gefunden (55,4%), gefolgt von Nymphen (12,5%), adulte Zecken wurden nicht auf den Mäusen beobachtet. Larven der Art *I. trianguliceps* konnten auf 5,4% der Tiere gefunden werden, Nymphen derselben Art auf 1,8%, adulte Weibchen auf 3,6%, adulte Männchen wurden nicht beobachtet. Die Art *I. acuminatus* wurde im Larvalstadium auf 3,6% der Gelbhalsmäuse gefunden, außerdem wurde auf einem Tier noch ein adultes Weibchen derselben Art beobachtet. *Dermacentor*-Arten konnten in Larval- und Nymphenstadium auf *A. flavicollis* beobachtet werden. Larven der Art *D. reticulatus* wurden auf 3,6% gefunden, Larven der Art *D. marginatus* auf 1,8%, Nymphen derselben Art auf 3,6% der Gelbhalsmäuse.

Zwergspitzmäuse (N=22) waren in den drei Probejahren fast ausschließlich von Larvenstadien befallen. 36,4% der Tiere wiesen Larven der Art *Ixodes ricinus* auf, 18,2% Larven der Art *I. trianguliceps*, 13,6% Nymphen der gleichen Art und auf 4,5% der Zwergspitzmäuse konnten Larven der Art *I. acuminatus* gefunden werden.

Auf den Waldspitzmäusen (N=5) konnten auf 3 Tieren (60%) Larven von *Ixodes ricinus* gefunden werden, andere Stadien oder Spezies wurden nicht abgesammelt.

Die folgende Abbildung 3.7 verdeutlicht das Vorkommen der verschiedenen Zeckenarten auf *Mg* und *Af* am Standort PS über drei Jahre.

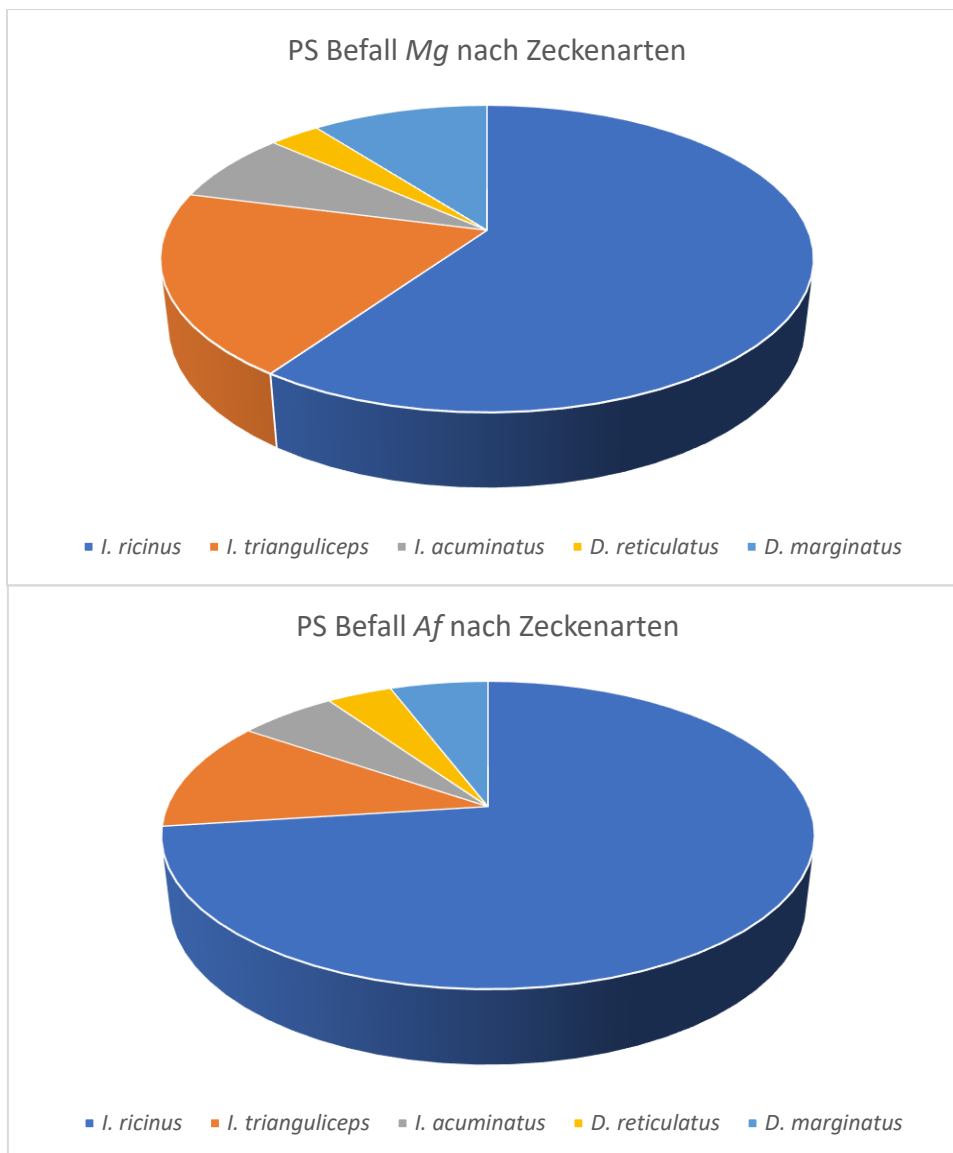


Abb. 3.7: Zeckenbefall *Mg* und *Af* am Porbelsee über 3 Jahre, Angaben in Prozent

Im ersten Probenjahr (2014) wurden im Habitat Porbelsee Zeckenstadien nur von Rötelmäusen und Gelbhalsmäusen abgesammelt. Dabei wurden auf *M. glareolus* (N=24) verschiedene Zeckenstadien und –arten gefunden. 33,3% wiesen Larven, 20,8% Nymphen und 16,7% adulte Weibchen von *I. ricinus*

auf. Die andere Art, *I. trianguliceps*, ließ sich im Larvalstadium auf 4,2% der Rötelmäuse finden, ebenso fanden sich auf 4,2% Nymphen sowie adulte Weibchen und Männchen. 8,3% der Tiere wiesen Larven von *I. acuminatus* auf, 4,2% Nymphen derselben Art und Tiere wiesen adulte Weibchen auf.

Weiterhin wurden auf den Rötelmäusen Stadien der Gattung *Dermacentor* gefunden, es waren Larven von *D. reticulatus* und *D. marginatus* als auch Nymphen von *D. marginatus* zu finden.

Auf *A. flavicollis* (N=21) dagegen wurde nur die Art *I. ricinus* gefunden, 38,1% der Tiere wiesen Larven auf, 4,8% Nymphen.

Im zweiten Probenjahr wurden erneut alle 4 gefangenen Mausarten beprobt. Die Art *M. glareolus* (N=25) zeigt sich hierbei wieder von verschiedenen Zeckenarten und –stadien befallen: 36% der Tiere waren von Larven und 12% von Nymphen der Art *I. ricinus* befallen. Larven der Art *I. trianguliceps* konnten auf 16% der Mäuse gefunden werden, Larven der Art *I. acuminatus* auf 8%. Ebenso waren auf 8% der Tiere Larven von *D. reticulatus* zu finden, Larven der Art *D. marginatus* konnten von 4% der Mäuse abgesammelt werden und 12% wiesen Nymphen der gleichen Zeckenart auf.

Die Gelbhalsmaus (N=4) dagegen zeigte nur Befall durch *I. acuminatus*, ein Tier war von Larven befallen, 1 Tier von adulten Weibchen. Die Zwergspitzmaus (N=15) wies nur Larvenstadien der folgenden Zeckenarten auf: 33,3% waren von *I. ricinus* befallen, 26,7% von *I. trianguliceps*, 6,7% von *I. acuminatus*. Die Waldspitzmaus (N=3) war nur von Larven der Art *I. ricinus* (33,3%) befallen.

Im letzten Probenjahr (2016) konnten nur drei Mausarten hinsichtlich Zecken beprobt werden.

Die Rötelmaus (N=14) wies Larven (71,4%) sowie Nymphen (7,1%) der Art *I. ricinus* auf, 35,7% waren mit Larven der Art *I. trianguliceps* befallen, 28,6% mit Nymphen derselben Art. Daneben konnten auf 7,1% Larven von *D. marginatus* gefunden werden, 2 Tiere (14,2%) wiesen Nymphen derselben Art auf. Von Gelbhalsmäusen (N=31) wurden zu 74,2% Larven und zu 19,4% Nymphen von *I. ricinus* abgesammelt, ebenso konnten Larven (auf 9,7% der Mäuse) und Nymphen (auf 3,2%) sowie adulte Weibchen (auf 6,5%) von *I. trianguliceps* gefunden werden. Von der Art *I. acuminatus* wurden nur Larven auf 3,2% der Gelbhalsmäuse gefunden, Larven der Art *D. reticulatus* wurden auf 6,5% der Mäuse gefunden. Von *D. marginatus* konnten Larven (auf 3,2%) und Nymphen (auf 3,2%) gefunden werden. Auf den gefangenen Zwergspitzmäusen (N=7) konnten in diesem Probenjahr Larven von *I. ricinus* auf 42,9% gefunden werden, daneben wurden Nymphen von *I. trianguliceps* ebenfalls auf 42,9% der Zwergspitzmäuse gefunden.

Damit zeigt sich im dritten Habitat Porbelsee eine größere Heterogenität bezüglich der befallenen Mausarten als auch bezüglich der abgesammelten Zeckenstadien und –arten als in den beiden anderen Habitaten.

Im Folgenden werden nur die beiden hauptsächlich gefangenen Mausarten *Mg* und *Af* im Hinblick auf den Befall mit Zeckenarten und -stadien betrachtet.

Im ersten Probenjahr waren 21 (36,8%) Tiere der Art *Mg* (N=57) von *Ixodes ricinus* Larven befallen, 7 Tiere (12,3%) von Nymphen der gleichen Zeckenart und fünf Tiere (8,8%) von adulten weiblichen Zecken. Von der weiteren Zeckenart der Gattung *Ixodes*, *Ixodes acuminatus*, wurden im ersten Probenjahr Larven auf einer Rötelmaus gefunden und zwei Mäuse mit adulten Weibchen.

Auch im zweiten Probenjahr (2015) wurden hauptsächlich Larven von *Ixodes ricinus* auf den Rötelmäusen gefunden, es waren 23 Tiere (41,8%) von 55 gefangenen befallen. Daneben konnten auf 5 Tieren (9,1%) Nymphen gefunden werden, adulte Zecken wurden nicht abgesammelt. Auf 6 Mäusen (10,9%) ließen sich Larven von *Ixodes trianguliceps* finden, eine Maus (1,8%) war mit Nymphen befallen, adulte Tiere ließen sich nicht finden. Von der dritten Art der Gattung *Ixodes* ließen sich nur Larven auf den Rötelmäusen finden, insgesamt wurden von 6 Mäusen (10,9%) Larven der Art *Ixodes acuminatus* abgesammelt, Nymphen oder adulte Zecken wurden in diesem Jahr nicht auf den Rötelmäusen beobachtet. Im letzten Probenjahr wurden auf 24 Rötelmäusen (52,2%) *Ixodes ricinus* Larven gefunden, zwei Tiere (4,4%) von 46 gefangenen waren mit Nymphen befallen, adulte Zecken wurden nicht abgesammelt. Dafür waren die gefangenen Rötelmäuse stärker mit *Ixodes trianguliceps* befallen: Auf 7 Mäusen (15,2%) ließen sich Larven finden, auf 5 Tieren (10,9%) Nymphen, auf zwei Mäusen (4,4%) Weibchen und auf zwei Tieren (4,4%) adulte Männchen.

Von den Stadien der dritten *Ixodes*-Art, *Ixodes acuminatus*, ließen sich nur auf 3 Mäusen (6,5%) Larven finden, ansonsten wurden keine weiteren Stadien dieser Zeckenart im letzten Probenjahr abgesammelt. Abbildung 3.8 gibt einen Überblick über die von *Mg* abgesammelten Zeckenstadien und -arten getrennt nach Probejahren.

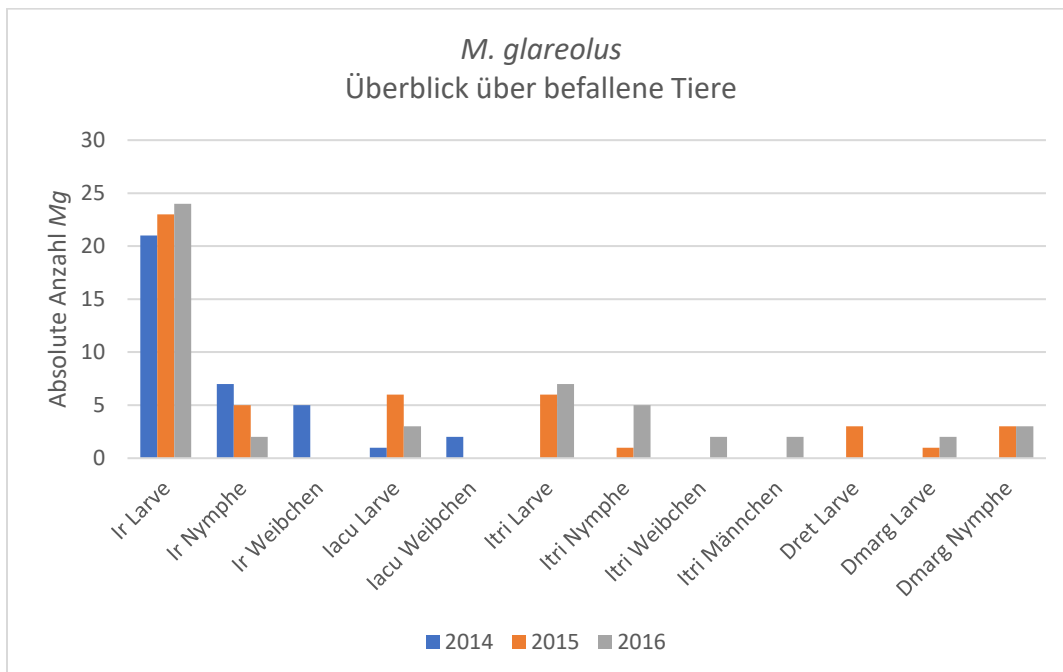


Abb. 3.8: *M. glareolus*, Zeckenarten und -stadien auf gefangenen Individuen 2014-2016, absolute Anzahl; Ir (*I. ricinus*), Iacu (*I. acuminatus*), Itri (*I. trianguliceps*), Dret (*D. reticulatus*), Dmarg (*D. marginatus*)

Individuen der Gattung *Dermacentor* sind auf Rötelmäusen deutlich weniger vertreten. Im ersten Probenjahr war keine Art dieser Gattung zu finden, im zweiten Probenjahr ließen sich Larven der Art *D. reticulatus* auf drei Mäusen finden, Larven von *D. marginatus* konnten von einem Tier und Nymphen von drei Rötelmäusen abgesammelt werden. Im letzten Probenjahr (2016) wurden nur Rötelmäuse, die mit Stadien der Art *D. marginatus* befallen waren, gefangen. Auf zwei Mäusen (4,4%) fanden sich Larven, auf drei Tieren (6,5%) von 46 gefangenen Nymphen, weibliche oder männliche *Dermacentor*-Zecken wurden nicht beobachtet.

Von den 80 gefangenen Individuen der Art *Af* waren im ersten Probenjahr (2014) 41 Tiere (51,3%) mit Larven von *Ixodes ricinus* befallen, 4 Tiere (5%) mit Nymphen, 1 Tier (1,3%) mit einer weiblichen Zecke, männliche Zecken konnten nicht auf den Gelbhalsmäusen gefunden werden. In diesem Probenjahr konnte kein Stadium der Zeckenart *Ixodes trianguliceps* abgesammelt werden, von *Ixodes acuminatus* konnte nur das Nymphenstadium auf einer Maus (1,3%) gefunden werden. Im zweiten Probenjahr wurden 19 Gelbhalsmäuse gefangen, von denen 12 (63,2%) mit *Ixodes ricinus* Larven befallen waren, weitere Stadien dieser Zeckenart wurden nicht auf den Mäusen gefunden. Auch von der Zeckenart *Ixodes trianguliceps* konnte nur auf einer Maus eine Larve gefunden werden, weitere Stadien wurden in diesem Jahr nicht beobachtet. Zwei Gelbhalsmäuse (10,5%) waren von Larven der Art *Ixodes acuminatus* befallen, Nymphen wurden nicht abgesammelt, dagegen wurden Weibchen der gleichen Zeckenart von einer Maus (5,3%) abgenommen, männliche Zecken wurden nicht beobachtet. Im letzten Probenjahr waren 37 Tiere (68,5%) von 54 gefangenen Gelbhalsmäusen mit Larven von *Ixodes ricinus* befallen, auf 8 Mäusen (14,8%) wurden Nymphen gefunden, adulte Zecken dieser Art wurden nicht auf den Mäusen beobachtet. Von 4 Gelbhalsmäusen (7,4%) wurden Larven der Art *Ixodes trianguliceps* abgesammelt, 3 Mäuse (5,6%) wiesen Nymphen auf, 2 Mäuse (3,7%) waren mit weiblichen Zecken befallen, männliche Zecken konnten nicht auf den gefangenen Mäusen gefunden werden. Von der Art *Ixodes acuminatus* wurden nur Larven auf 5 Gelbhalsmäusen (9,3%) gefunden.

Die Befallsraten von *Af* mit Larven der Art *Ixodes ricinus* schwanken also in den drei Probejahren von 51,3% bis 68,5% und liegen damit höher als die von *Mg* mit Larven der gleichen Zeckenart (41,8%-63,2%). Alle Zeckenarten und -stadien, die im dreijährigen Probenzeitraum von *Af* abgesammelt wurden, zeigt Abbildung 3.9 auf der nächsten Seite.

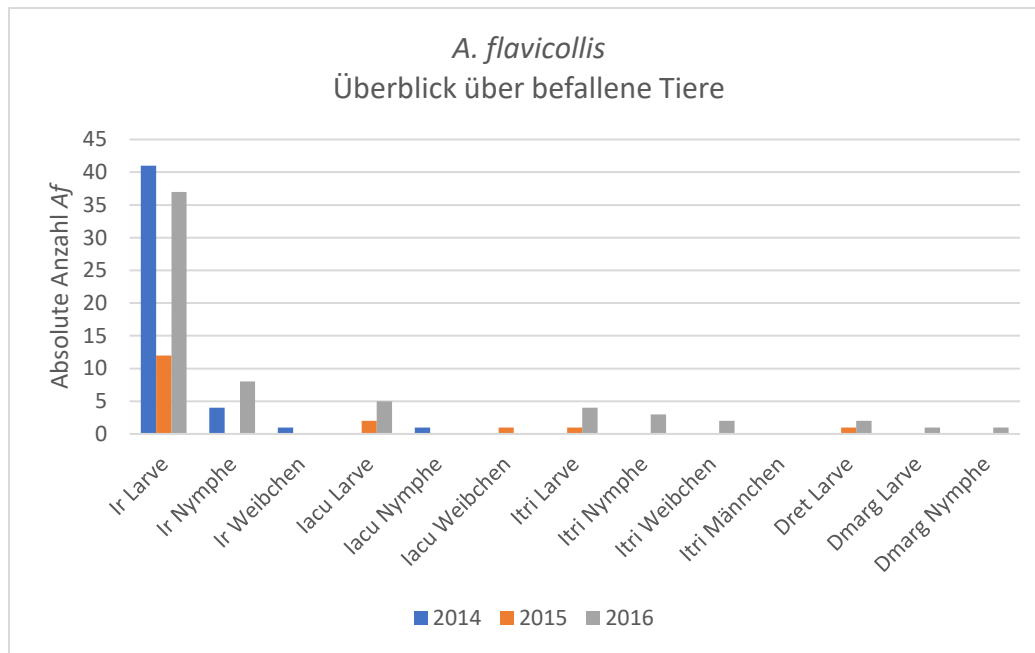


Abb. 3.9: *A. flavicollis*, Zeckenarten und -stadien auf gefangenen Individuen 2014-2016, absolute Anzahl; Ir (*I. ricinus*), Iacu (*I. acuminatus*), Itri (*I. trianguliceps*), Dret (*D. reticulatus*), Dmarg (*D. marginatus*)

Von beiden *Dermacentor*-Arten konnten im Jahr 2014 keine Stadien auf den gefangenen Gelbhalsmäusen gefunden werden. Im zweiten Probenjahr wurde auf einer Maus (5,3%) eine Larve von *Dermacentor reticulatus* gefunden, weitere Stadien oder Arten der Gattung *Dermacentor* konnten auf den Mäusen nicht beobachtet werden. Im letzten Probenjahr wurden von 2 Gelbhalsmäusen (3,7%) Larven von *D. reticulatus* abgesammelt, weitere Stadien wurden nicht gefunden. Larven der Art *D. marginatus* konnten von einer Maus abgesammelt werden, ebenso fanden sich Nymphen dieser Art auf einer Gelbhalsmaus im letzten Probenjahr, weibliche oder männliche Zecken der selben Art wurden nicht beobachtet.

Im Folgenden werden die Befallsraten von *A. flavicollis* und *M. glareolus* im Hinblick auf das Geschlecht der Mäuse geschildert. Da die Art *Ixodes ricinus* die Zeckenart darstellt, die am häufigsten auf den Mäusen gefunden wurde, wird die Darstellung auf die Stadien dieser Art beschränkt. Eine vollständige Übersicht aller Zeckenarten und -stadien, die von den gefangenen Mäusen abgesammelt wurden, findet sich im Anhang F.

Im gesamten Probenzeitraum werden sowohl männliche als auch weibliche Tiere beider Arten am häufigsten von Larven der Art *Ixodes ricinus* befallen. Bei der Gelbhalsmaus sind die männlichen Tiere (N=84) stärker von Larven befallen (63,1%) als die weibliche Tiere (53,6%), der Befall mit Nymphen ist bei beiden Geschlechtern vergleichbar (männliche Tiere=7,1%, weibliche Tiere 8,7%), von adulten Weibchen ist nur 1 männliches Tier befallen.

Im ersten Probenjahr (2014) sind erneut wieder mehr männliche Gelbhalsmäuse (60,5%, N=43) von Larven befallen als weibliche Mäuse (40,5%, N=37), von Nymphen sind ein männliches und 3 weibliche Tiere befallen, weiterhin ein männliches Tier von einem adulten Zeckenweibchen. Im zweiten Probenjahr sind 75% der männlichen Mäuse (N=12) und 42,9% der weiblichen Mäuse (N=7) von Larven der Art *I. ricinus* befallen, weitere Stadien konnten nicht beobachtet werden.

Das dritte Probenjahr zeigt bezüglich der Zeckenstadien wieder größere Vielfalt. Von 62,1% der männlichen Tiere (N=29) konnten Larven abgesammelt werden, auf weiblichen Mäusen (N=25) ließen sich in 76% der Fälle Larven finden, Nymphen der gleichen Art konnten auf männlichen Tieren (17,2%) häufiger gefunden werden als auf weiblichen Tieren (12%).

Im Weiteren werden die einzelnen Probenstandorte im Hinblick auf den Befall der verschiedenen Geschlechter bei *A. flavicollis* betrachtet. Für das Habitat Eichelgarten fällt über den Probenzeitraum von drei Jahren auf, dass erneut die männlichen Mäuse (N=30) stärker und von verschiedenen Stadien und Zeckenarten befallen waren als die weiblichen Mäuse (N=29). Larven der Art *I. ricinus* ließen sich auf 66,7% der männlichen, auf 58,6% der weiblichen Tiere finden, Nymphen auf 3,3% der Männchen und 6,9% der Weibchen. Der Befall der verschiedenen Geschlechter in den drei Probejahren wird in Abbildung 3.10 nach Standorten getrennt aufgezeigt.

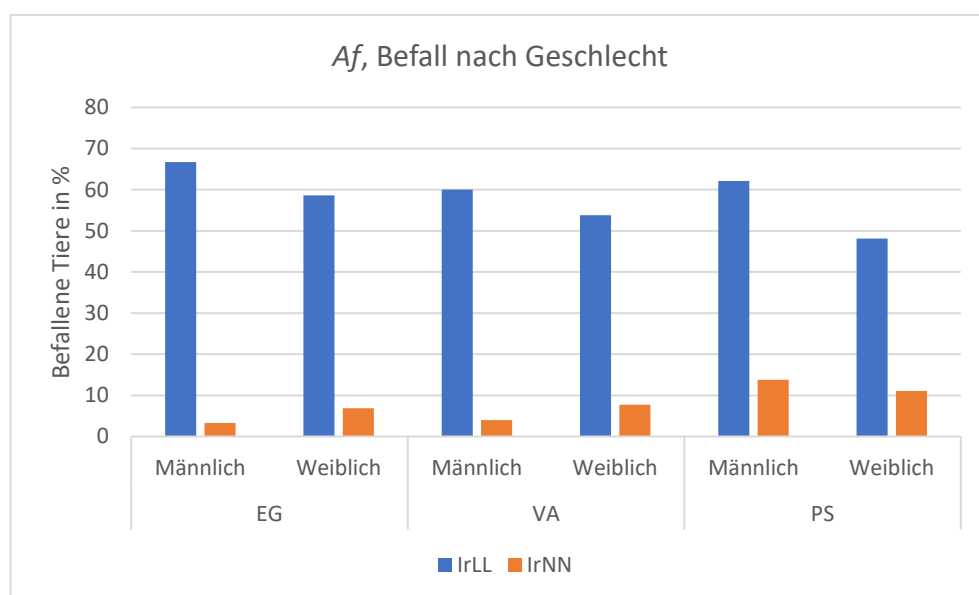


Abb. 3.10: Befall Af mit *I. ricinus* Larven (IrLL) und Nymphen (IrNN) hinsichtlich Geschlecht, 2014-2016, getrennt nach Probenstandorten (EG, VA, PS)

Für den Standort Viehunger Allee ergibt sich bezüglich *I. ricinus* ein ähnliches Bild, die männlichen Mäuse (N=25) zeigten einen leicht höheren Befall mit Larven (60%) als die weiblichen Tiere (53,8%), bei den männlichen Tieren war eines mit Nymphen befallen, bei den weiblichen Mäusen ebenfalls, eine männliche Gelbhalsmaus war mit einem adulten Weibchen befallen.

Im dritten Habitat, Porbensee, konnten in den drei Jahren verschiedene Zeckenstadien und –arten auf den Mäusen gefunden werden, wobei ein Vergleich der Jahre untereinander zeigt, dass sich diese Vielfalt durch Beobachtungen aus dem dritten Probenjahr (2016) ergibt, in den beiden vorangegangenen Jahren wurden nur zwei Arten, *I. ricinus* und *I. acuminatus*, auf den Mäusen beobachtet. Auch für dieses Habitat ergibt sich, dass männliche Mäuse gleich stark oder stärker von Zecken befallen waren als weibliche Mäuse. 62,1% der männlichen Tiere (N=29) und 48,1% der weiblichen Tiere (N=27) waren von Larven, 13,8% der Männchen und 11,1% der Weibchen von Nymphen der Art *I. ricinus* befallen.

Auch für die Rötelmaus lässt sich beobachten, dass männliche Tiere einen etwas höheren und vielfältigeren Befall mit Zeckenarten und –stadien aufweisen als die weiblichen Tiere. Im gesamten Probenzeitraum über drei Jahre waren 46,9% der männlichen Rötelmäuse (N=81) von Larven der Art *I. ricinus* befallen, dagegen 39% der weiblichen Mäuse (N=77). Nymphen der gleichen Art fanden sich auf 13,6% der Männchen und nur auf 3,9% der Weibchen. Adulte Weibchen der gleichen Zeckenart ließen sich auf 4,9% der männlichen Mäuse und 1,3% der weiblichen Mäuse finden, adulte Männchen wurden nicht abgesammelt.

Im ersten Probenjahr (2014) waren männliche Rötelmäuse (N=33) erneut stärker von Zecken befallen als weibliche Tiere (N=24). *I. ricinus* Larven ließen sich auf 42,4% der männlichen Tiere und 29,2% der weiblichen finden, Nymphen auf 18,2% der männlichen und 4,2% der weiblichen Tiere, adulte Weibchen auf 12,1% der männlichen Rötelmäuse aber nur auf 4,2% der weiblichen.

Auch im zweiten Probenjahr waren männliche Mäuse (N=26) stärker von Zecken befallen als weibliche Tiere (N=29), von *I. ricinus* konnten Larven auf 53,8% der männlichen Mäuse und 31% der weiblichen Mäuse gefunden werden, Nymphen zu 11,5% bzw. 6,9%, adulte Zeckenstadien wurden nicht beobachtet.

Im dritten Probenjahr zeigten die weiblichen Mäuse (N=24) einen höheren Befall mit Larven von *I. ricinus* (58,3%), männliche Mäuse dagegen waren zu 45,5% von Larven befallen. Nymphen der gleichen Zeckenart ließen sich nur auf männlichen Tieren nachweisen (9,1%).

Damit zeigten im letzten Probenjahr die weiblichen Rötelmäuse einen recht hohen Befall mit Zecken, die beiden häufigsten Zeckenarten waren Stadien von *I. ricinus* und *I. trianguliceps*. Diese Tendenz ließ sich auch bei Betrachtung der einzelnen Standorte über drei Jahre (2014-16) beobachten. Im Eichgarten wurde die gleiche Anzahl männlicher und weiblicher Rötelmäuse gefangen (N=36) und beide Geschlechter waren zu 41,7% mit Larven von *I. ricinus* befallen, dagegen von Nymphen und adulten Weibchen nur männliche Tiere (8,3% bzw. 2,8%).

Abbildung 3.11 gibt einen Überblick über den Befall der beiden Geschlechter in drei Jahren, getrennt nach Standorten.

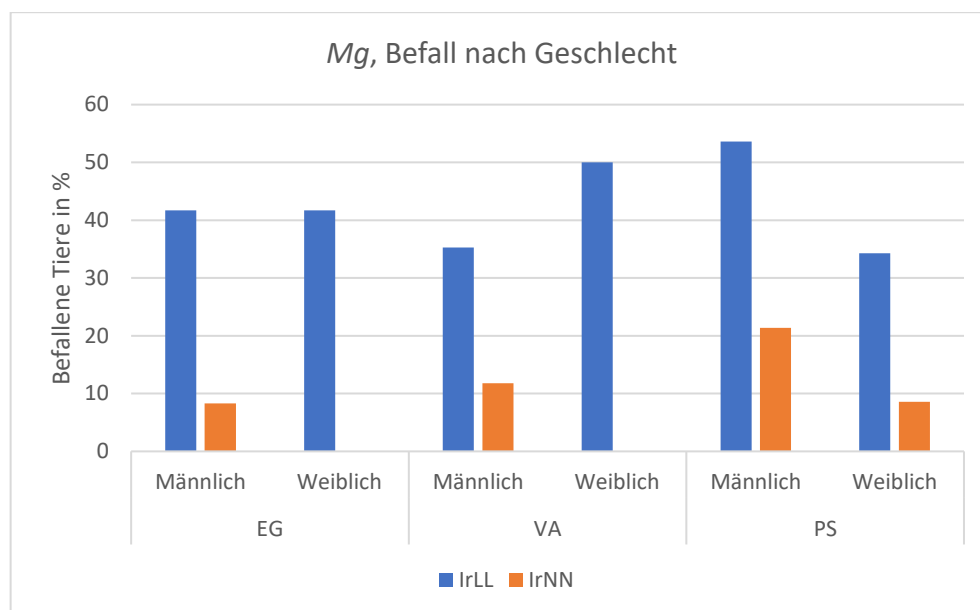


Abb. 3.11: Befall *Mg* mit *I. ricinus* Larven (IrLL) und Nymphen (IrNN) hinsichtlich Geschlecht, 2014-2016, getrennt nach Probenstandorten (EG, VA, PS)

Auch am Standort Viehunger Allee zeigte sich mit 50% befallenen weiblichen Mäusen (N=3) ein hoher Anteil, dagegen waren nur 35,3% der männlichen Mäuse (N=17) von Larven der Art *I. ricinus* befallen, wobei die geringe Fallzahl in diesem Habitat berücksichtigt werden muss. Nymphen der gleichen Zeckenart waren nur auf männlichen Rötelmäusen zu finden (11,8%).

Für den dritten Standort, Porbelsee, ergibt sich im Probenzeitraum ein anderes Bild, es sind erneut männliche Rötelmäuse von einem stärkeren Befall betroffen als weibliche. Auf 53,6% der männlichen Mäuse (N=28) konnten Larven der Art *I. ricinus* gefunden werden, ebenso auf 34,3% der weiblichen Mäuse (N=35). Nymphen der gleichen Art wurden von 21,4% der männlichen Tiere und von 8,6% der weiblichen Tiere abgesammelt, adulte weibliche Zecken ließen sich auf 10,7% (Männchen) und 2,9% (Weibchen) finden.

Eine Analyse der Altersstadien der Mäuse, juvenil, subadult und adult, im Hinblick auf den Befall durch Zecken ergibt für *A. flavicollis* im gesamten Probenzeitraum in allen Habitaten einen hohen Befall der subadulten Mäuse (N=57) mit Larven der Art *I. ricinus* (70,2%), gefolgt von den adulten Tieren (N=49; 55,1%), juvenile Mäuse (N= 47) waren am wenigsten (48,9%) befallen. Nymphen ließen sich auf 10,5% der subadulten und 10,2% der adulten Tiere finden, juvenile waren nur zu 2,1% befallen. Nur von einer adulten Maus (2%) wurden adulte Weibchen abgesammelt. Ein ähnliches Bild zeigt sich bei Betrachtung

tung einzelner Jahre. 2014 wurden von 71% der subadulten Tiere (N=31) Larven abgesammelt, dagegen nur von 36,7 % der juvenilen (N=30) und 42,1% der adulten (N=19) Mäuse. Nymphen ließen sich auf 3,3% der juvenilen und 15,8% der adulten Gelbhalsmäuse finden, nur eine Maus (5,3%) war von adulten Zeckenweibchen befallen. Eine Analyse des zweiten Probenjahres wurde wegen der geringen Fallzahlen ($N_{\text{juv}}=4$, $N_{\text{subad}}=9$, $N_{\text{ad}}=6$) nicht durchgeführt. Im dritten Probenjahr bestätigt sich die aufgezeigte Beobachtung, dass subadulte Mäuse (N=17) erneut hohen Befall (76,5%) mit Larven zeigten, gefolgt von adulten Mäusen (N=24; 66,7%) und juvenilen Tieren (N=13; 61,5%). Diese Beobachtung lässt sich für die zwei Standorte Eichelgarten und Viehunger Allee ebenfalls machen (Abb. 3.12), wobei hier nur die Werte bei Betrachtung des gesamten Probenzeitraumes referiert werden. Über alle drei Probenjahre waren am Standort Eichelgarten 76% der subadulten Mäuse (N= 25) von Larven der Art *I. ricinus* befallen, dagegen nur 55% der juvenilen Tiere (N=20) und 50% der adulten Mäuse (N=14). Nymphen wurden auf 8% der subadulten und 5% der juvenilen Mäuse gefunden, weitere Stadien wurden nicht abgesammelt. Am Standort Viehunger Allee waren 80% der subadulten Gelbhalsmäuse (N=10) von Larven befallen, dagegen nur 53,3% der adulten Tiere (N=15) und 46,2 % der juvenilen Mäuse (N=13). Nur am Standort Porbelsee zeigte sich mit 59,1% Befallsrate bei den subadulten Tieren (N=22) ein ähnlich hoher Befall (60%) wie bei den adulten Tieren (N=20), die juvenilen Mäuse (N=14) waren am geringsten befallen (42,9%).

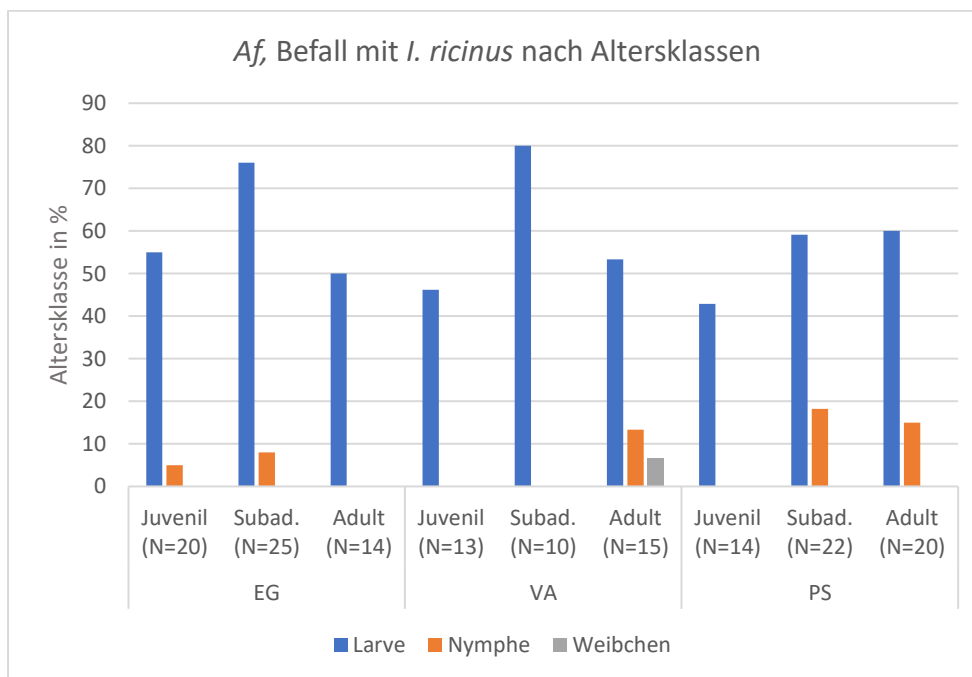


Abb. 3.12: Befall von *Af* mit *I. ricinus* nach Altersklassen in %; Anzahl Mäuse der jeweiligen Altersklasse in Klammern, 2014-2016, getrennt nach Standorten

Bei den Rötelmäusen waren in den drei Probejahren ohne Unterscheidung der Standorte die adulten Tiere (N=86) am stärksten von Larven der Art *I. ricinus* befallen (48,8%), gefolgt von den subadulten Tieren (N=42; 40,5%), die juvenilen Mäuse (N=30) zeigten mit 30% den geringsten Befall. Die weiteren

Zeckenstadien findet man zu deutlich geringeren Prozentsätzen auf *M. glareolus*, 3,3% der juvenilen, 2,4% der subadulten und 14% der adulten Mäuse waren von Nymphen befallen, ebenso 3,3% der juvenilen, 2,4% der subadulten und 3,5% der adulten Rötelmäuse von adulten Weibchen. Die adulten Mäuse waren über die drei Jahre also immer von *I. ricinus* befallen. Im ersten Probenjahr (2014) zeigte sich ein ähnliches Bild, 25% der juvenilen Tiere (N=12) waren von Larven befallen, ebenso 31,3% der subadulten (N=16) und 44,8% der adulten Mäuse (N=29). Je ein juveniles und 1 subadultes Tier waren von Nymphen befallen, dagegen 5 adulte Mäuse (17,2%). Auf allen Altersstadien ließen sich adulte Weibchen finden (8,3%, 6,3% sowie 10,3%). Im Jahr 2015 waren die subadulten Mäuse (N=10) stärker befallen (50%) als die adulten Mäuse (N=32; 40,6%) und die juvenilen Tiere (N=13; 38,5%). Auf fünf adulten Rötelmäusen (15,6%) wurden Nymphen gefunden, andere Stadien konnten nicht abgesammelt werden. Ein ähnliches Bild zeigte sich im letzten Probenjahr, 64% der adulten Mäuse (N=25) waren mit Larven befallen, 43,8% der subadulten (N=16) und ein juveniles Tier (N=5; 20%). Nymphen konnten nur auf 2 adulten Tieren (8%) nachgewiesen werden.

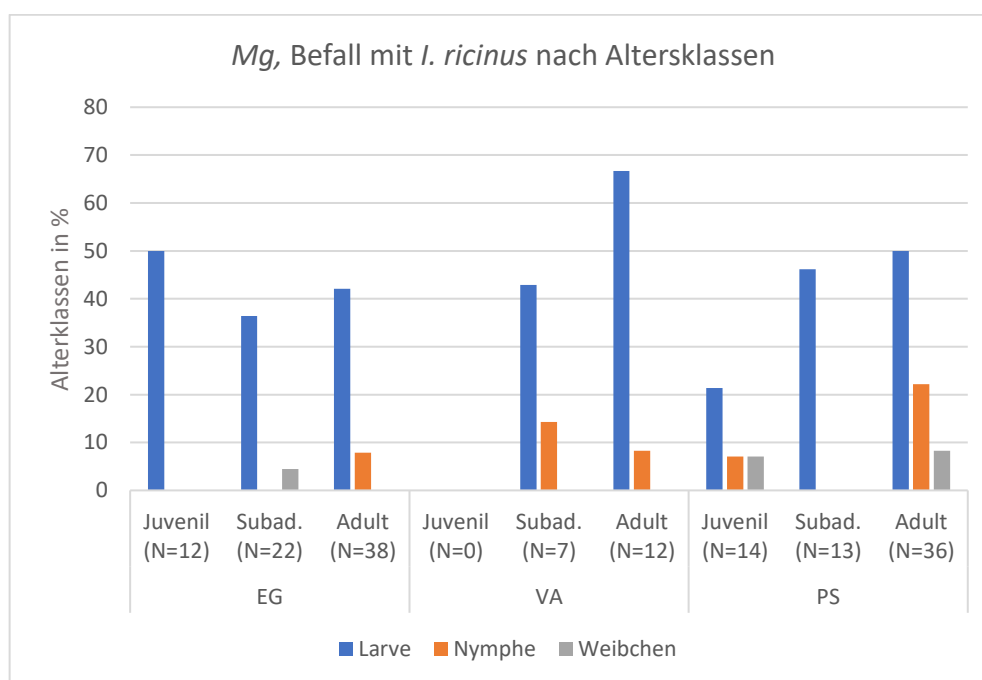


Abb. 3.13: Befall von *Mg* mit *I. ricinus* nach Altersklassen in %; Anzahl Mäuse jeweilige Altersklasse in Klammern, 2014-2016, getrennt nach Standorten

Die Analyse der einzelnen Standorte erfolgt wegen geringer Fallzahlen nur über den gesamten Probenzeitraum von drei Jahren (Abb. 3.13). Im Eichelgarten waren 50% der juvenilen Mäuse (N=12) von *I. ricinus* Larven befallen, subadulte Tiere (N=22) zu 36,4%, adulte Tiere (N=38) zu 42,1%. Nur auf adulten Mäusen (7,9%) konnten Nymphen gefunden werden, von einem subadulten Tier (4,5%) wurden adulte Weibchen abgesammelt. Bei der Betrachtung des zweiten Standortes, Viehunger Allee, gilt es zu berücksichtigen, dass die Fangzahlen auch für den dreijährigen Zeitraum gering ausfielen. Larven

konnten nur auf subadulten Mäusen (N=7) zu 42,9% und adulten Mäusen (N=12) zu 66,7% beobachtet werden, Nymphen auf einem subadulten sowie einem adulten Tier. Im dritten Habitat, Porbelsee, wurden von 21,4% der juvenilen Tiere (N=14), 46,2% der subadulten Tiere (N=13) und 50% der adulten Mäuse (N=36) Larven abgesammelt. Nymphen fanden sich nur auf einem juvenilen Tier und acht adulten (22,2%) Mäusen. Ebenfalls konnten adulte Weibchen auf einem juvenilen Tier und auf drei (8,3%) adulten Rötelmäusen gefunden werden.

3.2 Zecken

3.2.1 Zecken von Kleinsäugetern

Während im vorangegangenen Kapitel die Kleinsäugerarten hinsichtlich ihres Zeckenbefalls betrachtet wurden, soll nun der Blick auf die von den Kleinsäugetern abgesammelten Zecken gerichtet werden. Im dreijährigen Probenzeitraum wurden an den drei untersuchten Standorten, Eichelgarten (EG), Viehunger Allee (VA) und Porbelsee (PS), 933 Zecken von Kleinsäugetern abgesammelt, wobei im letzten Probenjahr mit 441 Zecken die meisten Zecken abgesammelt werden konnten, gefolgt vom zweiten Jahr (N=272), welches in der Anzahl abgesammelter Zecken etwa vergleichbar war mit dem ersten Probenjahr (N=220).

Von den fünf auf Kleinsäugetern gefundenen Zeckenarten konnten 707 *I. ricinus* (75,8%) aller Stadien von Mäusen abgesammelt werden, den zweitgrößten Anteil machten Stadien der Art *Ixodes trianguliceps* mit 114 Individuen (12,2%) aus, von der Art *Ixodes acuminatus* konnten 54 Individuen (5,8%) von Mäusen abgesammelt werden. Neben diesen Arten wurden zwei Arten der Gattung *Dermacentor* beobachtet, von *D. marginatus* wurden 43 Individuen (4,6%) und von *D. reticulatus* 15 Individuen (1,6%) auf Mäusen beobachtet.

Am Standort Porbelsee (PS) konnten mit 470 Individuen die meisten Zecken im dreijährigen Probenzeitraum abgesammelt werden. Einen Überblick über die Anzahl an den beiden weiteren Standorten sowie der Verteilung auf die einzelnen Zeckenarten gibt Tabelle 23.

Standort	Gesamtanzahl aller Zecken	<i>I. ricinus</i>	<i>I. trianguliceps</i>	<i>I. acuminatus</i>	<i>D. marginatus</i>	<i>D. reticulatus</i>
EG	306	230	36	40	0	0
VA	157	131	10	1	6	9
PS	470	346	68	13	37	6
Σ	933	707	114	54	43	15

Tabelle23: Gesamtanzahl aller Zeckenstadien auf Mäusen, 2014-16, untergliedert nach Standorten

Dabei fällt auf, dass am Standort Eichelgarten eine hohe Zahl an *I. acuminatus* auf Mäusen gefunden wurde, wohingegen keine Individuen der Gattung *Dermacentor* abgesammelt wurden. Der Standort

Porbelsee fällt nicht nur durch die höchste Gesamtanzahl auf, sondern auch dadurch, dass hier sehr viele Individuen der beiden Arten *I. trianguliceps* sowie *D. marginatus* auf den Mäusen gefunden wurden.

Einen Überblick über alle Zeckenarten und –stadien, die im dreijährigen Probenzeitraum von Mäusen abgesammelt wurden, gibt Tabelle 24.

Zeckenart und -stadium	2014			2015			2016			Σ
	EG	VA	PS	EG	VA	PS	EG	VA	PS	
<i>I. ricinus</i> Larven	94	58	39	44	54	51	85	14	226	665
<i>I. ricinus</i> Nymphen	1	4	10	2	0	3	3	0	11	34
<i>I. ricinus</i> Weibchen	1	1	6	0	0	0	0	0	0	8
<i>I. trianguliceps</i> Larven	0	0	0	20	6	46	7	0	10	89
<i>I. trianguliceps</i> Nymphen	0	0	0	1	0	0	5	0	9	15
<i>I. trianguliceps</i> Weibchen	0	0	0	0	0	0	2	3	3	8
<i>I. trianguliceps</i> Männchen	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2
<i>I. acuminatus</i> Larven	0	0	1	13	1	7	25	0	1	48
<i>I. acuminatus</i> Nymphen	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>I. acuminatus</i> Weibchen	0	0	3	0	0	1	0	0	0	4
<i>D. marginatus</i> Larven	0	0	0	0	0	3	0	1	12	16
<i>D. marginatus</i> Nymphen	0	0	0	0	0	8	0	5	14	27
<i>D. reticulatus</i> Larven	0	0	0	0	9	3	0	0	3	15
Σ	98	63	59	80	70	122	128	24	289	933

Tabelle 24: Überblick über Zeckenarten und –stadien an den verschiedenen Standorten, getrennt nach Probejahren

Der größte Anteil der abgesammelten Stadien entfiel auf Larven (89,3%), was über alle drei Jahre beobachtet werden konnte (2014: 87,3%; 2015: 94,5%; 2016: 87,1%). Weiterhin wurden 78 Nymphen

von vier Arten (*I. ricinus*, *I. trianguliceps*, *I. acuminatus* sowie *D. marginatus*) sowie adulte Weibchen von *I. ricinus* (N=8), *I. trianguliceps* (N=8) und *I. acuminatus* (N=4) und zwei adulte Männchen der Art *I. trianguliceps* auf Mäusen gefunden.

Im Jahr 2014 wurden am Standort Eichelgarten (EG) die meisten Zecken von Mäusen abgesammelt, dabei entfiel der größte Anteil auf Larven von *I. ricinus*, vergleichbar mit den Zecken, die im selben Jahr am Standort Viehunger Allee (VA), abgesammelt wurden. Der Standort Porbelsee (PS) fiel dadurch auf, dass eine im Vergleich zu den anderen Standorten hohe Anzahl an *I. ricinus* Nymphen als auch Weibchen auf den Mäusen gefunden wurde, ebenso eine Larve und drei weibliche Zecken der Art *I. acuminatus*.

Auch im zweiten Jahr zeigte sich der Standort PS besonders, zum einen wurde die höchste Anzahl an Zecken im Vergleich zu den anderen Standorten abgesammelt, zum anderen fiel ein hoher Anteil an Larven der Art *I. trianguliceps* (N=46) auf, ebenso waren Stadien der beiden *Demacentor*-Arten zu finden. Die beiden anderen Standorte ähnelten sich in dem Probenjahr bezüglich Anzahl und Verteilung auf verschiedene Zeckenarten.

Am Standort PS wurden auch im dritten Jahr die meisten Zecken auf Mäusen gefunden (N=289), wobei das Larvenstadium von *I. ricinus* dominierte (N=226) und einen deutlichen Anstieg gegenüber den beiden Vorjahren zeigte (N₂₀₁₄=39, N₂₀₁₅=51). Erneut konnten Stadien beider *Demacentor* Arten als auch Stadien aller drei *Ixodes*-Arten auf Mäusen gefunden werden. Damit zeigte sich dieser Standort als sehr variabel in der Zusammensetzung der Zeckenpopulation.

Am Standort VA wurde im Jahr 2016 nur eine geringe Anzahl an Zecken abgesammelt (N=24), dafür wurden drei Zeckenarten (*I. ricinus*, *I. trianguliceps*, *D. marginatus*) beobachtet. Am Standort EG wurden in diesem Jahr verglichen mit den beiden Vorjahren ebenfalls die meisten Zecken von Mäusen abgesammelt, wobei verschiedene Stadien aller drei *Ixodes*-Arten beobachtet wurden, aber keine Zecke der Gattung *Demacentor* abgesammelt werden konnte.

Beim Vergleich der einzelnen Habitate über den gesamten dreijährigen Probenzeitraum fällt auf, dass der Standort EG sich in der Anzahl der gefundenen Zecken vergleichen lässt (N₂₀₁₄=98, N₂₀₁₅=80), die Art der Zecken 2015 aber stärker variiert. Das gleiche kann man auch für das Habitat VA formulieren. Beide unterscheiden sich für 2016 in der Anzahl der gefundenen Zecken, bei EG stieg sie (N=128) und zeigte die höchste Anzahl aller abgesammelten Zecken im dreijährigen Probenzeitraum, am Standort VA sank sie deutlich (N=24) und zeigte nicht nur für diesen Standort sondern im ganzen Probenzeitraum den geringsten Wert.

Im Habitat PS stieg von 2014 bis 2016 sowohl die Anzahl der Zecken als auch die Variabilität der Zeckenarten, so dass das letzte Probenjahr in allen Habitaten eine besondere Stellung einnahm.

Für alle Habitate konnte beobachtet werden, dass das Larvenstadium von *I. ricinus* am häufigsten von den Mäusen abgesammelt wurde (N=665), wobei generell die Larvalstadien auch anderer Zeckenarten (*I. trianguliceps* N=89, *I. acuminatus* N=48) die anderen Stadien dominierten.

3.2.2 Zeckenabundanz verschiedener Kleinsäuger-Arten

In diesem Abschnitt soll die Befallsrate der verschiedenen Kleinsäugerarten dargestellt werden. Hierfür werden alle Individuen gezählt, die gefangen wurden, unabhängig davon, ob sie innerhalb einer Session mehrfach gefangen wurden (=Rerecapture) oder nicht. Im dreijährigen Probenzeitraum wurden 407 Zecken von *M. glareolus*, 417 von *A. flavicollis*, 91 von *S. minutus* und 18 von *S. araneus* abgesammelt. Im Jahr 2014 wurde der größte Anteil der abgesammelten Zecken auf *Af* gefunden (N=135), auf *Mg* wurden 80 Zecken gefunden, auf *Sa* fünf Individuen, von *Sm* wurden keine Zecken abgesammelt. Im zweiten Probenjahr wurden erstmals Zecken (N=58) von *Sm* abgesammelt, ebenso stieg die Anzahl der gefundenen Zecken (N=136) auf *Mg*. Dagegen konnten deutlich weniger Zecken (N=68) von Gelbhalsmäusen abgesammelt werden, auf *Sa* wurden zehn Zecken gefunden. Das letzte Probenjahr, 2016, wies mit insgesamt 441 abgesammelten Zecken den höchsten Anteil auf, wobei mit 191 Zecken auf *Mg* und 214 Zecken auf *Af* ebenfalls die höchsten Anteile erreicht wurden, von der Zwergspitzmaus wurden 33 Zecken abgesammelt, von der Waldspitzmaus drei.

Die dominierende Spezies waren Stadien der Art *Ixodes ricinus*, 707 Individuen wurden in den drei Jahren auf den Mäusen gefunden, davon 286 auf *Mg*, 354 auf *Af*, 49 auf *Sm* und 18 auf *Sa*. Die zweithäufigste Art, die von den Mäusen abgesammelt werden konnte, waren Stadien der Art *I. trianguliceps*. Einen Überblick über die Anzahl der Zeckenstadien der verschiedenen Arten, die von den vier gefangenen Mausarten im dreijährigen Probenzeitraum abgesammelt wurden, gibt Tabelle 25.

Mausart	Gesamtanzahl aller Zecken	<i>I. ricinus</i>	<i>I. trianguliceps</i>	<i>I. acuminatus</i>	<i>D. marginatus</i>	<i>D. reticulatus</i>
<i>Mg</i> (N=222)	407	286	62	17	37	5
<i>Af</i> (N=192)	417	354	13	34	6	10
<i>Sm</i> (N=59)	91	49	39	3	0	0
<i>Sa</i> (N=17)	18	18	0	0	0	0
∑	933	707	114	54	43	15

Tabelle 25: Gesamtanzahl aller Zeckenarten und -stadien, getrennt nach Mausarten, 2014-16, Anzahl Mäuse einschließlich wiedergefangener Individuen (=Rerecapture)

Es fällt auf, dass die höchsten Anteile von *I. trianguliceps* auf Individuen der Rötelmaus gefunden wurden, die höchsten Anteile von *I. acuminatus* von Gelbhalsmäusen abgesammelt wurden, Individuen der Art *Mg* am stärksten von Stadien der Art *D. marginatus* befallen waren und Stadien von *D. reticulatus* nur zu einem geringen Anteil abgesammelt werden konnten. Auf Waldspitzmäusen ließen sich nur Stadien von *I. ricinus* finden, auch die Zwergspitzmaus war nur von Stadien der Gattung *Ixodes* befallen.

Im Folgenden werden nur die beiden hauptsächlich gefangenen Arten *M. glareolus* und *A. flavicollis* im Hinblick auf den Befall mit Zeckenstadien der Gattung *Ixodes* dargestellt. Einen Überblick gibt Tabelle 26.

	2014	2015	2016	Σ		2014	2015	2016	Σ
<i>Myodes glareolus</i> (N)	82	78	61	221	<i>Apodemus flavicollis</i> (N)	102	24	66	192
Zeckenart und -stadium									
<i>I. ricinus</i> Larven	58	67	133	258		128	49	163	340
<i>I. ricinus</i> Nymphen	11	5	5	21		4		9	13
<i>I. ricinus</i> Weibchen	7			7		1			1
<i>I. trianguliceps</i> Larven		38	11	49			2	5	7
<i>I. trianguliceps</i> Nymphen		1	5	6				3	3
<i>I. trianguliceps</i> Weibchen			5	5				3	3
<i>I. trianguliceps</i> Männchen			2	2					0
<i>I. acuminatus</i> Larven	1	9	4	14			9	22	31
<i>I. acuminatus</i> Nymphen				0		2			2
<i>I. acuminatus</i> Weibchen	3			3			1		1
Σ	80	120	165	365		135	61	205	401

Tabelle 26: Zeckenstadien der Gattung *Ixodes* auf *Mg* und *Af*, 2014-16, grau unterlegte Felder= keine Beobachtung

Von Rötelmäusen wurden etwas weniger Zeckenstadien (N=365) der Gattung *Ixodes* abgesammelt als von Gelbhalsmäusen, hier wurden 401 verschiedene Stadien gefunden.

Das hauptsächlich abgesammelte Stadium war bei beiden Mausarten in allen drei Jahren das Larvalstadium von *I. ricinus*. Im zweiten und dritten Probenjahr konnten von *M. glareolus* viele Larven der Art *I. trianguliceps* (N=49) abgesammelt werden, auf *A. flavicollis* wurden dagegen nur sieben Larven

dieser Art gefunden. Im gleichen Zeitraum wurden aber viele Larven von *I. acuminatus* (N=31) auf Gelbhalsmäusen gefunden, von Rötelmäusen konnten nur 14 Exemplare abgesammelt werden.

Abbildung 3.14 zeigt die Verteilung des Larvenstadiums von *I. ricinus* auf *Mg* und *Af* über den Zeitraum der drei Probenjahre unterteilt nach Standorten.

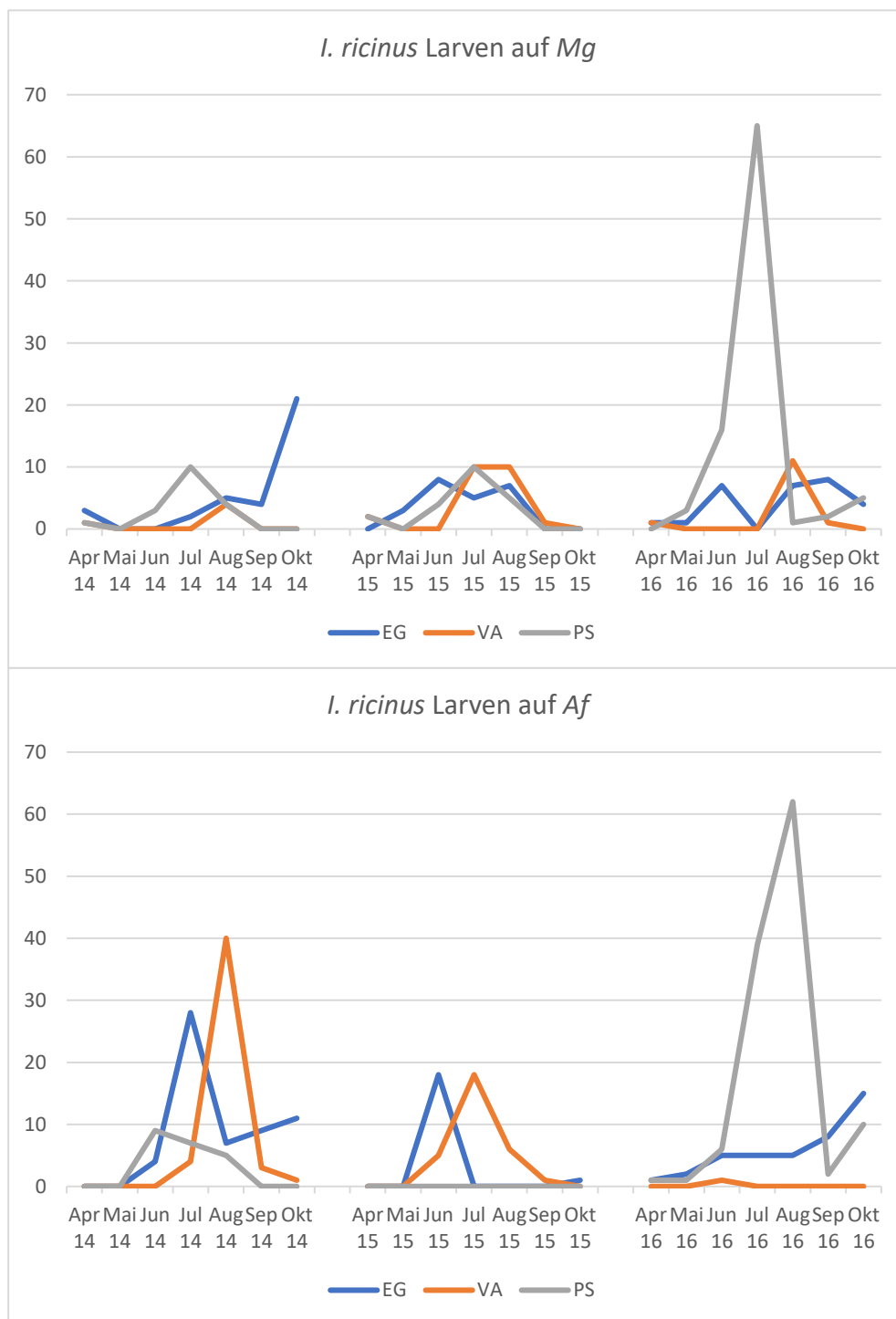


Abb. 3.14: Anzahl Larven von *I. ricinus* auf zwei Mäusespezies, *Mg* und *Af*, über den Probenzeitraum in den Jahren 2014-2016, getrennt nach Standorten

Der direkte Vergleich ergibt, dass in den ersten beiden Jahren (2014/15) deutlich mehr Larven dieser Zeckenart auf Gelbhalsmäusen als auf Rötelmäusen zu finden sind, wobei für beide Spezies ein Anstieg des Befalles in den Sommermonaten (Juni bis August) festgestellt werden kann. Die Entwicklung des Larvenbefalles von Rötelmäusen ist in allen drei Habitaten vergleichbar, nur der Standort PS fällt im dritten Jahr (2016) mit starkem Befall durch *I. ricinus* Larven heraus.

Das gleiche lässt sich für die Larven auf Gelbhalsmäusen beobachten, auch hier ist ein starker Befall am PS 2016 zu verzeichnen, während dieser Standort in den beiden Jahren zuvor eher geringe Prävalenzen zeigt. Die beiden anderen Habitate, EG und VA, ähneln sich im Befall von *Af* mit Larven in den ersten beiden Jahren, im letzten Jahr konnten am Standort VA kaum Larven von Gelbhalsmäusen abgesammelt werden, auch der Standort EG zeigt geringere Befallsraten als in den Jahren zuvor.

Für die Gattung *Ixodes* lassen sich bei beiden Mäuse-Spezies Doppelinfektionen nachweisen. Die Rötelmaus zeigt in den drei Probejahren in acht Fällen einen Larven-Befall mit *I. ricinus* und *I. trianguliceps*, in fünf Fällen einen Befall mit *I. ricinus* und *I. acuminatus*, die Gelbhalsmaus zeigt in sechs Fällen eine Doppelinfektion *I. ricinus* mit *I. trianguliceps* Larven, sowie in drei Fällen einen Befall mit *I. ricinus* und *I. acuminatus* Larven.

Von der Gattung *Dermacentor* konnten Larven und Nymphen der Art *D. marginatus* sowie Larven von *D. reticulatus* auf den beiden Mäusearten gefunden werden, allerdings nur in den beiden letzten Probejahren. 2015 wurden auf Rötelmäusen drei Larven und acht Nymphen von *D. marginatus* sowie fünf Larven von *D. reticulatus* gefunden, auf Gelbhalsmäusen sieben Larven der selben Art. Auch im letzten Probenjahr war die Anzahl verschiedener Stadien der Schafzecke auf Rötelmäusen hoch, es wurden 12 Larven und 14 Nymphen gefunden, auf *A. flavicollis* dagegen nur eine Larve und fünf Nymphen. Larven der Art *D. reticulatus* fanden sich dagegen nur auf Gelbhalsmäusen (N=3), auf Rötelmäusen konnten in 2016 keine beobachtet werden.

Auch für die Gattung *Dermacentor* ließen sich Doppelinfektionen mit anderen Zeckenarten beobachten. Die Rötelmaus wurde in vier Fällen eine Doppelinfektion von Larven der Arten *I. ricinus* mit *D. marginatus* beobachtet, für die Gelbhalsmaus ein Fall für Larven-Befall *I. ricinus* und *D. marginatus* und in drei Fällen eine Doppelinfektion von *I. ricinus* Larven mit *D. reticulatus* Larven.

3.2.3 Statistische Analyse der Zeckenabundanz

Genauso wie bei der Analyse der gefangenen Mäusespezies wurde, um einen statistischen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen verschiedener Zeckenstadien und -arten und dem Probenjahr oder dem Standort festzustellen, ein Pearson Chi-Quadrat-Test durchgeführt. Dabei wurde das absolute Vorkommen von Zecken auf Mäusen untersucht und dazu eine Umcodierung vorgenommen, bei der

für das Vorkommen von Zeckenstadien der Wert 1, bei Fehlen jeglicher Stadien der Wert 0 eingetragen wurde. Es erfolgte keine Unterscheidung in weitere Kategorien.

Betrachtet wurden die beiden hauptsächlich gefangenen Mäusearten *A. flavicollis* und *M. glareolus* im Hinblick auf den Befall mit Larven und Nymphen der Art *I. ricinus*, sowie Larven der Art *I. trianguliceps* und *I. acuminatus*. Dabei wurden größere Zeiträume (alle drei Probenjahre) oder alle Standorte zusammen analysiert, da ein kleinschrittiges Vorgehen, wie bei der Analyse der einzelnen Mäusespezies, wegen der geringen Fallzahlen keine aussagekräftigen Ergebnisse liefern würde.

Der Vergleich der beiden Spezies hinsichtlich des Befalles mit ***I. ricinus* Larven** zeigt für den Probenzeitraum von drei Jahren einen hochsignifikanten Unterschied im Befall (Exakter Test nach Fisher $p < 0.001$), welcher sich auch im ersten Jahr deutlich ($p = 0.02$), im dritten Jahr nur knapp ($p = 0.051$) und im zweiten Jahr nicht nachweisen lässt. Bei einem Vergleich des Befalls an einem Standort (über den gesamten Probenzeitraum) ergibt sich am Standort EG ein signifikanter Unterschied von *Mg* und *Af* im Befall mit *I. ricinus* Larven ($p = 0.012$), am Standort VA lässt sich kein signifikanter Unterschied nachweisen, allerdings ist hier die Fallzahl gering. Am Standort PS zeigt sich erneut ein signifikanter Unterschied ($p = 0.011$).

Für den Befall mit Nymphen der Art *I. ricinus*, der für alle getätigten Analysen eine geringe Fallzahl aufwies, ließen sich keine signifikanten Unterschiede der beiden Spezies feststellen, weder bei Betrachtung einzelner Jahre oder einzelner Standorte. Nur im dritten Probenjahr wird mittels Exaktem Test nach Fisher ein knapp signifikanter Wert ($p = 0.056$) erreicht.

Für die **Rötelmaus** zeigt sich bei einem Vergleich aller drei Probenjahre im Hinblick auf den Befall mit **Larven von *I. ricinus*** kein signifikanter Unterschied, auch der Vergleich der einzelnen Standorte über den gesamten Probenzeitraum und der Vergleich aller Standorte getrennt nach einzelnen Probejahren ergibt keine signifikanten Unterschiede, für das Auftreten von *I. ricinus* Larven auf *M. glareolus* lässt sich eine gleichmäßige Verteilung beobachten.

Wird ein Standort über alle drei Probenjahre betrachtet, ergeben sich für EG und VA keine signifikanten Unterschiede, der Standort PS zeigt im Jahr 2016 einen signifikanten Unterschied in der Verteilung der Larven auf den Mäusen ($\chi^2_2 = 7.5$, $p = 0.023$) im Vergleich zu den beiden anderen Probenjahren 2014 und 2015.

Ein ähnliches Bild ergibt sich für die Rötelmaus bei Befall mit **Nymphen** der gleichen Art, hier treten nur im Jahr 2014 signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Probenstandorten auf ($\chi^2_2 = 8.4$, $p = 0.015$), der z-Test ergibt einen Unterschied des Standortes EG zu den beiden anderen Standorten. Beim Vergleich eines Standortes über den gesamten Probenzeitraum lassen sich bei keinem der Standorte signifikante Unterschiede ermitteln.

Der Befall mit **Larven** von *I. trianguliceps* zeigt ein weniger einheitliches Bild. Schon beim Vergleich aller drei Probenjahre ergibt sich ein signifikanter Unterschied ($\chi^2_2=9.9$, $p=0.007$). Die einzelnen Probenstandorte unterscheiden sich über den Probenzeitraum von 3 Jahren nicht, im ersten Jahr wurden keine Larven dieser Art auf den Rötelmäusen beobachtet, im zweiten Jahr lassen sich keine Unterschiede ermitteln, im dritten Probenjahr treten signifikante Unterschiede auf, wobei der Chi-Quadrat-Test wegen der geringen Fallzahl nicht verlässlich ist, der z-Test aber einen Unterschied im Anteil der Larven zwischen den Standorten EG und PS zeigt, der dritte Standort unterscheidet sich wiederum nicht signifikant von den beiden anderen. Im Hinblick auf den Vergleich jeweils eines Standortes über den gesamten Probenzeitraum ergeben sich für diese Larvenart keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung.

Für den Befall mit **Larven** der Art *I. acuminatus* zeigen sich weder über den Probenzeitraum von drei Jahren, noch bei Betrachtung der Standorte untereinander (drei Jahre, einzelne Probenjahre) signifikante Unterschiede in der Verteilung dieser Larvenart auf Rötelmäusen. Nur der Blick auf einen Standort über drei Jahre weist am Standort EG auf einen Unterschied hin, der z-Test lässt einen Unterschied zwischen dem Jahr 2014 und den beiden anderen Probejahren erkennen, allerdings ist zu beachten, dass für diese Larvenart nur sehr geringe Fallzahlen vorliegen, im Jahr 2014 keine Larven dieser Art auf Rötelmäusen beobachtet wurden und der Chi-Quadrat-Test keine verlässlichen Ergebnisse zu dieser Fragestellung liefert.

Für die **Gelbhalsmaus** zeigen sich bei der Betrachtung aller drei Probenjahre im Hinblick auf den Befall mit *I. ricinus* **Larven** signifikante Unterschiede ($\chi^2_2=6.4$, $p=0.041$), der z-Test zeigt, dass signifikante Unterschiede in der Verteilung der Larven zwischen dem ersten und dem letzten Probenjahr vorliegen. Der Vergleich der drei Probenstandorte über den gesamten Probenzeitraum dagegen lässt keinen signifikanten Unterschied in der Verteilung der Larven erkennen.

Wird ein Standort über alle drei Probenjahre betrachtet, so lässt sich am Standort EG kein Unterschiede in der Verteilung der Larven beobachten, am Standort VA fällt ein signifikanter Unterschied auf ($\chi^2_2=7.3$, $p=0.026$), der z-Test zeigt, dass dabei das zweite Probenjahr von den beiden anderen abweicht. Auch am dritten Standort, PS, ergibt sich zwischen dem Jahr 2016 und den beiden anderen Jahren ein signifikanter Unterschied in der Verteilung der Larven ($\chi^2_2=10.3$, $p=0.006$).

Betrachtet man die Standorte in einzelnen Jahren, lassen sich im ersten Probenjahr (2014) keine Unterschiede feststellen. Im Jahr 2015 zeigen sich signifikante Unterschiede ($\chi^2_2=8.9$, $p=0.011$), der z-Test ergibt einen Unterschied zwischen den Standorten VA und PS, im Jahr 2016 lassen sich schwach signifikante Unterschiede in der Verteilung beobachten ($\chi^2_2=5.9$, $p=0.051$), der z-Test ergibt, dass sich der

Standort VA von den beiden anderen unterscheidet, wobei zu berücksichtigen ist, dass an diesem nur 6 Mäuse und davon nur 1 Maus mit Larven der Art *I. ricinus* gefangen wurden.

Auch bei der Analyse der Werte zu **Nymphen der Art *I. ricinus*** kann für den Zeitraum von zwei Probenjahren (im Jahr 2015 wurden keine Nymphen auf Gelbhalsmäusen gefunden) ein signifikanter Unterschied beobachtet werden, ermittelt durch Fishers Exakten Test ($p=0.034$). Zwischen den einzelnen Standorten treten dagegen keine signifikanten Unterschiede auf, ebenso lassen sich beim Vergleich der Standorte im Jahr 2014 und 2016 keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung der Nymphen feststellen.

Eine Analyse der Werte zu Larven der Art *I. trianguliceps* auf *A. flavicollis* erübrigt sich wegen zu geringer Fallzahlen.

Der Blick auf Unterschiede in der Verteilung von ***I. acuminatus* Larven** ergibt für zwei Probenjahre, in denen diese Larven auf Gelbhalsmäusen beobachtet wurden, keine signifikanten Werte, dagegen zeigen die Standorte Unterschiede ($\chi^2_2=7.4$, $p=0.024$), der z-Test zeigt, dass die Unterschiede zwischen dem Standort EG und den beiden anderen Standorten auftreten. Im Jahr 2015 lassen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten ermitteln, allerdings ist die geringe Fallzahl zu berücksichtigen, im Jahr 2016 fallen signifikante Unterschiede auf ($\chi^2_2=6.4$, $p=0.041$), der z-Test stellt Unterschiede zwischen den Standorten EG und PS heraus.

Zusammenfassend fällt auf, dass am Standort Porbelsee (PS) im Jahr 2016 im Hinblick auf die Verteilung der Larven von *I. ricinus* sowohl bei *M. glareolus* als auch bei *A. flavicollis* signifikante Unterschiede zu den beiden anderen Jahren festgestellt werden können. Weitere Parallelen zwischen diesen beiden Mäusearten lassen sich nicht finden.

Die Analyse verdeutlicht außerdem, dass bei Betrachtung der gefangenen Rötelmäuse der Standort EG öfters signifikante Unterschiede aufzeigt, zum einem im Jahr 2014 bei Befall durch Nymphen von *I. ricinus*, zum anderen 2016 bei Befall mit *I. trianguliceps*-Larven. Für die Betrachtung der Larven auf Gelbhalsmäusen zeigt dagegen der Standort VA mehrfach signifikante Unterschiede.

Im Weiteren wurde der Befall der beiden hauptsächlich gefangenen Mausarten, *A. flavicollis* und *M. glareolus*, mit Larven der Art *I. ricinus* im Hinblick auf signifikante Unterschiede bei Geschlecht und Altersstadien der Mäuse untersucht. Da die Fallzahlen ausreichend waren, konnte bei dieser Analyse kleinschrittiger vorgegangen werden, so dass auch ein Vergleich zwischen zwei Probenjahren vorgenommen werden konnte.

Die Analyse der Larven von *I. ricinus* auf **Rötelmäusen** ergibt für den gesamten Probenzeitraum von drei Jahren keinen signifikanten Unterschied bei Anteilen auf den verschiedenen Geschlechtern, bei der Analyse einzelner Probenjahre fällt nur das zweite Probenjahr, 2015, auf, durch den Exakten Test nach Fisher wird $p=0.033$ ermittelt. Da ein höherer Anteil männlicher Rötelmäuse ($N=17$) als weibliche ($N=10$) befallen ist, lässt sich schließen, dass männliche Rötelmäuse signifikant stärker befallen sind, als weibliche, was die Beobachtung der deskriptiven Analyse (Kapitel 3.5) bestätigt.

Die beiden Standorte EG und VA zeigen sich einheitlich, weder im Vergleich aller drei Probenjahre noch beim Vergleich zweier Jahre ergeben sich signifikante Unterschiede. Der dritte Standort, Porbensee, zeigt in drei Jahren keinen signifikanten Unterschied im Anteil der Larven auf den zwei Geschlechtern, nur der Vergleich der Jahre 2014 mit 2015 weist auf einen signifikanten Unterschied hin ($p=0.05$, Fishers Exakter Test), erneut sind männliche Mäuse ($N=11$) stärker befallen als weibliche ($N=6$), so dass die Beobachtung aus Kapitel 3.5 als signifikant bestätigt werden kann. Die weiteren Zweijahres-Vergleiche zeigen keine signifikanten Unterschiede.

Damit werden auch für die Verteilung der Larven von *I. ricinus* auf *M. glareolus* im Hinblick auf das Geschlecht der Mäuse wenig signifikante Unterschiede festgestellt, wie das auch in der Analyse der Geschlechterverteilung der gefangenen Mäuse (siehe Kapitel 3.2) herausgearbeitet werden konnte.

Im Hinblick auf die Verteilung der Larven von *I. ricinus* auf den drei Altersstadien zeigen sich weder im Zeitraum der drei Jahre noch in den einzelnen Probejahren signifikante Unterschiede.

Der Standort EG erweist sich, ähnlich wie bei der Analyse der Verteilung der Larven auf den beiden Geschlechtern, auch bei den Altersstadien als einheitlich, es können keine signifikanten Unterschiede aufgezeigt werden. Am Standort VA zeigen sich beim Vergleich aller drei Jahre Unterschiede zwischen der Klasse der juvenilen und der adulten Rötelmäuse (z-Test), der Chi-Quadrat-Test liefert wegen geringer Fallzahlen kein aussagekräftiges Ergebnis. Da keine juvenilen Mäuse gegenüber neun adulten Mäusen befallen sind, lässt sich das Ergebnis des z-Tests dahingehend deuten, dass adulte Tiere stärker befallen sind. Für den Standort PS ergeben sich weder über drei Jahre noch beim Vergleich zweier Jahre signifikante Unterschiede.

Für die **Gelbhalsmaus** ergibt sich bezüglich des Geschlechtes im Zeitraum der drei Probenjahre kein signifikanter Unterschied ($p=0.250$, Exakter Test nach Fisher) in der Verteilung der Larven, obwohl die Anteile der befallenen Mäuse (männliche Tiere 63,1%, weibliche Tiere 53,6%, siehe Kapitel 3.5) differieren. Um diesen Unterschied als signifikant nachweisen zu können, wäre also eine größere Stichprobe nötig gewesen.

Im Jahr 2014 ergibt der Exakte Test nach Fisher einen signifikanten Unterschied ($p=0.049$) für männliche und weibliche Mäuse. Die Häufigkeiten (28 männliche und 16 weibliche Tiere) weisen darauf hin, dass männliche Tiere signifikant höher befallen sind als weibliche Mäuse.

Die beiden weiteren Jahre zeigen in der Analyse keine signifikanten Unterschiede in der Verteilung der Larven von *I. ricinus* auf den beiden Geschlechtern von *A. flavicollis*. Auch die Standorte EG und VS zeigen weder über drei Jahre noch beim Vergleich zweier Jahre (2014/15, 2014/16, 2015/16) signifikante Unterschiede in der Verteilung der Larven bezüglich der Geschlechter, nur am Standort PS ergibt sich beim Vergleich von 2014 mit 2015 ein signifikanter Unterschied am Anteil der Larven auf männlichen und weiblichen Gelbhalsmäusen (Exakter Test nach Fisher, $p=0.03$). Die beobachteten Häufigkeiten der befallenen Tiere ($N_{\text{männlich}}=9$, $N_{\text{weiblich}}=2$) verweisen auf einen stärkeren Befall von männlichen Tieren. Der Vergleich über drei Probenjahre als auch weitere Vergleiche von 2014/16 sowie 2015/16 ergeben keine Unterschiede.

Bezüglich der Verteilung der Larven auf den beiden Geschlechtern werden also nur zwei signifikante Unterschiede aufgedeckt. Ein ähnliches Resultat ergab sich bereits bei der vergleichenden Betrachtung der beiden Geschlechter bei der Gelbhalsmaus (siehe Kapitel 3.2), bei dieser konnten keine signifikanten Unterschiede in der Anzahl der gefangenen weiblichen und männlichen Mäuse beobachtet werden.

Hinsichtlich der Altersstadien ergeben sich bei Analyse aller drei Probenjahre mittels Chi-Quadrat-Test keine Unterschiede auf Signifikanz-Niveau ($\chi^2_2=4.8$, $p=0.091$), der z-Test verweist aber auf einen Unterschied zwischen der Gruppe der subadulten (44 von 73 gefangenen subadulten Mäusen, entsprechend 60,3%) und der adulten Tiere (27/63, entsprechend 42,9%). Die Verteilung der Häufigkeiten zeigt damit auf, dass subadulte signifikant häufiger befallen sind. Das Ergebnis des Chi-Quadrat-Tests ($p<0.1$) lässt hier auf eine Tendenz schließen, der Unterschied, mittels z-Test ermittelt, sollte aber unter Vorbehalt interpretiert werden.

Im Jahr 2014 unterscheiden sich die Altersklassen signifikant ($\chi^2_2=6.4$, $p=0.042$), der z-Test zeigt einen Unterschied der Gruppe der subadulten zu den beiden anderen Altersklassen. Die Häufigkeiten ($N_{\text{subadult}}=24$, $N_{\text{adult}}=8$) lassen sich dahingehend interpretieren, dass mehr subadulte Mäuse befallen sind. Für das Jahr 2015 lassen sich Unterschiede zwischen der juvenilen und der adulten Altersklasse feststellen (z-Test), der Chi-Quadrat-Test liefert aufgrund geringer Fallzahlen keine aussagekräftigen Ergebnisse, für das letzte Jahr lassen sich keine Unterschiede im Anteil der Larven auf den verschiedenen Altersstadien feststellen.

Betrachtet man den Standort EG einzeln, können bei Betrachtung des gesamten Probenzeitraumes nur zwischen dem zweiten und dritten Probenjahr Unterschiede festgestellt werden, der z-Test ergibt einen Unterschied in der Verteilung der Larven zwischen der juvenilen und adulten Altersklasse. Auch die beobachteten Häufigkeiten lassen in diesem Fall keine Rückschlüsse auf eine Tendenz zu. Die anderen Vergleiche (2014 mit 2015 und 2014 mit 2016) ergeben keine signifikanten Unterschiede.

Am Standort VS zeigt der Vergleich der Jahre 2014/16 einen Unterschied im Anteil der Larven, der z-Test verweist auf einen Unterschied in der juvenilen zur subadulten Altersklasse. Die geringen Fallzahlen erlauben keine Aussage über eine Tendenz. Alle anderen Vergleiche ergeben keine signifikanten Unterschiede.

Für den Standort PS zeigen sich zwischen dem ersten und dem zweiten Probenjahr Unterschiede in der subadulten zur adulten Altersklasse (z-Test), da acht subadulte und keine adulten Mäuse befallen sind, lässt sich als mögliche Tendenz ein stärkerer Befall subadulter Tiere ableiten.

Für die weiteren Vergleiche werden keine signifikanten Unterschiede im Anteil der Larven errechnet.

Generell kann die Aussage getroffen werden, dass sich bei Rötel- und Gelbhalsmäusen bei Analyse der Verteilung von gefangenen Mäusen bzw. *I. ricinus*-Larven auf gefangenen Mäusen im Hinblick auf das Geschlecht weniger signifikante Unterschiede ergeben als bei Betrachtung der Altersstadien.

Da der Befall mit Nymphen der Art *I. ricinus* als auch mit Larvalstadien anderer Zeckenarten in den drei Probejahren auf den beiden hauptsächlich gefangenen Mäusespezies sehr unterschiedlich ausfiel und teilweise nur sehr geringe Fallzahlen vorliegen (siehe Kapitel 3.2.1), wurde auf eine weitere Analyse mittels Chi-Quadrat- oder z-Test verzichtet.

3.2.4 Korrelationsanalyse zu Zeckenbefall der Kleinsäuger und abiotischen Faktoren

Um den Einfluss von äußeren Faktoren auf die Anzahl der verschiedenen Zeckenarten – und stadien im Probenzeitraum zu erfassen, wurden entsprechend der Vorgehensweise zu Korrelationen bei Mäusen (siehe Kapitel 3.1.4) Rangkorrelationen nach Spearman durchgeführt.

Dabei wurden für das erste Probenjahr (2014) jeweils folgende Faktoren hinsichtlich Korrelationen des jeweiligen Zeckenstadiums und –art auf den Mäusen überprüft:

- Mittlere Tagestemperatur, an dem das Stadium von der Maus abgesammelt wurde (Station Schaidt)
- durchschnittliche Temperatur des Vormonats, in dem beprobt wurde (Station Schaidt)
- Summe der Tagesniederschläge (Regenmenge), an dem das Stadium von der Maus abgesammelt wurde (Station Büchelberg)
- durchschnittliche Regenmenge des Vormonats, in dem beprobt wurde (Station Büchelberg)

- durchschnittliche Luftfeuchte des Probenmonats (Station Schaidt)
- durchschnittliche Luftfeuchte des Vormonats, in dem beprobt wurde (Station Schaidt).

Für die beiden folgenden Jahre (2015 und 2016) lagen zusätzlich

- Messwerte zur Lufttemperatur (direkt über dem Boden und in 50 cm Höhe)
- Messwerte zur Luftfeuchtigkeit (direkt über dem Boden und in 50 cm Höhe)

vor.

Die Analyse wurde auf die beiden hauptsächlich vorkommenden Arten *M. glareolus* und *A. flavicollis*, sowie die Larvenstadien von *I. ricinus* beschränkt, weil nur diese Larvenart in allen drei Probejahren auf beiden Mausarten vorkam. Für alle anderen Zeckenarten und –stadien waren die beobachteten Werte für eine aussagekräftige Analyse zu gering.

Für die Rötelmaus (N=220) ergibt sich bei Betrachtung aller drei Probenjahre und aller Habitate im Hinblick auf den Befall mit Larven der Art *I. ricinus* (N=260) eine hochsignifikante positive Korrelation zur mittleren Tagestemperatur, $r_s=0.238$, $p<0.001$, nach Cohen ein schwacher bis mittlerer Effekt, eine positive signifikante Korrelation zum Durchschnitt der Regenmenge des Vormonats ($r_s=0.135$, $p=0.044$, schwacher Effekt) und eine signifikant negative Korrelation zur Summe der Tagesniederschläge ($r_s=0.140$, $p=0.037$, schwacher Effekt).

Das erste Probenjahr fällt dadurch auf, dass keinerlei Korrelationen zu den getesteten Umweltfaktoren zu erkennen sind, auch bei Analyse der einzelnen Standorte in diesem Jahr lassen sich keine Korrelationen erkennen.

Im zweiten Jahr können zahlreiche hochsignifikante Korrelationen ermittelt werden, so korrelieren die Tagesmitteltemperatur ($r_s=0.363$, $p=0.001$, mittlerer Effekt), der Temperaturwert im Habitat am Boden ($r_s=0.379$, $p=0.001$) und der Wert in der Höhe ($r_s=0.361$, $p=0.001$) positiv mit der Larvenanzahl von *I. ricinus* auf Rötelmäusen, die Summe der Tagesniederschläge ($r_s=0.332$, $p=0.003$), die durchschnittliche Luftfeuchte des Probenmonats ($r_s=0.370$, $p=0.001$) sowie beide Werte zur Luftfeuchte im Habitat (Boden: $r_s=0.314$, $p=0.005$, Höhe: $r_s=0.246$, $p=0.031$) negativ mit den Larvenzahlen auf *M. glareolus*. Ähnliches lässt sich für den Standort Eichelgarten in diesem Jahr beobachten, die Luftfeuchte im Habitat (Höhe) ist signifikant negativ ($r_s=0.397$, $p=0.044$, mittlerer Effekt) korreliert (die Luftfeuchte am Boden knapp signifikant negativ mit $p=0.051$), ebenso die durchschnittliche Luftfeuchte im Probenmonat ($r_s=0.547$, $p=0.03$), wohingegen die mittlere Tagestemperatur ($r_s=0.508$, $p=0.007$) signifikant und die Temperaturen im Habitat (Boden: $r_s=0.583$, $p=0.002$, Höhe: $r_s=0.583$, $p=0.002$) hochsignifikant positiv korrelieren. In den beiden anderen Habitaten lassen sich nur je eine negative Korrelation zur durchschnittlichen Luftfeuchte des Probenmonats (Habitat VA: $r_s=0.655$, $p=0.021$, Habitat PS: $r_s=0.373$, $p=0.019$) feststellen.

Im dritten Probenjahr, 2016, ergibt sich eine negative Korrelation zur Luftfeuchte im Habitat (Höhe, $r_s=0.270$, $p=0.035$), eine signifikant positive Korrelation zur durchschnittlichen Temperatur des Vormonats ($r_s=0.259$, $p=0.044$), sowie drei hochsignifikante positive Korrelationen zur mittleren Tagestemperatur ($r_s=0.338$, $p=0.008$), zur Temperatur im Habitat am Boden ($r_s=0.379$, $p=0.003$) und zur Temperatur im Habitat in der Höhe gemessen ($r_s=0.398$, $p=0.001$). Im Habitat EG korreliert die durchschnittliche Luftfeuchte des Vormonats signifikant negativ ($r_s=0.391$, $p=0.024$), für das Habitat VA lässt sich in diesem Jahr keine signifikanten Korrelationen feststellen. Dagegen weist der letzte Standort, PS, zahlreiche auf: Beide Werte zur Luftfeuchte im Habitat korrelieren signifikant bzw. hochsignifikant negativ (Boden: $r_s=0.551$, $p=0.012$, Höhe: $r_s=0.583$, $p=0.007$), die mittlere Tagestemperatur ($r_s=0.533$, $p=0.016$) als auch die durchschnittliche Regenmenge des Vormonats ($r_s=0.452$, $p=0.045$) korrelieren signifikant positiv mit der Larvenanzahl von *I. ricinus* auf *M. glareolus*, beide Temperaturwerte im Habitat hochsignifikant positiv (Boden: $r_s=0.666$, $p=0.001$, Höhe: $r_s=0.784$, $p<0.001$). Einen Überblick über den Dreijahreszeitraum und die einzelnen Probenjahre gibt Tabelle 27 auf der nächsten Seite.

Werden die Standorte über den gesamten Probenzeitraum analysiert, zeigen sich am ersten Standort, EG, drei positive Korrelationen, die mittlere Tagestemperatur korreliert signifikant ($r_s=0.219$, $p=0.030$), beide Temperaturwerte im Habitat gemessen korrelieren hochsignifikant (Boden: $r_s=0.386$, $p=0.003$, Höhe: $r_s=0.388$, $p=0.002$). Auch im Habitat VA korreliert die mittlere Tagestemperatur signifikant positiv ($r_s=0.448$, $p=0.019$), zur durchschnittlichen Luftfeuchte des Probenmonats ergibt sich eine signifikant negative Korrelation ($r_s=0.455$, $p=0.015$).

Für den dritten Standort, PS, lassen sich drei signifikant positive Korrelationen zur Regenmenge des Vormonats ($r_s=0.228$, $p=0.028$), zur Luftfeuchte des Vormonats ($r_s=0.226$, $p=0.030$) und zum Temperaturwert im Habitat am Boden gemessen ($r_s=0.333$, $p=0.010$) feststellen. Der Temperaturwert im Habitat in der Höhe gemessen korreliert hochsignifikant positiv ($r_s=0.356$, $p=0.006$), beide Werte für die Luftfeuchte im Habitat gemessen dagegen hochsignifikant negativ (Höhe: $r_s=0.402$, $p=0.002$, Boden: $r_s=0.421$, $p=0.001$).

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die betrachteten Temperaturwerte, vor allem die jeweils im Habitat gemessenen Werte, mindestens eine signifikant positive Korrelation zur Anzahl der Larven von *I. ricinus* auf Rötelmäusen aufweisen. Werte zur Luftfeuchte, vor allem die im Habitat aufgenommenen, zeigen dagegen stets eine signifikant negative Korrelation zur Larvenanzahl.

IrLL auf <i>M. glareolus</i>		Mittlere Tages-temperatur	Temperatur Vormonat (DS)	Regen-summe (Tagesnie-der-Schläge)	Regen-menge Vormonat (DS)	Luft-feuchte Monat (DS)	Luft-feuchte Vormonat (DS)	Luft-feuchte Habitat Boden	Luft-feuchte Habitat Höhe	Temp-eratur Habi-tat Bo-den	Tempera-tur Habitat Höhe
3 Jahre, alle Habitate	Korrelationskoeffizient	,238**	,107	-,140*	,135*	,086	-,058				
	Signifikanz (zweiseitig)	,000	,113	,037	,044	,204	,392				
2014											
	Korrelationskoeffizient	,023	,143	,095	,126	,148	,150				
	Signifikanz (zweiseitig)	,835	,200	,396	,258	,186	,178				
2015											
	Korrelationskoeffizient	,363**	,060	-,332**	,083	-,111	-,370**	-,314**	-,246*	,379**	,361**
	Signifikanz (zweiseitig)	,001	,603	,003	,472	,331	,001	,005	,031	,001	,001
2016											
	Korrelationskoeffizient	,338**	,259*	-,177	,157	-,128	-,082	-,230	-,270*	,379**	,398**
	Signifikanz (zweiseitig)	,008	,044	,171	,228	,326	,532	,075	,035	,003	,001

Tabelle 27: Spearman-Rangkorrelationen zu *I. ricinus* Larven auf *M. glareolus*, ** hochsignifikante Korrelation, * signifikante Korrelation, farbig hervorgehoben, DS=Durchschnitt

Diese Beobachtung lässt sich auch für *I. ricinus*-Larven auf Gelbhalsmäusen machen. Über den gesamten Probenzeitraum von drei Jahren zeigt sich eine hochsignifikante positive Korrelation zur mittleren Tagestemperatur ($r_s=0.259$, $p<0.001$, schwacher bis mittlerer Effekt) und eine signifikant positive Korrelation zur durchschnittlichen Regenmenge des Vormonats ($r_s=0.161$, $p=0.026$, schwacher Effekt). Für das erste Probenjahr lässt sich nur bezüglich der mittleren Tagestemperatur eine hochsignifikante Korrelation zu der Larvenanzahl auf *A. flavicollis* feststellen ($r_s=0.288$, $p=0.003$). Diese signifikant positive Korrelation zur mittleren Tagestemperatur zeigt sich auch im ersten Probenjahr im Habitat PS ($r_s=0.405$, $p=0.029$), im Habitat VA ergibt sich eine hochsignifikant positive Korrelation zur durchschnittlichen Temperatur des Vormonats ($r_s=0.515$, $p=0.006$, starker Effekt), für das Habitat EG ergeben sich keine signifikanten Korrelationen. Für das Jahr 2015 werden drei signifikant positive Korrelationen zur mittleren Tagestemperatur ($r_s=0.404$, $p=0.050$), sowie zu beiden Temperaturwerten im Habitat (Boden $r_s=0.436$, $p=0.033$, Höhe $r_s=0.454$, $p=0.026$) ermittelt.

Im Habitat EG lassen sich für 2015 keine signifikanten Korrelationen feststellen, im Habitat PS wurden keine Larven von *I. ricinus* auf Gelbhalsmäusen gefunden. Für das Habitat VA ergibt sich eine signifikant positive Korrelation zur durchschnittlichen Regenmenge des Vormonats ($r_s=0.575$, $p=0.031$). Das Jahr 2016 fällt dadurch auf, dass sich zahlreiche Korrelationen feststellen lassen. Signifikant positiv korrelieren die mittlere Tagestemperatur ($r_s=0.255$, $p=0.042$), die durchschnittliche Temperatur des Vormonats ($r_s=0.278$, $p=0.024$) sowie die im Habitat am Boden gemessene Temperatur ($r_s=0.253$, $p=0.041$). In diesem Jahr zeigen sich auch negative Korrelationen, beide Werte zur Luftfeuchtigkeit im Habitat korrelieren signifikant negativ, der Wert zur Bodenfeuchte sogar hochsignifikant (Boden: $r_s=0.336$, $p=0.006$, Höhe: $r_s=0.264$, $p=0.032$). Auch für das Habitat EG ergibt sich eine negative Korrelation zur durchschnittlichen Luftfeuchte des Vormonats ($r_s=0.561$, $p=0.010$), im Habitat VA lassen sich in diesem Jahr keine Korrelationen zu den aufgenommenen Umweltfaktoren beobachten. Dafür lassen sich im Habitat PS zahlreiche Korrelationen feststellen: Alle analysierten Temperaturwerte korrelieren positiv mit der Larvenanzahl von *I. ricinus* auf Gelbhalsmäusen, die mittlere Tagestemperatur hochsignifikant ($r_s=0.407$, $p=0.009$), ebenso die durchschnittliche Temperatur des Vormonats ($r_s=0.427$, $p=0.006$), beide im Habitat aufgenommenen Werte signifikant positiv (Boden: $r_s=0.399$, $p=0.011$, Höhe: $r_s=0.358$, $p=0.024$). Eine negative Korrelation ergibt sich zum Wert für die Luftfeuchte, der im Habitat am Boden aufgenommen wurde ($r_s=0.371$, $p=0.018$). Einen Überblick über den Dreijahreszeitraum und die einzelnen Probenjahre gibt Tabelle 28. Alle Werte können bei Bedarf zur Verfügung gestellt werden.

<i>I. ricinus</i> Larven auf <i>A.</i> <i>flavicollis</i>		Mitt- lere Ta- ges- temp- eratur	Temp- eratur Vormo- nat (DS)	Regen- summe (Tagesnie- der- Schläge)	Regen- menge Vormo- nat (DS)	Luft- feuchte Monat (DS)	Luft- feuchte Vormo- nat (DS)	Luft- feuchte Habitat Boden	Luft- feuchte Habitat Höhe	Temp- eratur Habi- tat Bo- den	Tempera- tur Habitat Höhe
3 Jahre, alle Habi- tate	Korrelations- koeffizient	,259**	,104	-,035	,161*	,009	-,083				
	Signifikanz (zweiseitig)	,000	,152	,633	,026	,904	,253				
2014											
	Korrelations- koeffizient	,288**	,147	,076	,114	-,029	,002				
	Signifikanz (zweiseitig)	,003	,142	,446	,253	,769	,982				
2015											
	Korrelations- koeffizient	,404*	-,095	-,108	,248	-,028	-,589**	-,256	-,233	,436*	,454*
	Signifikanz (zweiseitig)	,050	,660	,614	,243	,896	,002	,228	,274	,033	,026
2016											
	Korrelations- koeffizient	,255*	,278*	-,094	,092	-,114	-,008	-,336**	-,264*	,253*	,226
	Signifikanz (zweiseitig)	,042	,024	,454	,463	,362	,948	,006	,032	,041	,068

Tabelle 28: Spearman-Rangkorrelationen zu *I. ricinus* Larven auf *A. flavicollis*, ** hochsignifikante Korrelation, * signifikante Korrelation, farbig hervorgehoben, DS= Durchschnitt

Werden die einzelnen Habitate über den gesamten Probenzeitraum analysiert, zeigen sich für das Habitat EG keine signifikanten Korrelationen, im Habitat VA korrelieren die mittlere Tagestemperatur hochsignifikant positiv ($r_s=0.440$, $p=0.002$), ebenso beide im Habitat aufgenommenen Werte zur Temperatur (Boden: $r_s=0.590$, $p=0.006$, Höhe: $r_s=0.590$, $p=0.006$). Im Habitat PS lassen sich zahlreiche positive Korrelationen feststellen, zur mittleren Tagestemperatur ($r_s=0.289$, $p=0.012$), zur durchschnittlichen Regenmenge des Vormonats ($r_s=0.234$, $p=0.045$), sowie zum Temperaturwert, der im Habitat in der Höhe gemessen wurde ($r_s=0.364$, $p=0.014$). Der Temperaturwert, der am Boden gemessen wurde, korreliert hochsignifikant positiv ($r_s=0.393$, $p=0.008$). Eine signifikant negative Korrelation lässt sich noch zum Wert der Luftfeuchte, der im Habitat am Boden ermittelt wurde, feststellen ($r_s=0.340$, $p=0.022$).

Damit lassen sich bezüglich der Larven von *I. ricinus* auf Gelbhalsmäusen deutlich weniger signifikante Korrelationen zu den aufgenommenen Umweltfaktoren feststellen, als bei den entsprechenden Korrelationen von *I. ricinus* Larven auf Rötelmäusen. Die Beobachtung aber, dass die Korrelation zu Temperaturwerten im Falle von Signifikanz stets positiv ausfallen, die Korrelationen zu Werten der Luftfeuchte dagegen negativ, lässt sich auch für die Larvenanzahl von *I. ricinus* auf Gelbhalsmäusen machen (siehe Tabelle 29 auf der nächsten Seite).

Ein entscheidender Unterschied in den Korrelationen von *I. ricinus* Larven auf Gelbhals- oder Rötelmäusen hinsichtlich der aufgenommenen Umweltfaktoren lässt sich nicht feststellen.

Vergleicht man die Korrelationen zwischen den betrachteten Faktoren und der absoluten Anzahl von Rötelmäusen (siehe Kapitel 3.4) fällt das dritte Probenjahr heraus, hier lassen sich keine signifikanten Korrelationen feststellen. Das lässt sich für die Betrachtung der Larven von *I. ricinus* auf Rötelmäusen nicht bestätigen, hier ergeben sich zahlreiche Korrelationen, auch signifikant negative. Bei dieser Analyse fällt das erste Jahr, 2014, heraus, da sich in diesem keine signifikanten Korrelationen ergeben. Aber auch in der Analyse der Korrelationen zwischen Larvenanzahl auf Rötelmäusen und Umweltfaktoren spielen Temperaturwerte eine Rolle, ebenso wie den Korrelationen zwischen der absoluten Mäuseanzahl und den beobachteten Umweltfaktoren.

	Signifikant positive Korrelationen	Signifikant negative Korrelationen
Larven <i>Ixodes ricinus</i>	auf <i>Myodes glareolus</i>	
Dreijähriger Probenzeitraum	Mittlere Tagestemperatur** Durchschnittliche Regenmenge Vormonat*	Summe Tagesniederschläge*
2015	Mittlere Tagestemperatur** Temperatur Habitat Boden** Temperatur Habitat Höhe**	Summe Tagesniederschläge** Durchschnittliche Luftfeuchte Probenmonat** Luftfeuchte Habitat Boden** Luftfeuchte Habitat Höhe*
2016	Durchschnittliche Temperatur Vormonat* Mittlere Tagestemperatur** Temperatur Habitat Boden** Temperatur Habitat Höhe**	Luftfeuchte Habitat Höhe*
Larven <i>Ixodes ricinus</i>	auf <i>Apodemus flavicollis</i>	
Dreijähriger Probenzeitraum	Mittlere Tagestemperatur** Regenmenge Vormonat*	-
2014	Mittlere Tagestemperatur**	-
2015	Mittlere Tagestemperatur* Temperatur Habitat Boden* Temperatur Habitat Höhe*	Durchschnittliche Luftfeuchte Probenmonat**
2016	Mittlere Tagestemperatur* Durchschnittliche Temperatur Vormonat* Temperatur Habitat Boden*	Luftfeuchte Habitat Boden** Luftfeuchte Habitat Höhe*

Tabelle 29: Übersicht über Korrelationen von Umweltfaktoren mit *I. ricinus* Larven auf *Mg* und *Af*, **Signifikanz auf 0,01 Niveau, *Signifikanz auf 0,05 Niveau

Ein Vergleich zwischen den Korrelationen der absoluten Anzahl Gelbhalsmäuse pro Monat (siehe Kapitel 3.4) mit den beobachteten Umweltfaktoren und den Korrelationen der Larven von *I. ricinus* auf Gelbhalsmäusen zeigt, dass auch für die Larven die Temperaturwerte eine große Rolle spielen, es lassen sich stets signifikant positive Korrelationen feststellen. Bezüglich der Larven und Korrelationen zu beobachteten Umweltfaktoren fällt in der Analyse das Jahr 2014 auf, hier ergeben sich kaum Korrelationen. Dagegen lassen sich im Jahr 2016 zahlreiche Korrelationen beobachten, bei der Analyse der absoluten Anzahl Gelbhalsmäuse pro Monat hinsichtlich Korrelationen ergaben sich in diesem Jahr keine signifikanten Werte. Ein weiterer Unterschied in den festgestellten Korrelationen ist, dass es hinsichtlich der absoluten Anzahl Mäuse pro Monat nur signifikant positive Korrelationen gab, bei der Analyse der Larven von *I. ricinus* auf Gelbhalsmäusen bezüglich Umweltfaktoren auch signifikant negative Korrelationen.

3.2.5 Statistische Modelle zu Zeckenabundanz der Kleinsäuger und abiotischen Faktoren

Um den Einfluss abiotischer Faktoren auf den Zeckenbefall von Kleinsäugetieren zu untersuchen, wurde ein GAMLSS Modell (Generalized Additive Model in Location, Scale and Shape) berechnet. Da *M. glareolus* und *A. flavicollis* die beiden hauptsächlich gefangenen Mäusespezies waren und ihr Befall mit Larven der Art *I. ricinus* eine ausreichende Datengrundlage für die Berechnung der verschiedenen Modelle lieferte, wurde die Analyse auf die beiden Mäusespezies und das Larvenstadium beschränkt.

Im ersten Modell wurde der Befall beider Mäusespezies zusammengefasst, in zwei weiteren Modellen wurde jede Spezies getrennt analysiert. Zunächst erfolgte bei allen Modellen ein Test auf die geeignete Verteilungsfunktion, wobei sich für alle drei Modelle eine negative Binomial-Verteilung als passend für den jeweiligen Datensatz erwies (niedrigster AIC). Anschließend wurden die unabhängigen Variablen durch eine einfache Korrelationsanalyse mittels paarweisem Vergleich der Pearson-Korrelationskoeffizienten auf Multikollinearität getestet. Liegen Korrelationskoeffizienten $<0,8$ vor, so wird davon ausgegangen, dass keine Gefahr der Multikollinearität besteht (Tabachnick and Fidell, 2019). Bei allen drei Modellen ergab sich Kollinearität bei den Temperaturwerten (Boden und 50cm Höhe), so dass diese in keinem der Modelle gemeinsam berechnet wurden. In weiteren Schritten wurden die Modelle an den jeweiligen Datensatz im Hinblick auf folgende Funktionen angepasst:

- Verwendung von Glättungsfunktionen bei unabhängigen Variablen
- Modellierung heterogener Streuung in den abhängigen Variablen
- Auswahl der Glättungsfunktion (cubic splines(cs) oder penalized beta splines (pb)).

Daran anschließend wurde zu jedem Datensatz ein finales Modell berechnet.

Als unabhängige Variablen wurden spezifische Eigenschaften der Mäuse (Geschlecht und Gewicht), zeitliche Faktoren (Tag, Monat, Jahr), räumliche Faktoren (Standort) sowie die jeweils bei der Beprobung aufgenommenen abiotischen Faktoren zu Temperatur (Boden und 50 cm Höhe) und Luftfeuchte (Boden und 50 cm Höhe) aufgenommen, aus denen als weitere Faktoren Sättigungsdefizite (Boden und 50 cm Höhe) resultierten.

Um die Effektstärken der Schätzer vergleichbar zu machen, wurden die metrischen Prädiktoren, die miteinander verglichen wurden, über die Funktion „scale“ in R standardisiert.

Tabelle 30 zeigt das finale Modell für beide Mausarten.

GAMLSS Modell für <i>Mg</i> und <i>Af</i> , Schätzer teilweise standardisiert				
Verteilung: Negativ binomial				
Art des Modells: IrLL ~ cs(Monat) + Jahr + Sex + scale(TempBO) + scale(FeuchteBO) + SDeBoden + SDeHöhe, sigma.formula = ~FeuchteHoe				
Link-Funktion Mu: log ; Link-Funktion Sigma: log				
Freiheitsgrade: 13; N=228				
Koeffizienten Mu				
	Schätzer	SE	t-Wert	p-Wert
Intercept	1.57	0.67	2.33	0.021 *
cs(Monat)	0.04	0.08	0.50	0.615
Jahr2015	-1.03	0.23	-4.45	< 0.001***
Sex, weiblich	-0.79	0.23	-3.37	0.001***
scale(TempBoden)	0.42	0.21	1.99	0.047 *
scale(FeuchteBoden)	-0.67	0.28	-2.37	0.019 *
SDeBoden	0.08	0.17	0.48	0.633
SDeHöhe	-0.28	0.16	-1.74	0.084
Koeffizienten Sigma				
Feuchte Höhe	0.05	0,016	2.49	0,014*
AIC: 733.66	Deviance: 707.66		SBC: 778.24	

Tabelle 30: Finales GAMLSS-Modell für *I. ricinus* Larven auf *Mg* und *Af*, Schätzer für alle Variablen angegeben, Prädikato-
ren der metrischen Parameter standardisiert (scale), mit Standardfehler (SE), Kennzeichnung der Signifikanzen:
***< 0.001, **<0.01, *< 0.05

In diesem Modell wurde die Variable «Monat» durch kubische Splines (cs) geglättet, der Prädiktor Luftfeuchte (50 cm Höhe) zeigte einen Einfluss auf die Streuung der abhängigen Variable.

Die abiotischen Faktoren wurden nur in den beiden letzten Probejahren (2015 und 2016) aufgenommen, so dass das Modell sich nur auf zwei Jahre bezieht. Es zeigt sich, dass die Variable «Jahr» einen hochsignifikanten Einfluss ($p < 0,001$) hat. Da nur zwei Jahre im Modell berechnet wurden und der Schätzer für das Jahr 2015 ein negatives Vorzeichen aufweist, liegt der Larvenbefall beider Mäusespezies im Jahr 2016 signifikant höher als 2015. Hinsichtlich des Geschlechtes der Mäuse ergibt sich ebenfalls ein hochsignifikanter Zusammenhang, männliche Tiere sind stärker von *I. ricinus* Larven befallen als weibliche. Signifikante Werte ergeben sich auch für die beiden Variablen «Temperatur Boden» und «Luftfeuchte Boden». Die Standardisierung erlaubt einen direkten Vergleich der Schätzer und ergibt für die Luftfeuchte (Boden) eine höhere Effektstärke als für die Temperatur. Zudem wirkt sich die Temperatur positiv und die Feuchtigkeit negativ auf die Anzahl der Larven aus. Daneben zeigt die Variable «Luftfeuchte Höhe», die die Streuung der abhängigen Variable positiv beeinflusst, einen signifikanten Effekt. D.h. bei höheren Luftfeuchte-Werten streut die Anzahl der Larven stärker als bei niedriger Luftfeuchte in 50 cm Höhe, bei niedrigen Luftfeuchte-Werten ist sich die Anzahl der Larven ähnlicher.

Um die Güte des GMLSS-Modells zu überprüfen, wurde eine Reihe trendbereinigter Q-Q-Diagramme (Wormplot) erstellt (van Buuren, 2007). Abbildung 3.15 zeigt den Wormplot zum Modell über *I. ricinus* Larven auf beiden Mausarten.

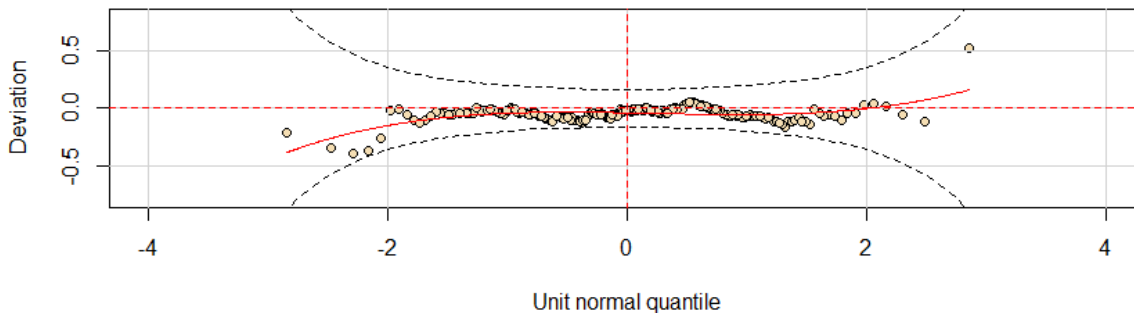


Abb. 3.15: Wormplot zum GMLSS-Modell für *I. ricinus* Larven auf Af und Mg

Alle Abweichungen liegen innerhalb des Konfidenz-Intervalls, angezeigt durch die elliptischen Kurven, und der Plot passiert den Nullpunkt, ohne eine negative oder positive Tendenz aufzuweisen. Durchschnittswerte als auch Varianz sind weder zu groß noch zu klein, das Modell trifft die Verteilungsform der Daten.

Für *Mg* wurde ein Modell ohne Modellierung von Sigma berechnet, da sich unter Einbeziehung von Sigma Konvergenzprobleme ergaben. Wegen der geringeren Fallzahl (im Vergleich zum Modell über beide Mausarten) wurde ein weniger komplexes Modell gewählt, das in Tabelle 31 dargestellt ist.

GMLSS Modell für <i>Mg</i> , Schätzer teilweise standardisiert				
Verteilung: Negativ binomial				
Art des Modells: IrLL ~ Tag + Jahr + Sex + TempBO + Standort + scale(FeuchteBO) + scale(SDeHöhe)				
Link-Funktion Mu: log ; Link-Funktion Sigma: log				
Freiheitsgrade: 10; N=138				
Koeffizienten Mu				
	Schätzer	SE	t-Wert	p-Wert
Intercept	-4.51	1.27	-3.55	< 0.001 ***
Tag	0.003	0.003	1.06	0.293
Jahr2015	-1.03	0.33	-3.12	0.002 **
Sex, weiblich	-0.64	0.35	-1.81	0.072
TempBoden	0.25	0.06	4.45	< 0.001***
Standort VA	1.15	0.49	2.36	0.020 *
Standort PS	0.59	0.38	1.53	0.127
Scale (Feuchte Boden)	-1.04	0.48	-2.16	0.033 *
Scale (SDe Höhe)	-1.36	0.59	-2.27	0.025 *
AIC: 381.53	Deviance: 361.53		SBC: 410.81	

Tabelle 31: Finales GMLSS-Modell für *I. ricinus* Larven auf *Mg*, Schätzer für alle Variablen angegeben, Prädikatoren der metrischen Parameter standardisiert (scale), mit Standardfehler (SE), Kennzeichnung der Signifikanzen: '***' < 0.001, '**' < 0.01, '*' < 0.05

Auch für den Befall von *Mg* mit Larven der Art *I. ricinus* zeigt sich ein signifikanter Wert für die Variable «Jahr», das negative Vorzeichen des Schätzers für 2015 lässt sich wie bei der Betrachtung beider Mausarten dahingehend deuten, dass der Befall von *Mg* mit Larven im Jahr 2016 signifikant höher war. Ebenso sind männliche Tiere von *M. glareolus* häufiger von Zeckenlarven befallen als weibliche Mäuse. Es lässt sich im Gegensatz zum Modell über beide Mäusespezies zwar kein signifikanter Wert beobachten, dies kann aber auf die geringe Fallzahl zurückzuführen sein. Der abiotische Faktor Temperatur am Boden zeigt einen hochsignifikanten positiven Einfluss, die standardisierten Variablen «Luftfeuchte» am Boden und «Sättigungsdefizit» in der Höhe (50cm) einen signifikanten Einfluss, wobei der Vergleich der Schätzer für diese beiden Variablen ergibt, dass die Luftfeuchte (Boden) eine geringfügig niedrigere Effektstärke aufweist als das Sättigungsdefizit. Beide Faktoren (Feuchte Boden und SDe Höhe) wirken sich zudem negativ auf die Anzahl der Larven aus. Zusätzlich zeigt das Modell auch noch einen Einfluss der Standorte, der zweite Standort (VA) zeigt einen signifikant höheren Befall mit Larven als die beiden anderen Standorte.

Das Diagramm zum Worm Plot (Abb. 3.16) für das Modell von Larven auf *Mg* zeigt eine gute Anpassung an die Daten ohne systematische Abweichungen.

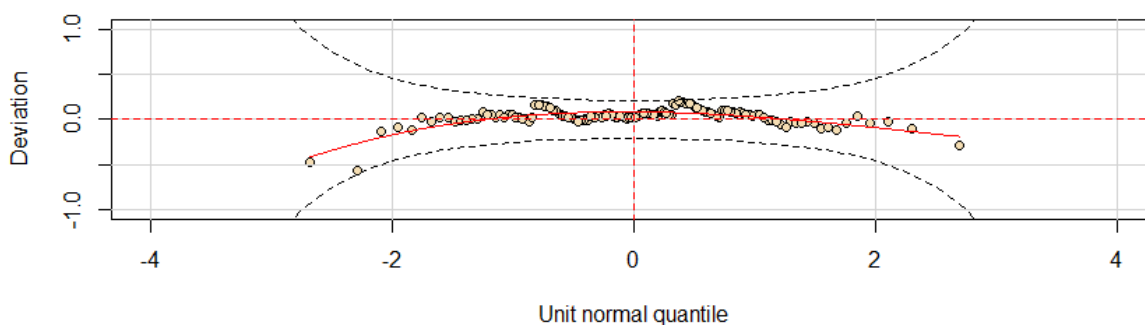


Abb. 3.16: Wormplot zum GAMLSS-Modell für *I. ricinus* Larven auf *Mg*

Für *Af* wurde ebenfalls aufgrund der geringen Fallzahl ein weniger komplexes Modell ohne Streuung der Prädiktoren gewählt. Tabelle 32 auf der nächsten Seite gibt einen Überblick über das Modell, Abbildung 3.17 zeigt das Diagramm zum Wormplot, das eine gute Anpassung an die Verteilungsform der Daten ergibt.

GAMLSS Modell für <i>Af</i> , Schätzer teilweise standardisiert				
Verteilung: Negativ binomial				
Art des Modells: IrLL ~ scale(Tag) + scale(Monat) + Sex + Standort + FeuchteHöhe + SDeHöhe				
Link-Funktion Mu: log ; Link-Funktion Sigma: log				
Freiheitsgrade: 9; N=90				
Koeffizienten Mu				
	Schätzer	SE	t-Wert	p-Wert
Intercept	-5.80	3.16	-1.83	0.071
Scale (Tag)	-6.00	1.51	-3.97	< 0.001 ***
Scale (Monat)	6.06	1.51	4.01	< 0.001 ***
Sex, weiblich	-0.49	0.29	-1.65	0.103
Standort VA	0.14	0.52	0.28	0.782
Standort PS	1.10	0.52	2.10	0.038 *
Feuchte Höhe	0.06	0.03	1.74	0.086
SDe Höhe	0.42	0.17	2.44	0.017 *
AIC: 346.07	Deviance: 328.07		SBC: 368.56	

Tabelle 32: Finales GAMLSS-Modell für *I. ricinus* Larven auf *Af*, Schätzer für alle Variablen angegeben, Prädikatoren der metrischen Parameter standardisiert (scale), mit Standardfehler (SE), Kennzeichnung der Signifikanzen: '***' < 0.001, '**' < 0.01, '*' < 0.05

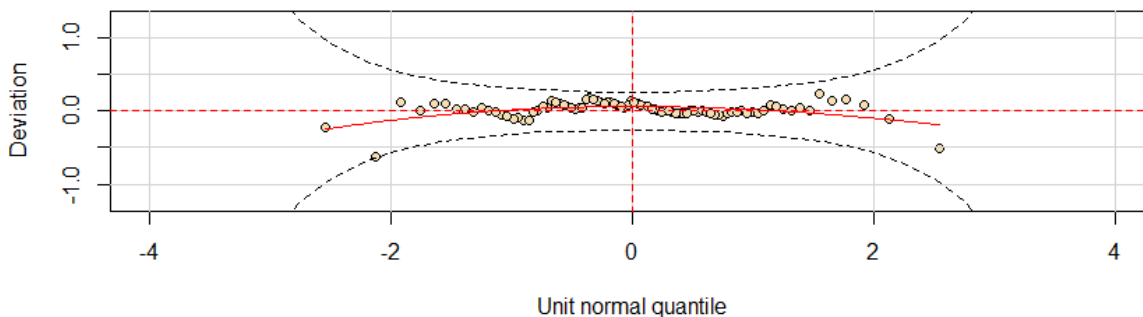


Abb. 3.17: Wormplot zum GAMLSS-Modell für *I. ricinus* Larven auf *Af*

Bei der Modellierung der Daten für *Af* fällt auf, dass die zeitlichen Variablen «Tag» und «Monat» einen hochsignifikanten Effekt auf den Befall mit *I. ricinus* Larven haben. Der Vergleich der Effektstärken dieser beiden Variablen ergibt, dass die zeitlichen Komponenten Monat und der Tag, an dem die Mäuse gefangen wurden, gleich starke Effekte zeigen. Das negative Vorzeichen des Schätzers zum Prädiktor Tag weist darauf hin, dass der Larvenbefall von *Af* zu Beginn des Monats (bzw. des Jahres) höher ausfiel als gegen Ende der Beprobungszeit.

Für die Variable «Geschlecht» wurde kein signifikanter Wert berechnet (geringe Fallzahl), aber auch bei *Af* sind männliche Tiere stärker befallen als weibliche. Hinsichtlich der Standorte zeigt das dritte Fanggebiet (PS) einen signifikanten Einfluss auf den Befall mit Larven. Unter den abiotischen Faktoren ergibt sich für das Sättigungsdefizit in 50 cm Höhe ein signifikanter p-Wert mit positivem Einfluss.

3.2.6 Räumliche und zeitliche Befallsdynamik der Kleinsäuger

Im Folgenden werden die Prävalenzen (Anzahl befallener Tiere in Relation zu Anzahl gefangener Tiere), Abundanzen (Summe der Larven in Relation zu der Anzahl gefangener Mäuse) und Intensitäten (mittlere Befallsrate der befallenen Mäuse) dargestellt. Bei *M. glareolus* wurden dabei neben Werten zu Larven und Nymphen der Art *I. ricinus* noch Werte zu Larven der Art *I. trianguliceps* aufgenommen. Die Befallsdynamik von *M. glareolus* ist in Tabelle 33 auf der nächsten Seite gezeigt.

Im Jahr 2014 lagen die Prävalenzen für *I. ricinus* Larven auf Rötelmäusen im Bereich von 23,53% bis 27,5%, die geringsten Werte im dreijährigen Probenzeitraum. Im zweiten Probenjahr lagen die Prävalenzen in den beiden Habitaten EG und VA deutlich höher als im Vorjahr, im dritten Habitat (PS) aber erneut nur bei 23,08%. In diesem Habitat wurden im letzten Probenjahr dann Prävalenzen von 55% erreicht, was dem höchsten Wert in allen Habitaten im dreijährigen Probenzeitraum entspricht. Trotz der Schwankungen in den Prävalenzen ergaben sich recht einheitliche Werte für die Intensitäten, sie reichten von 2,09 bis 3,83, nur im Habitat PS wurde im letzten Jahr eine Intensität von 8,36 erreicht, allerdings bei einer hohen Standardabweichung.

Die Prävalenzen für Nymphen der Art *I. ricinus* lagen im Jahr 2014 mit 17,65-25,00% im größten beobachteten Bereich, sanken im Jahr darauf auf 7,41-7,69% und erreichten im letzten Jahr mit 3,03 bis 5% die niedrigsten Werte in den drei Jahren. Die Abundanz-Werte sind in den ersten beiden Probejahren in den betreffenden Habitaten ähnlich, nur im letzten Jahr weist der Standort PS eine hohe Abundanz auf, gleiches lässt sich entsprechend über die Intensitäten sagen.

Larven der Art *I. trianguliceps* konnten im ersten Probenjahr nicht auf *M. glareolus* gefunden werden, in den beiden folgenden Jahren ergaben sich Werte zwischen 6,06% und 25%, die höchste Prävalenz konnte am Standort PS im letzten Jahr beobachtet werden. Auch hier zeigten die Intensitäten eher geringe Schwankungsbreite (1,4 - 3,0), nur am Standort PS wurde 2015 eine Intensität von 5,8 erreicht.

		2014			2015			2016		
		EG	VA	PS	EG	VA	PS	EG	VA	PS
Wirte	n	40	8	34	27	12	39	33	8	20
<i>Ixodes ricinus</i>										
Larven	n	35	5	18	23	23	21	28	13	92
Prävalenz	%	27,5	25,00	23,53	40,74	50,00	23,08	36,36	50,00	55,00
Adundanz	$\bar{x} \pm SD$	0,88±2,3	0,63±1,4	0,53±1,5	0,85±1,3	1,92±2,6	0,54±1,3	0,85±1,5	1,63±3,4	4,60±9,3
Intensität	$\bar{x} \pm SD$	3,18±3,5	2,50±2,1	2,25±2,4	2,09±1,1	3,83±2,5	2,33±1,9	2,33±1,8	3,25±4,5	8,36±11,5
Bereich	Min-Max	0-13	0-4	0-8	0-5	0-8	0-6	0-6	0-10	0-39
Nymphen	n	0	2	9	2	0	3	1	0	4
Prävalenz	%		25,00	17,65	7,41		7,69	3,03		5,00
Adundanz	$\bar{x} \pm SD$		0,25±0,5	0,26±0,7	0,07±0,3		0,08±0,3	0,03±0,3		0,20±0,9
Intensität	$\bar{x} \pm SD$		1±0	1,5±0,8	1±0		1±0	1±0		4±0
Bereich	Min-Max		0-1	0-3	0-1		0-1	0-1		0-4
<i>Ixodes trianguliceps</i>										
Larven	n	0	0	0	4	6	29	4	0	7
Prävalenz	%				7,41	16,67	12,82	6,06		25,00
Adundanz	$\bar{x} \pm SD$				0,15±0,6	0,50±1,4	0,74±3,7	0,12±0,5		0,35±0,7
Intensität	$\bar{x} \pm SD$				2,0±1,4	3,0±2,8	5,8±9,7	2,0±1,4		1,4±0,5
Bereich	Min-Max				0-3	0-5	0-23	0-3		0-2

Tabelle 33: Prävalenzen, mittlere (Mean= \bar{x}) Abundanz und mittlere Intensitäten von *I. ricinus* Larven und Nymphen und *I. trianguliceps* Larven auf *M. glareolus* inklusive Standardabweichungen, weiße Felder= keine Daten

Dieser Standort (PS) fällt auch bei Betrachtung der Larven von *I. ricinus* auf der Gelbhalsmaus auf. Hier wurden nur Werte zum Larvenbefall in die Analyse einbezogen, da die Fallzahlen zu Nymphen oder Larven anderer Zeckenarten für ein aussagekräftiges Ergebnis zu gering ausfielen. Die Werte sind in Tabelle 34 auf der nächsten Seite dargestellt.

Im zweiten Probenjahr konnten am Standort PS keine Larven dieser Zeckenart auf den Mäusen beobachtet werden. Die Prävalenzen lagen allgemein höher als bei den Rötelmäusen, es wurden Werte von 16,67% bis 78,57% beobachtet. Beide Werte wurden am Standort VA beobachtet, hier zeigten sich also große Schwankungen. Dafür lagen die Prävalenzen im ersten Jahr an allen Standorten im ähnlichen Bereich, die folgenden Jahre zeigten z.T. sehr unterschiedliche Werte: Das Habitat VA im zweiten die höchste Prävalenz, das Habitat EG eine vergleichbare Prävalenz zu 2014, im dritten Jahr konnten im EG und PS hohe Prävalenzen beobachtet werden, dagegen sank diese am Standort VA auf den niedrigsten beobachteten Wert.

Eine entsprechend größere Spannweite zeigten auch die Werte für die Intensität, von 1,00 bis 9,50. Hinsichtlich Parasitenbefall zeigten sich die Individuen von *A. flavicollis* in Prävalenz und Intensität deutlich heterogener als die von *M. glareolus*.

Dafür ließen sich bei *A. flavicollis* weniger Schwankungen in der Abundanz beobachten, die Werte lagen zwischen 0,17 und 3,80, während bei der Rötelmaus für Larven von *I. ricinus* Abundanzen von 0,53 bis 4,60 beobachtet werden konnten.

		2014			2015			2016		
		EG	VA	PS	EG	VA	PS	EG	VA	PS
Wirte	n	46	27	29	5	14	5	20	6	40
<i>Ixodes ricinus</i>										
Larven	n	59	48	21	19	30	0	41	1	121
Prävalenz	%	47,83	40,74	37,93	40,00	78,57		70,00	16,67	65,00
Adundanz	$\bar{x} \pm SD$	1,28±1,7	1,78±4,7	0,72±1,1	3,80±7,9	2,14±2,6		2,05±2,3	0,17±0,4	3,03±4,9
Intensität	$\bar{x} \pm SD$	2,68±1,4	4,36±6,6	1,91±0,9	9,5±12	2,73±2,7		2,93±2,2	1,00±0	4,65±5,5
Bereich	Min-Max	0-5	0-20	0-4	0-18	0-8		0-8	0-1	0-27

Tabelle 34: Prävalenzen, mittlere (Mean= \bar{x}) Abundanzen und Intensitäten von *I. ricinus* Larven auf *A. flavicollis*, inklusive Standardabweichungen, weiße Felder= keine Daten

Um signifikante Unterschiede zwischen Jahren und Standorten im Hinblick auf Prävalenzen, Abundanzen und Intensitäten im Zeckenbefall der Kleinsäuger festzustellen, wurden Chi-Quadrat-Unabhängigkeitstests für die Analyse der Prävalenzen durchgeführt. Wegen teils geringer Fallzahlen wurden nur Werte zu Larven und Nymphen der Art *Ixodes ricinus* auf den beiden hauptsächlich gefangenen Mäusearten *M. glareolus* und *A. flavicollis* analysiert und der Chi-Quadrat-Test falls nötig mit einem z-Test (post-hoc-Test) erweitert. Für die Analyse der Abundanzen wurde zunächst auf Normalverteilung geprüft. Da weder für Larven noch für Nymphen von *I. ricinus* auf den beiden Mäusearten normalverteilte Daten vorlagen, wurde der Kruskal-Wallis-Test als nichtparametrisches Analyse-Verfahren herangezogen. Ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Standorten, wurde zusätzlich ein paarweiser Vergleich der betreffenden Standorte mit Bonferroni-Korrektur durchgeführt. Die Intensitäten wurden, selbst bei stellenweise vorliegender Normalverteilung, mittels Kruskal-Wallis-Test untersucht, um eine Vergleichbarkeit der Analysen zu erhalten.

Für die Prävalenzen von Larven der Art *Ixodes ricinus* auf Rötelmäusen ergibt sich in keinem der drei Probenjahre ein signifikanter Zusammenhang hinsichtlich der verschiedenen Standorte, die Verteilung der Larven zeigt sich einheitlich. Auch die Analyse der Abundanzen (Kruskal-Wallis-Test) ergibt für *Ixodes ricinus* Larven auf *Mg* keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei Standorten. Die Intensitäten des Befalls mit *I. ricinus* Larven zeigen in keinem Jahr einen signifikanten Zusammenhang zu den verschiedenen Standorten.

Der Befall mit Nymphen von *I. ricinus* zeigt sich heterogener: Im ersten Jahr ergibt der z-Test einen Unterschied in der Prävalenz der Nymphen auf Rötelmäusen zwischen dem Standort EG und den beiden anderen Standorten, im zweiten und dritten Probenjahr lassen sich dagegen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten ermitteln. Die Analyse der Abundanz von Nymphen auf Rötelmäusen ergibt für keines der drei Jahre einen signifikanten Zusammenhang in Bezug auf die Standorte, auch die Überprüfung der Intensitäten ergibt keinen signifikanten Zusammenhang zu einzelnen Standorten.

Die Verteilung der Larven von *I. ricinus* auf *Apodemus flavicollis* weist in Bezug auf die drei beprobten Standorte Unterschiede auf. Im ersten Jahr können keine signifikanten Unterschiede in der Prävalenz festgestellt werden, im Jahr 2015 ergibt der z-Test einen Unterschied zwischen den Standorten VA und PS, der Standort EG zeigt zu keinem der beiden anderen signifikante Unterschiede, im letzten Jahr weist der Standort VA signifikante Unterschiede zu den beiden anderen Standorten (EG und PS) auf. Bei dieser Analyse ist zu berücksichtigen, dass die Fallzahlen für den Befall der Gelbhalsmaus in allen drei Jahren sehr gering sind, so dass nur der z-Test zur Analyse herangezogen werden kann. Die Analyse der Abundanzen mittels Kruskal-Wallis -Test ergibt wie auch der Test auf Signifikanz der Prävalenzen

einen Unterschied im zweiten Jahr zwischen den Standorten VA und PS ($p < 0,029$ nach Bonferroni-Korrektur). Weiterhin zeigt sich ein signifikanter Unterschied im letzten Probenjahr, es unterscheidet sich der Standort VA zu den beiden anderen Standorten EG ($p < 0,047$ nach Bonferroni-Korrektur) und PS ($p < 0,012$ nach Bonferroni-Korrektur). Die Analyse der Intensitäten des Befalls mit *I. ricinus* Larven zeigt auch bei *A. flavicollis* in keinem Jahr einen signifikanten Zusammenhang zu den verschiedenen Standorten.

Die Prävalenz von Nymphen auf Gelbhalsmäusen ergibt ein einheitliches Bild, es zeigen sich im ersten und dritten Probenjahr keine signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten, im zweiten Probenjahr wurden keine Nymphen auf *Af* gefunden. Auch bei der Analyse der Abundanzen wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen den Standorten in den beiden Jahren 2014 und 2016 ermittelt, ebenso ergibt die Analyse der Intensitäten mittels Kruskal-Wallis keine signifikanten Zusammenhänge zu einzelnen Standorten.

Damit zeigt sich für die einzelnen Standorte in den drei Probejahren ein recht einheitliches Bild, da nur wenig signifikante Unterschiede gefunden werden konnten. Für *M. glareolus* lässt sich nur einmal in der Prävalenz der Nymphen von *I. ricinus* ein signifikanter Unterschied ermitteln, bei *A. flavicollis* zeigt der Standort VA in den letzten beiden Probejahren einen signifikanten Unterschied in Prävalenz und Abundanz der Larven zu einem respektive den zwei anderen Standorten, die Analyse des Befalls mit Nymphen ergibt keine signifikanten Unterschiede.

3.2.7 Verteilungsmuster Zecken auf Mäusen

Zahlreiche Untersuchungen (z.B. Perkins et al., 2003, Shaw et al., 1998, Woolhouse et al., 1997) zeigen, dass die Verteilung von Parasiten auf ihren bevorzugten Wirten keiner Normalverteilung folgt, sondern einer „20/80-Regel“ unterliegt: Zwanzig Prozent der Wirte beherbergen achtzig Prozent der Parasiten. Dies entspricht einer rechtsschiefen bzw. negativen Binomialverteilung (Pascal-Verteilung).

Im gesamten dreijährigen Probenzeitraum waren 98 Gelbhalsmäuse und 74 Rötelmäuse mit Larven der Art *I. ricinus* befallen, von Gelbhalsmäusen wurden 340, von Rötelmäusen 258 Larven abgesammelt. Dabei wurden auch wiedergefangene Mäuse in die Analyse einbezogen, da diese Daten die Grundlage der deskriptiven Analyse (siehe Kapitel 3.2.2) bildeten.

Tabelle 35 gibt einen Überblick über Lage- und Streumaße des Befalles mit *I. ricinus* Larven der zwei Mausarten über den gesamten Probenzeitraum.

	<i>M. glareolus</i>	<i>A. flavicollis</i>
Mittelwert	1,17	1,77
SD	3,42	3,44
Varianz/Mittelwert	11,7	11,83
Oberes Konfidenzintervall	1,62	2,26
Unteres Konfidenzintervall	0,71	1,28
Median	0,0	1,0
25%-Quartil	0,0	0,0
75%-Quartil	1,0	2,0

Tabelle 35: Deskriptive Statistik zur Anzahl *I. ricinus* Larven auf *Mg* und *Af*, Lage- (Mittelwert, Median, Quartile) sowie Streumaße (Standardabweichung, Varianz), 95% Konfidenzintervall

Die Verteilung der Larven auf den beiden Mausarten ergibt eine rechtsschiefe Verteilung (Abb. 3.18), auch als negative Binomialverteilung bezeichnet. Sie folgt damit den in der Literatur beschriebenen Verteilungen von Makroparasiten auf Wirten. Zwischen *M. glareolus* und *A. flavicollis* fällt ein geringer Unterschied im Befall auf: Mit einem Mittelwert von 1,17 Larven pro Maus sind Rötelmäuse geringer von *I. ricinus* befallen als Gelbhalsmäuse ($\bar{x} = 1,77$).

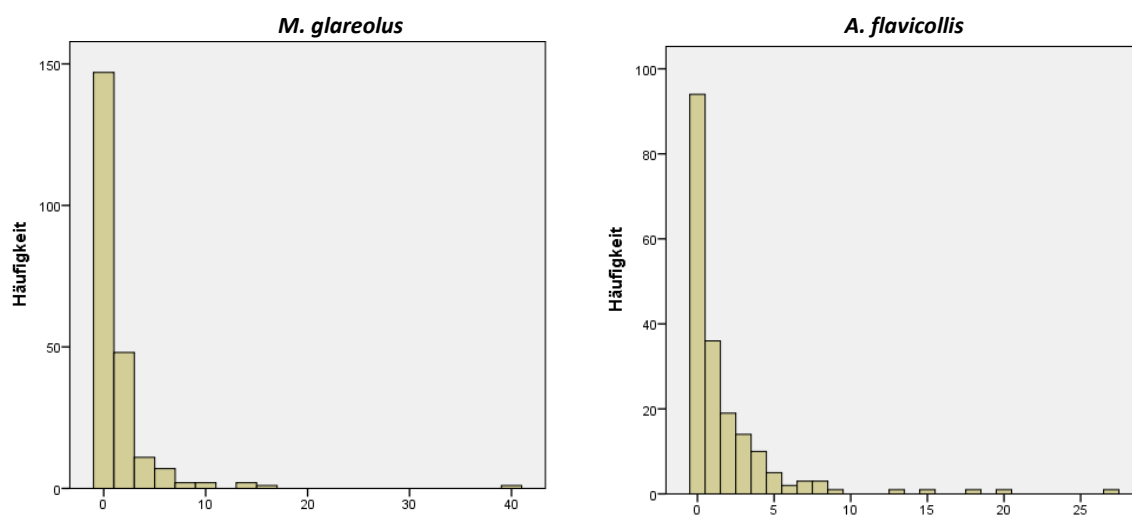


Abb. 3.18: Verteilungsmuster von *I. ricinus* Larven auf *Mg* ($N_{\text{Larven}} = 221$) und *Af* ($N_{\text{Larven}} = 192$), Histogramme

Die Darstellung der Verteilungsmuster als Boxplot (Abb. 3.19) verdeutlicht die ungleiche Verteilung der Larven auf beiden Mäusespezies.

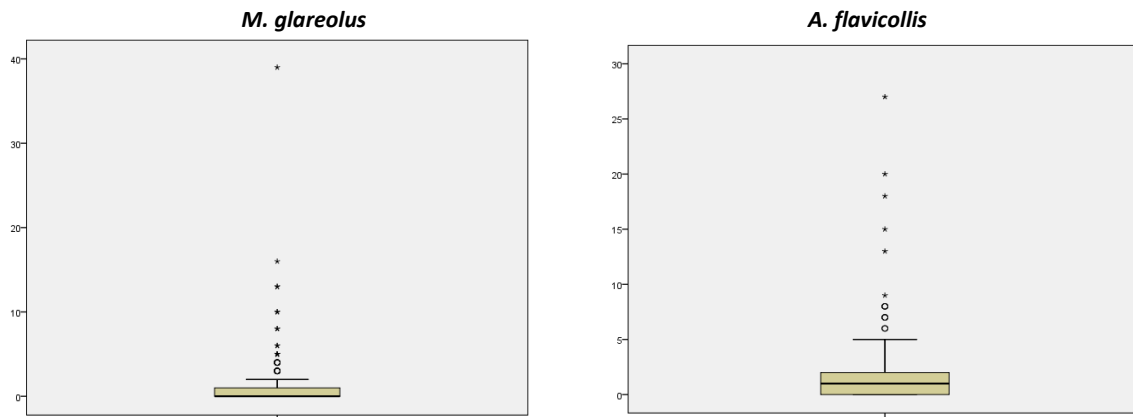


Abb. 3.19: Boxplot zur Häufigkeit von *I. ricinus* Larven auf *Mg* und *Af*, Angaben absolute Anzahl Larven pro Maus

Das Verhältnis von Varianz zu mittlerem Befall (variance to mean ratio, Anderson & Gordon, 1982) gibt Aufschlüsse über potentielle Einflüsse der Aggregation. Liegt der Wert für s^2/\bar{x} bei eins, so hängt die Verteilung der Zecken nicht von speziellen Wirtseigenschaften oder anderen Faktoren ab. Fällt der Quotient größer eins aus, liegt eine dispergierende Verteilung vor, bei der einige wenige Wirte eine hohe Zeckenlast tragen, die Mehrzahl der Wirte aber einen geringen Befall aufweist.

Das Varianz-Mittelwert-Verhältnis für *Mg* liegt bei 10, das für *Af* etwas darunter bei 6,68. Beide Mäusespezies zeigen eine Überdispersion.

3.2.8 Zeckenabundanz und Wirtseigenschaften

Der Parasitenbefall zeigt nicht nur Unterschiede hinsichtlich der Wirtsarten, auch innerhalb der Populationen der jeweiligen Wirtsspezies ergeben sich Unterschiede. So spielen Alter und Geschlecht eine Rolle (Perkins et al., 2003), da Verhalten, physiologische und immunologische Prozesse in Abhängigkeit dieser Faktoren variieren (Shaw et al., 1998). Deshalb wurde die mittlere Befallsrate der beiden hauptsächlich gefangenen Mäusespezies auf signifikante Unterschiede zwischen den beiden Geschlechtern und den drei Altersklassen untersucht. Abbildung 3.20 auf der nächsten Seite zeigt den Befall beider Mausarten mit *I. ricinus* Larven nach Geschlecht der Mäuse.

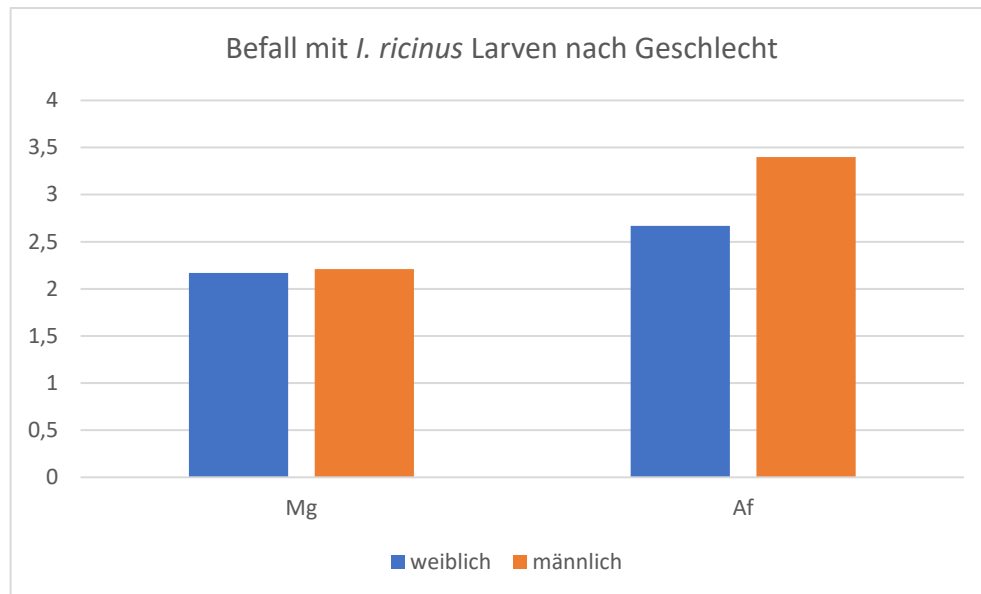


Abb. 3.20: Mittlere Befallsrate *Mg* und *Af* mit Larven von *I. ricinus*, getrennt nach Geschlecht

Die mittlere Befallsrate von Rötelmäusen zeigt bei Larven nur geringfügige Unterschiede hinsichtlich des Geschlechts ($\bar{x}_m=2,21$, $\bar{x}_w=2,17$), bei Gelbhalsmäusen kann ein größerer Unterschied festgestellt werden ($\bar{x}_m=3,40$, $\bar{x}_w=2,67$). Eine Analyse mittels Mann-Whitney-U-Test ergab für beide Mausarten (gesamter Probenzeitraum und alle Standorte) keinen signifikanten Unterschied im Befall der Geschlechter.

Die Analyse hinsichtlich der Altersklassen wurde wegen fehlender Normalverteilung mit dem Kruskal-Wallis-Test durchgeführt und für jede Mausart nach Jahren und Standorten getrennt. Es ergaben sich keine Unterschiede in der mittleren Befallsrate der beiden Mausarten hinsichtlich des Befalls mit *I. ricinus* Larven bezogen auf die Altersklassen.

3.3 Pathogenlast

Die von den Kleinsäugetieren abgesammelten Zecken sowie die wirtssuchenden Zecken von der Vegetation wurden nach Art und Stadium gepoolt (siehe Kapitel 2.6.1) und im Labor auf drei Gruppen von Erregern getestet: *Borrelia burgdorferi* s.l., *Rickettsia* spp. und *Anaplasma phagocytophilum*. Dem positiven Erregernachweis der jeweiligen Zielsequenz durch PCR wurde eine Sequenzierung nach Sanger angeschlossen. Geling für einzelne Proben in dieser keine Differenzierung der Genospezies des jeweiligen Erregers, wurde das Ergebnis für die jeweilige Probe als „spp“ in die Analyse aufgenommen.

3.3.1 Prävalenzen in Zecken auf Kleinsäugetern

Insgesamt wurden 926 Zecken aller Stadien und 5 verschiedener Arten (*I. ricinus*, *I. trianguliceps*, *I. acuminatus*, *D. reticulatus* und *D. marginatus*) auf Pathogene untersucht, bei 44,3% aller untersuchten Proben (N= 327) konnten Pathogene nachgewiesen werden.

Die Prävalenzen für *Rickettsia* spp. (24,8%) und *Anaplasma* spp. (24,2%) zeigten dabei fast gleiche Werte, die Prävalenz für *Bbsl* dagegen lag mit 2,1% deutlich geringer. In den Sequenzierungen konnten zwei verschiedene Spezies aus dem *Bbsl*-Komplex identifiziert werden, in einer Probe *B. afzelii* (0,3%) und in zwei Proben (0,6%) *B. garinii*, die restlichen Proben konnten bis zur Gattung (*Borrelia* spp., 0,3%) bestimmt werden, in 0,9% der PCR-positiven Fälle gelang keine Bestimmung der Genospezies. Es trugen ausschließlich Zecken der Art *I. ricinus* Bakterien der Gattung *Borrelia*.

Hinsichtlich der Prävalenz von Rickettsien konnte die Art *R. helvetica* am häufigsten (14,7%) nachgewiesen werden, weiterhin wurden *R. monacensis* (0,3%) und *R. raoultii* (0,9%) durch Sequenzierung bestimmt (bei 1,5% Bestimmung nur bis zur Gattung *R.spp.*, in 7,3% gelang keine Bestimmung der Spezies durch Sequenzierung). Rickettsien wurden in allen Zeckenarten bis auf *D. reticulatus* nachgewiesen.

Bezüglich des Befalls mit *Anaplasma* konnte in 8,6% der untersuchten Zecken *A. phagocytophilum* eindeutig durch Sequenzierung nachgewiesen werden, bei 43 Proben (13,1%) gelang eine Sequenzierung nur bis zur Gattung, in acht Proben (2,5%) ergab die Sequenzierung keine Ergebnisse. Ein Befall mit *Anaplasma* konnte nur in Zecken der Gattung *Ixodes* nachgewiesen werden.

38,2% der Proben waren mit nur einem Pathogen infiziert, 5,5% der Proben wiesen eine Doppelinfektion auf, in 0,6% der Fälle lag eine Dreifachinfektion vor.

Als Doppelinfektionen konnten bis zur Genospezies die Pathogene *R. helvetica* und *A. phagocytophilum* in einer Probe nachgewiesen werden (adultes Weibchen der Art *I. trianguliceps*). Weiterhin traten die Kombination von *Rickettsia* spp. mit *Anaplasma* spp. auf, *Rickettsia* spp. mit *A. phagocytophilum*, *R. helvetica* mit *Anaplasma* spp. sowie *R. monacensis* mit *Anaplasma* spp.

Hinsichtlich eines Doppelbefalls mit Borrelien konnte in einer Probe (adultes Weibchen der Art *I. ricinus*) ein Befall mit *B. garinii* und *Anaplasma* spp. nachgewiesen werden.

Tabelle 36 und Tabelle 37 geben einen Überblick über detektierte Pathogene in allen untersuchten Pools (N=327), aufgeteilt nach Zeckenarten.

Zeckenart	<i>Borrelia</i>						<i>Anaplasma</i>			
	N (Anzahl Pools)	Nicht infiziert	<i>B. spp.</i>	<i>B. gar- rinii</i>	<i>B. af- zelii</i>	n. sequen- ziert	Nicht infi- ziert	<i>A. spp</i>	<i>A. phagocytophi- lum</i>	n. sequen- ziert
<i>I. rici- nus</i>	229	222	1	2	1	3	156	41	26	6
<i>I. acuminatus</i>	24	24	-	-	-	-	21	2	1	-
<i>I. trianguliceps</i>	50	50	-	-	-	-	47	-	1	2
<i>D. reticulatus</i>	6	6	-	-	-	-	6	-	-	-
<i>D. marginatus</i>	18	18	-	-	-	-	18	-	-	-

Tab. 36: Überblick über Nachweis von *Borrelia* spp. und *Anaplasma* spp. in untersuchten Pools, aufgelistet nach Zeckenart

Zeckenart	<i>Rickettsia</i>						
	N (Anzahl Pools)	Nicht infiziert	<i>R. spp</i>	<i>R. helvetica</i>	<i>R. monacensis</i>	<i>R. raoultii</i>	n. sequenziert
<i>I. ricinus</i>	229	157	3	45	1	2	21
<i>I. acuminatus</i>	24	19	1	1	-	-	3
<i>I. trianguliceps</i>	50	47	1	2	-	-	-
<i>D. reticulatus</i>	6	6	-	-	-	-	-
<i>D. marginatus</i>	18	17	-	-	-	1	-

Tab. 37: Überblick über Nachweis von *Rickettsia* spp. in untersuchten Pools, aufgelistet nach Zeckenart

Die Prävalenzen in den einzelnen Untersuchungsjahren lagen für *Borrelia* spp. zwischen 0% (2015) und 6,4% (2014), im letzten Jahr konnten in 0,7% der untersuchten Zecken Borrelien nachgewiesen werden. Für Rickettsien wurde mit 16,7% die geringste Prävalenz im Jahr 2015 nachgewiesen, die beiden anderen Probenjahre zeigen ähnliche Prävalenzen (2014; 25,5%, 2016: 29,4%). Die Prävalenzen für *Anaplasma* schwanken in den einzelnen Jahren stark. Während im ersten Jahr hohe Werte von 76,6% beobachtet wurden, konnten im zweiten Jahr keine Erreger dieser Art nachgewiesen werden, im dritten Jahr fiel die Prävalenz mit 4,9% gering aus.

Wegen der geringen Prävalenz von Borrelien in den untersuchten Zecken, bezieht sich die weitere Darstellung auf die beiden hauptsächlich nachgewiesenen Gattungen *Rickettsia* und *Anaplasma*.

Abbildung 3.21 gibt einen Überblick über die in den verschiedenen Zeckenarten nachgewiesenen Pathogene in den drei Probejahren, getrennt nach Untersuchungsgebieten. Die Prävalenz wurde auf Basis positiver Proben in Relation zur Gesamtzahl aller Proben berechnet.

Für beide Pathogen-Gattungen gilt, dass sie überwiegend in Zecken der Art *I. ricinus* nachgewiesen wurden, andere Zeckenarten spielen für diese Pathogene an den untersuchten Standorten eine untergeordnete Rolle. *Rickettsia* spp. wird in dieser Untersuchung in vier verschiedenen Zeckenarten nachgewiesen, wobei die Standorte sehr unterschiedliche Zusammensetzungen zeigen: Am Standort EG tragen neben *I. ricinus* auch *I. acuminatus* und *I. trianguliceps* zum Zyklus des Pathogens bei, am Standort VA noch *I. trianguliceps*, am Standort PS können Rickettsien ebenfalls in *I. acuminatus* als auch in *D. marginatus* nachgewiesen werden. Bezüglich *I. ricinus* zeigt sich, dass die Prävalenz in Larven sehr hoch ist, Nymphen als auch adulte Weibchen tragen weniger Pathogene.

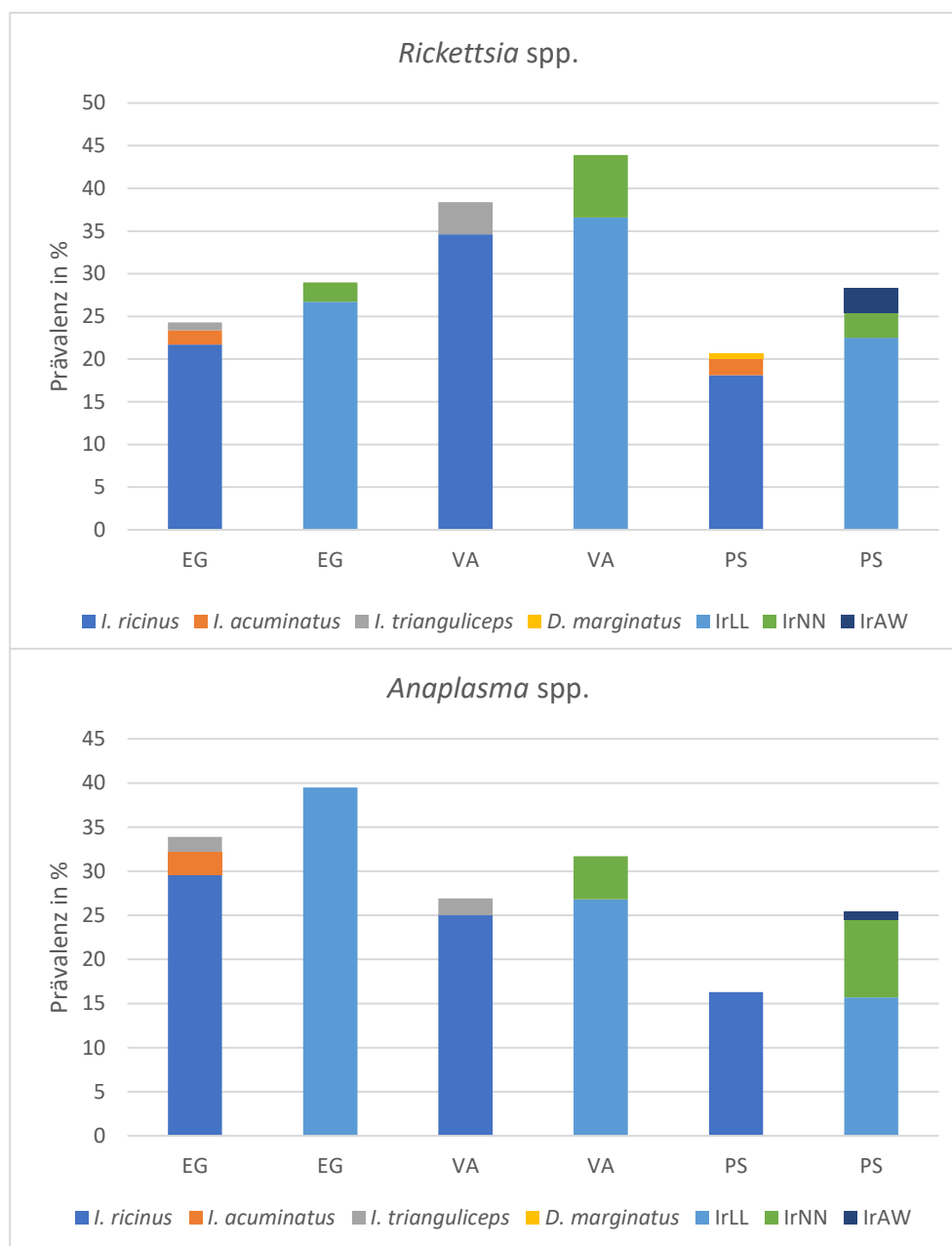


Abb. 3.21: Überblick über die Prävalenzen (%) der beiden hauptsächlich detektierten Pathogene *Rickettsia* spp und *Anaplasma* spp in Zecken aller Stadien auf allen Kleinsäugetern über drei Jahre (2014-2016), getrennt nach Standorten (EG, VA und PS); Prävalenzen für alle analysierten Stadien von *I. ricinus* (IrLL=Larve, IrNN=Nymphen, IrAW=adulte Weibchen)

Für *Anaplasma* spp. zeigt sich am Standort EG ein ähnliches Muster, hier tragen *I. ricinus*, *I. acuminatus* und *I. trianguliceps* zum Zyklus des Pathogens bei, am Standort VA lässt sich *Anaplasma* spp. nur in *I. ricinus* nachweisen, am Standort PS ebenfalls nur in dieser Zeckenart. Hinsichtlich der Stadien von *I. ricinus* lassen sich an allen drei Standorten die höchsten Prävalenzen in Larven beobachten, an den Standorten VA und PS tragen auch Nymphen und adulte Weibchen das Pathogen.

Um Aussagen über Unterschiede zwischen der Pathogenlast der abgesammelten Zecken und dem Probenjahr oder dem Standort treffen zu können, wurde der Chi-Quadrat-Test auf Basis der gepoolten

Proben (=Vials) durchgeführt. Dieser ergab für den Vergleich aller drei Jahre im Hinblick auf die Prävalenz mit **Rickettsien** keinen signifikanten Unterschied. Vergleicht man die Standorte über alle drei Probenjahre, so ergibt sich ein signifikanter Unterschied ($\chi^2_2= 6.7$, $p=0.035$), der sich durch Fishers Exakten Test auf einen signifikanten Unterschied zwischen Standort VA und PS ($p=0.016$) zurückführen lässt. Die Standorte wurden im Weiteren für jedes einzelne Probenjahr analysiert.

Im ersten Probenjahr ergibt sich für alle drei Standorte ein hochsignifikanter Unterschied ($\chi^2_2= 13.7$, $p=0.001$), Fishers Exakter Test verweist auf einen Unterschied zwischen VA und EG ($p=0.001$) und auf einen zwischen VA und PS ($p= 0.008$), d.h. der Standort VA unterscheidet sich signifikant von allen anderen. Auch im zweiten Jahr kann bei der Rickettsien-Prävalenz ein signifikanter Unterschied ($\chi^2_2= 12.3$, $p=0.002$) zwischen allen Standorten festgestellt werden, Fishers Exakter Test ergibt einen hochsignifikanten Unterschied zwischen VA und PS ($p=0.002$), sowie EG und PS ($p=0.003$), für den Vergleich zwischen EG und VA lässt sich kein signifikanter Unterschied feststellen. In diesem Jahr unterscheidet sich also der dritte Standort, PS, von den beiden anderen. Im dritten Probenjahr lässt sich zwischen den Standorten kein signifikanter Unterschied in der Prävalenz von Rickettsien feststellen.

Für die Prävalenz von **Anaplasma** ergab sich beim Vergleich aller drei Probenjahre ein hochsignifikanter Unterschied ($\chi^2_2= 198.7$, $p<0.001$). Der Vergleich von jeweils zwei Probejahren zeigte für das erste und zweite als auch das erste und dritte Jahr hochsignifikante Unterschiede (Fishers Exakter Test $p < 0.001$), das zweite und dritte Jahr unterscheiden sich signifikant ($p=0.045$).

Werden alle Standorte über die drei Probenjahre verglichen, so ergibt sich ebenfalls ein signifikanter Unterschied ($\chi^2_2= 11.7$, $p<0.003$), Fishers Exakter Test stellt heraus, dass sich der Standort EG von PS ($p=0.001$) hochsignifikant unterscheidet, die anderen Vergleiche ergeben keine Signifikanz. Untersucht man die drei Standorte in den einzelnen Probejahren, ergibt sich im ersten Jahr ein knapp signifikanter Unterschied zwischen EG und VA (Fishers Exakter Test $p=0.049$) und ein signifikanter Unterschied zwischen EG und PS ($p=0.01$), zwischen VA und PS lässt sich kein signifikanter Unterschied feststellen. In diesem Jahr unterscheidet sich also der erste Standort EG von den beiden weiteren. Im zweiten Jahr konnte *Anaplasma* spp. in keiner der von Mäusen abgesammelten Zecken nachgewiesen werden, im dritten Jahr ergibt der Vergleich aller Standort mittels Chi-Quadrat-Test keine signifikanten Unterschiede, beim Vergleich von je zwei Standorten zeigt sich im z-Test ein Unterschied zwischen EG und PS, Fishers Exakter Test liefert in diesem Fall wegen zu geringer Fallzahlen kein verlässliches Ergebnis.

In weiteren Analysen wurde auf signifikante Unterschiede in der Pathogen-Prävalenz zwischen verschiedenen Zeckenstadien getestet. Um aussagekräftige Ergebnisse zu erhalten, wurden nur Zecken der Art *I. ricinus* mit dem Larval- und dem Nymphenstadium in diese Analyse einbezogen und die beiden Pathogene *Rickettsia* spp. und *Anaplasma* betrachtet.

Für *Rickettsia* spp. ergeben sich weder bei Betrachtung aller drei Standorte über drei Probenjahre noch bei Analyse einzelner Jahre oder Standorte signifikante Unterschiede in der Prävalenz der beiden Stadien. Auch für *Anaplasma* spp. ergeben sich keine signifikanten Unterschiede in der Prävalenz, nur am Standort EG im ersten Probenjahr zeigt die Analyse einen Signifikanz-Wert (Exakter Test nach Fisher, $p=0.059$), der knapp oberhalb des Signifikanz-Niveaus liegt. Bei der Interpretation der Ergebnisse ist die geringe Fallzahl zu berücksichtigen (siehe Kapitel 3.1.4).

3.3.2 Prävalenzen *Rickettsia* spp. und *Anaplasma* spp. in Zecken von *M. glareolus* und *A. flavicollis*

Da *M. glareolus* und *A. flavicollis* in der vorliegenden Untersuchung diejenigen Kleinsäuger-Spezies darstellen, die am häufigsten von Zecken befallen waren, soll die Prävalenz der untersuchten Pathogene für diese beiden Spezies gesondert dargestellt werden.

Abbildung 3.22 gibt einen Überblick über die Prävalenz von *Rickettsia* spp. in allen Zeckenarten, die auf Rötelmäusen und Gelbhalsmäusen in den drei Jahren, getrennt nach Standorten, gefunden wurden.

Rickettsien konnten auf *Mg* in vier Zeckenarten nachgewiesen werden, die höchsten Prävalenzen wiesen an allen Standorten Zecken der Art *I. ricinus* auf. Die Standorte EG und PS zeigten eine größere Vielfalt an verschiedenen Zeckenarten, in denen Rickettsien nachgewiesen werden konnten, am Standort VA wurden Rickettsien nur in *I. ricinus* und *I. trianguliceps* detektiert. An diesem Standort zeigen die Nymphen von *I. ricinus* vergleichsweise hohe Prävalenzen (15,8%), am Standort PS spielen auch adulte Zecken (Weibchen) eine Rolle im Pathogen-Zyklus.

In Zecken, die von Gelbhalsmäusen abgesammelt wurden, konnten *Rickettsia* spp. nur in zwei Arten, *I. ricinus* und *I. acuminatus*, detektiert werden, wobei dieses Pathogen nur am Standort EG auch in Zecken der Art *I. acuminatus* nachgewiesen wurde. An allen anderen Standorten konnte es ausschließlich in *I. ricinus* detektiert werden. Dabei zeigen die Larven dieser Zeckenart an allen Standorten die höchsten Prävalenzen, in adulten Zecken wurden keine Rickettsien nachgewiesen.

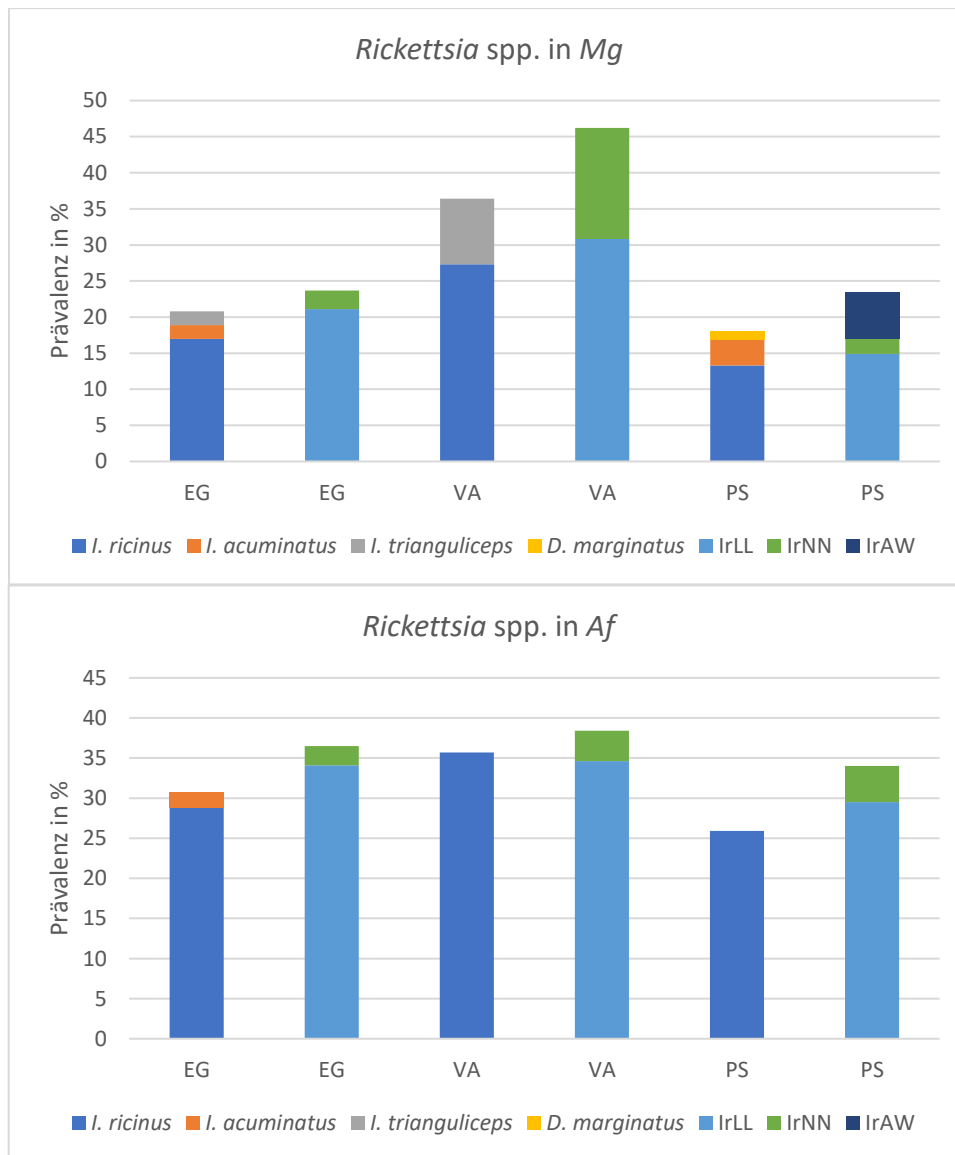


Abb. 3.22: Überblick über die Prävalenzen (%) von *Rickettsia* spp in Zecken aller Stadien auf *Mg* und *Af* über drei Jahre (2014-2016), getrennt nach Standorten (EG, VA und PS); Prävalenzen für alle analysierten Stadien von *I. ricinus* (IrLL=Larve, IrNN=Nymphen, IrAW=adulte Weibchen) über drei Jahre, getrennt nach Standorten

Über den gesamten Probenzeitraum liegen die Prävalenzen für *Rickettsia* spp. in Gelbhalsmäusen an allen Standorten höher als in Rötelmäusen. Für alle drei Standorte lässt sich beobachten, dass Zecken der Art *I. ricinus* und das Larvenstadium dieser Art die höchsten Prävalenzen aufweisen.

Die weitere Analyse wurde deshalb auf Larven- und Nymphenstadium der Art *I. ricinus* beschränkt.

Tabelle 38 (auf der nächsten Seite) gibt einen Überblick über Prävalenzen getrennt nach Jahren und Standorten. Gezeigt wird die maximale Infektionsrate (Max. IR) als Anzahl der positiv getesteten Larven (Produkt aus positiven Proben und Anzahl der Larven pro Probe) durch die Anzahl der insgesamt getesteten Larven und die minimale Infektionsrate (Min. IR) als Quotient aus positiven Proben durch Gesamtanzahl der getesteten Larven. Nymphen wurden im Labor einzeln analysiert.

M. glareolus							
Larven				Nymphen			
	infiziert	analysiert	Max. IR in %	Min. IR in %	infiziert	analysiert	%
2014							
EG	0	35	0	0			
VA	4	5	80,0	40,0	2	2	100
PS	0	18	0	0	1	9	11,1
2015							
EG	11	23	47,8	17,4	1	2	50,0
VA	9	18	50,0	11,1			
PS	0	21	0	0	0	3	0
2016							
EG	13	28	46,4	14,3	0	1	0
VA	10	13	76,9	15,4			
PS	85	92	92,4	7,6	0	4	0
A. flavicollis							
Larven				Nymphen			
	infiziert	analysiert	Max. IR in %	Min. IR in %	infiziert	analysiert	%
2014							
EG	17	59	28,8	6,8	1	1	100
VA	42	48	87,5	12,5	1	2	50,0
PS	4	21	19,1	4,8	0	1	0
2015							
EG	18	19	94,7	10,5			
VA	14	30	46,7	10,0			
PS							
2016							
EG	22	41	53,7	21,9	0	2	0
VA	0	1	0	0			
PS	76	121	62,8	9,9	2	7	28,6

Tab. 38: Prävalenzen *Rickettsia* spp. in *I. ricinus* von *Mg* und *Af*, maximale Infektionsrate (Max.IR) und minimale Infektionsrate (Min.IR), Nymphen einzeln analysiert; weiße Felder = keine abgesammelten Larven oder Nymphen

Im ersten Probenjahr konnten von Rötelmäusen nur am Standort VA mit Rickettsien infizierte Larven und Nymphen der Art *I. ricinus* abgesammelt, am Standort PS wurde eine infizierte Nymphe gefunden. Im zweiten Jahr wurden nur am Standort PS keine Rickettsien nachgewiesen, dafür liegen die Prävalenzen im dritten Jahr in den Larven an allen Standorten hoch. Das dritte Probenjahr nimmt hinsichtlich der Rickettsien-Prävalenz eine Sonderstellung ein. Die niedrigen Werte für die minimale IR lassen sich durch eine geringe Anzahl positiver Proben bei einer hohen Anzahl analysierter Larven ($N_{EG}=28$, $N_{PS}=92$) erklären.

In Larven, die von Gelbhalsmäusen abgesammelt wurden, liegen die Prävalenzen 2014 an allen Standorten höher. Im zweiten Jahr liegen sie für Standort EG höher, am Standort VA geringfügig niedriger als in den Larven von Rötelmäusen, für den Standort PS lassen sich wie bei *Mg* keine Rickettsien nachweisen. Das dritte Jahr fällt durch sehr hohe Prävalenzen am Standort EG und PS auf, die für den Stand-

ort PS liegen unter denen, die in Larven auf *Mg* beobachtet wurden. Die niedrigen Werte für die minimalen Infektionsraten ergeben sich am Standort PS im ersten Jahr durch nur eine positive Probe, im dritten Jahr durch die hohe Anzahl untersuchter Larven.

Zusammenfassend lässt sich beobachten, dass die Prävalenz von Rickettsien in Zecken auf Gelbhalsmäusen an den verschiedenen Standorten höher liegt als in denen auf Rötelmäusen, nur der Standort VA fällt hier im zweiten Probenjahr geringfügig heraus, im dritten Jahr lassen sich gar keine Rickettsien an diesem Standort nachweisen. Im dritten Jahr lässt sich auch am Standort PS eine geringere Rickettsien-Prävalenz in Zecken auf Gelbhalsmäusen nachweisen als in Larven und Nymphen auf Rötelmäusen. Das dritte Probenjahr und der Standort VA scheinen also eine Sonderstellung einzunehmen, die diskutiert werden muss.

Die weitere statistische Analyse bezieht sich auf das Larven- und Nymphenstadium der Art *I. ricinus* und wurde für beide Mausarten, *Mg* und *Af*, getrennt durchgeführt. Dabei konnten weder über die drei Probenjahre noch an den verschiedenen Standorten signifikante Unterschiede in der Prävalenz von Larven oder Nymphen festgestellt werden. Auch ein Vergleich der Rickettsien-Prävalenzen (Larven und Nymphen) im Hinblick auf die beiden Spezies *Mg* und *Af* ergab weder für die Analyse der einzelnen Jahre noch einzelner Standorte signifikante Unterschiede.

Ebenso wurden *Mg* und *Af* auf signifikante Unterschiede in den Prävalenzen von *Rickettsia* spp. in Bezug auf Geschlecht und Alter der Mäuse untersucht. Es ergaben sich keine signifikanten Unterschiede in den Prävalenzen der Larven und Nymphen, die von Rötelmäusen abgesammelt wurden.

Bei den Larven, die von Gelbhalsmäusen abgesammelt wurden, lässt sich durch Fishers Exakten Test ein Wert von $p=0.059$ bei dem Vergleich beider Geschlechter ermitteln. Da die Anzahl männlicher Mäuse ($N=24$), von denen infizierte Larven abgesammelt wurden, höher liegt als die weiblicher Mäuse ($N=12$), lässt sich der signifikante p -Wert dahingehend deuten, dass männliche Individuen höhere Rickettsien-Prävalenzen im Larvalstadium aufweisen als weibliche.

Die Analyse der Altersklassen ergab keine signifikanten Unterschiede. Die Prävalenzen von *Rickettsia* spp. in Nymphen zeigen keine signifikanten Unterschiede.

Bakterien der Art ***Anaplasma*** wurden auf Rötelmäusen nur in zwei Zeckenarten nachgewiesen, *I. ricinus* und *I. trianguliceps*, am Standort PS wurden diese Pathogene nur in *I. ricinus* detektiert. Für diesen Standort fällt weiterhin auf, dass Nymphen die höchste Prävalenz (17%) aufwiesen und adulte Weibchen diesen Erreger tragen.

In Zecken auf Gelbhalsmäusen wurde *Anaplasma* spp. nur in zwei Zeckenarten gefunden, am Standort PS sogar ausschließlich in *I. ricinus*. An allen drei Standorten weist das Larvenstadium von *I. ricinus* die höchsten Prävalenzen auf, am Standort EG werden Anaplasmen ausschließlich in Larven (56,1%) detektiert. Ein Befall adulter Stadien von *I. ricinus* konnte nicht beobachtet werden.

Auch für *Anaplasma* spp. liegen die Prävalenzen bei *Af* höher als bei *Mg*, *I. ricinus* ist bei beiden Mäusespezies die Zeckenart, die die größten Prävalenzen aufweist und das Larvalstadium ist das am stärksten von diesem Erreger befallene. Dieses Pathogen wird aber in der vorliegenden Untersuchung auf Gelbhalsmäusen von einer geringeren Vielfalt an Zeckenarten übertragen als *Rickettsia* spp (Abb. 3.23).

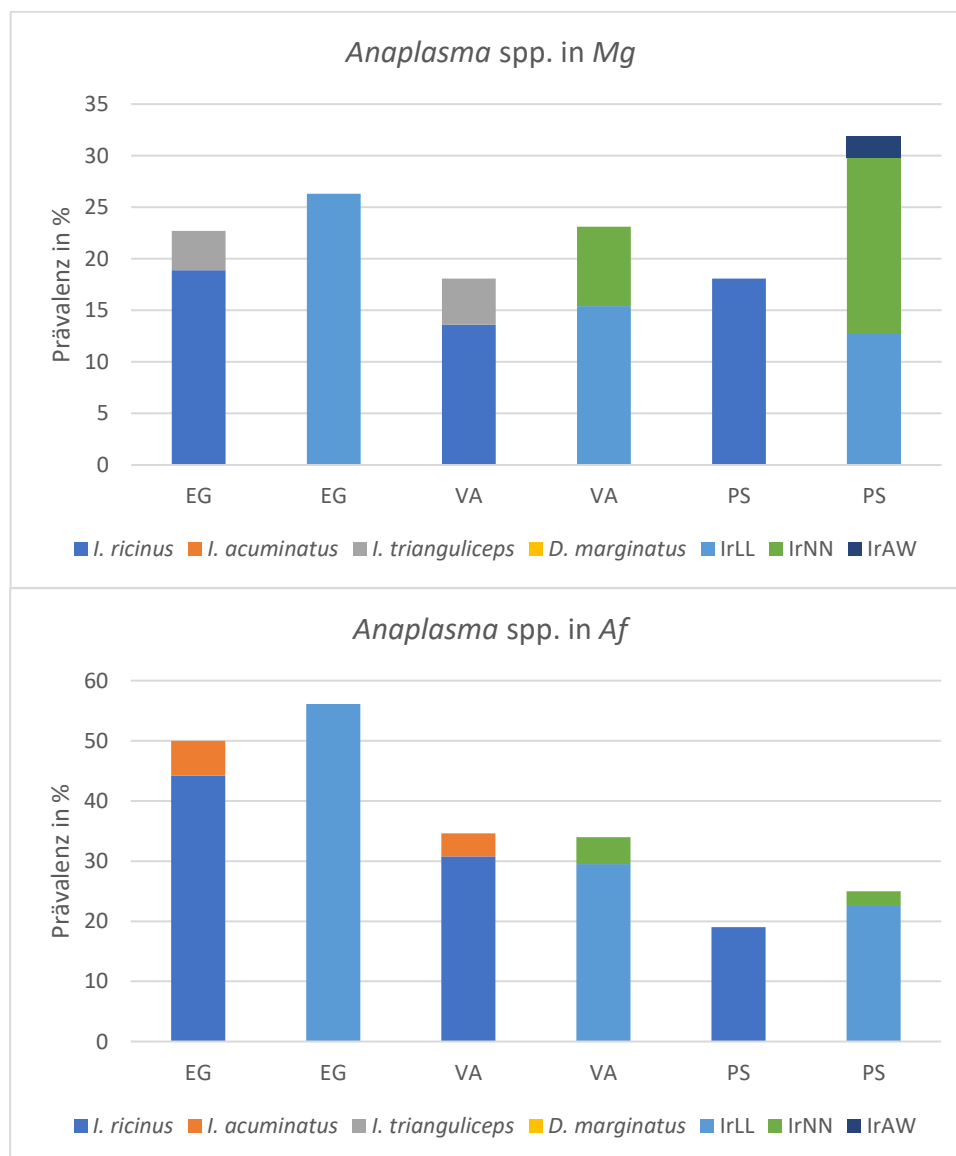


Abb. 3.23: Überblick über die Prävalenzen (%) von *Anaplasma* spp in Zecken aller Stadien auf *Mg* und *Af* über drei Jahre (2014-2016), getrennt nach Standorten (EG, VA und PS); Prävalenzen für alle analysierten Stadien von *I. ricinus* (IrLL=Larve, IrNN=Nymphe, IrAW=adulte Weibchen) über drei Jahre, getrennt nach Standorten

Tabelle 39 gibt einen Überblick über Prävalenzen von *Anaplasma* spp. getrennt nach Jahren und Standorten. Für Larven werden maximale und minimale Infektionsrate angegeben, Nymphen wurden einzeln analysiert.

<i>M. glareolus</i>							
Larven				Nymphen			
	infiziert	analysiert	Max. IR in %	Min. IR in %	infiziert	analysiert	%
2014							
EG	34	35	97,1	28,6			
VA	5	5	100	40	1	2	50,0
PS	15	18	83,3	33,3	8	9	88,9
2015							
EG	0	23	0	0	0	2	0
VA	0	18	0	0			
PS	0	21	0	0	0	3	0
2016							
EG	0	28	0	0	0	1	0
VA	0	13	0	0			
PS	0	92	0	0	0	4	0
<i>A. flavicollis</i>							
Larven				Nymphen			
	infiziert	analysiert	Max. IR in %	Min. IR in %	infiziert	analysiert	%
2014							
EG	59	59	100	37,3	0	1	0
VA	11	48	22,9	16,7	1	2	50,0
PS	20	21	95,2	42,9	0	1	0
2015							
EG	0	19	0	0			
VA	0	30	0	0			
PS							
2016							
EG	1	41	2,4	2,4	0	2	0
VA	0	1	0	0			
PS	2	121	1,7	0,82	0	7	0

Tab. 39: Prävalenzen *Anaplasma* spp. in *I. ricinus* von *Mg* und *Af*, maximale Infektionsrate (Max.IR) und minimale Infektionsrate (Min. IR), Nymphen einzeln analysiert; weiße Felder = keine abgesammelten Larven oder Nymphen

Die *Anaplasma*-Prävalenzen der von Rötel- und Gelbhalsmäusen abgesammelten Larven und Nymphen zeigen sich heterogen. In Rötelmäusen sind sie nur im ersten Jahr an allen drei Standorten in hohem Prozentsatz (Max.IR_{EG}=97,1%, Max.IR_{VA}=100%, Max.IR_{PS}=83,3%) nachzuweisen, in Nymphen am Standort VA und PS. In den von Gelbhalsmäusen abgesammelten Larven von *I. ricinus* lassen sich Rickettsien im ersten Jahr an allen Standorten und dritten Jahr an zwei Standorten (EG und PS) nachweisen, wobei die Prävalenzen an den Standorten EG und PS im ersten Jahr hoch liegen (Max.IR 100% bzw. 95,2%), im dritten Jahr an beiden Standorten gering ausfallen. Am Standort VA lassen sie sich in einer Nymphe nachweisen, ansonsten konnten sie in diesem Stadium nicht weiter beobachtet werden. Damit zeigen diese Erreger ein saisonales Auftreten, im ersten Probenjahr lassen sie sich in hohen Prä-

valenzen in den Larven nachweisen, in den beiden Folgejahren kaum. Da dieses Muster für beide Mäusespezies beobachtet werden kann, scheint keine Wirtspräferenz vorzuliegen und es ergibt sich die Frage, inwieweit *Mg* und *Af* als Reservoirwirte für diesen Pathogenzyklus eine Rolle spielen.

Bezüglich der Prävalenz von *Anaplasma* in Larven oder Nymphen der Art *I. ricinus* ergeben sich bei Rötelmäusen weder zwischen einzelnen Jahren noch an verschiedenen Standorten signifikante Unterschiede. Für die Zeckenstadien, die von *Af* abgesammelt wurden, ergibt sich am Standort EG im ersten Probenjahr ein signifikanter Unterschied (Fishers Exakter Test, $p = 0.043$), für alle weiteren Standorte auch im Vergleich der Probenjahre lässt sich kein signifikanter Wert feststellen. Ein Vergleich der Prävalenzen in beiden Mäusespezies, *Mg* und *Af*, im ersten und dritten Probenjahr und hinsichtlich der drei Standorte ergab keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Kleinsäuger-Spezies.

Überprüft man die Prävalenz von *Anaplasma* spp. in Larven oder Nymphen von Rötelmäusen auf signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern oder den drei Altersklassen, lassen sich keine Signifikanzen nachweisen.

Bei den Larven, die von Gelbhalsmäusen abgesammelt wurden, lässt sich weder bei den Geschlechtern noch bei den Altersklassen ein signifikanter Unterschied feststellen. Die Fallzahl der befallenen Nymphen fiel für eine Analyse auf Signifikanz zu gering aus.

3.3.3 Statistische Modelle zur Pathogenlast in Zecken von Kleinsäufern

Um einen Einblick in verschiedene intrinsische und extrinsische Faktoren, die die Pathogenlast in Zecken von Kleinsäufern beeinflussen, zu erhalten, wurden GAMLSS-Modelle erstellt, analog zu der Vorgehensweise bezüglich der Zeckenabundanz auf Kleinsäufern (Kapitel 3.2.5). Datengrundlage für die verschiedenen Modelle bildeten die Larven und Nymphen, die von *Mg* und *Af* abgesammelt wurden. Da *Rickettsia* spp. und *Anaplasma* spp. die Pathogene darstellen, die am häufigsten nachgewiesen wurden, wurden die Modelle auf diese beiden Erreger-Arten bezogen und das Vorkommen des jeweiligen Erregers als abhängige Variable definiert (binäre abhängige Variable). Bei der Überprüfung der Verteilungsfunktion wurde deshalb um die Binomialverteilung erweitert. Für alle Modelle erwies sich diese als die geeignete Verteilungsfunktion (kleinster AIC-Wert). Die Korrelationsanalyse der unabhängigen Variablen zeigte keine Multikollinearität, so dass spezifische Eigenschaften der Mäuse (Geschlecht und Gewicht), zeitliche Faktoren (Tag, Monat, Jahr), räumliche Faktoren (Standort), der Befall mit Larven respektive Nymphen sowie mögliche Ko-Infektionen (Larve und Nymphe gleichzeitig an einem Kleinsäuger saugend) als unabhängige Variablen in die Modelle aufgenommen werden konnten. Da die Datenlage zur Anzahl von Nymphen auf *Mg* und *Af* sehr gering ausfiel, wurde sie in den Modellen als kategoriale Variable definiert und als dichotomer Faktor (Vorkommen oder nicht) verwendet.

Weiterhin wurde das jeweilige Modell auf die Verwendung von Glättungsfunktionen bei metrischen unabhängigen Variablen überprüft und die Auswahl der Glättungsfunktion (cubic splines=cs oder penalized beta splines=pb) angepasst. Tabelle 40 zeigt das finale Modell für Rickettsien-Prävalenzen in Larven und Nymphen (*I. ricinus*) auf *M. glareolus* und *A. flavicollis*, Abbildung 3.24 das trendbereinigte Q-Q-Diagramm zum Modell.

GAMLSS Modell <i>Rickettsia</i> spp in IrLL und IrNN von <i>Mg</i> und <i>Af</i>				
Verteilung: Binomial				
Art des Modells: Rickettsien.01 ~ Jahr.f + Geschlecht + Standort + cs(IrLL),				
Link-Funktion Mu: log				
Freiheitsgrade: 10; N=201				
Koeffizienten Mu				
	Schätzer	SE	t-Wert	p-Wert
Intercept	-1.99	0.43	-4.71	<0.001***
Jahr 2	0.01	0.50	0.03	0.979
Jahr 3	1.35	0.42	3.25	0.0014**
Geschlecht, männlich	0.55	0.36	1.53	0.13
Standort VA	0.82	0.47	1.73	0.08
Standort PS	-0.61	0.40	-1.52	0.13
cs(IrLL)	0.08	0.03	2.84	0.005**
AIC: 228.98	Deviance: 208.98		SBC: 262.01	

Tabelle 40: Finales GAMLSS-Modell für *Rickettsia* spp. in *I. ricinus* Larven (IrLL) Nymphen (IrNN) auf *Mg* und *Af*, Schätzer für alle Variablen angegeben, mit Standardfehlern (SE), Kennzeichnung der Signifikanzen: ***< 0.001, **<0.01, *< 0.05

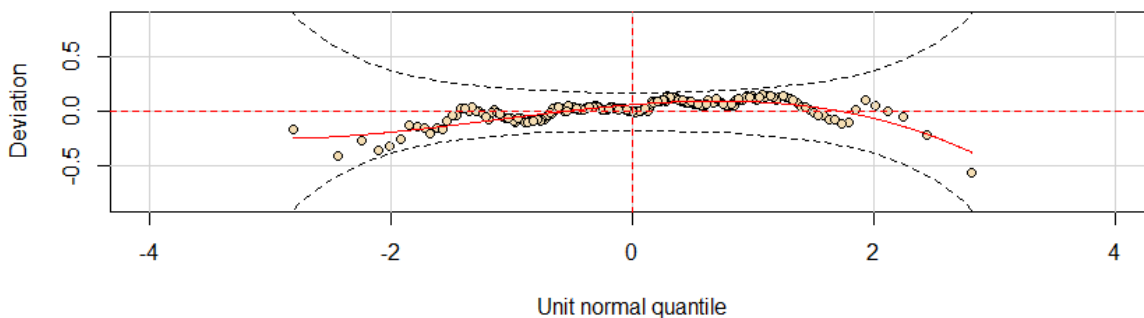


Abb. 3.24: Wormplot zum GAMLSS-Modell für *Rickettsia* spp. in *I. ricinus* Larven und Nymphen auf *Mg* und *Af*

Das Diagramm zum Wormplot (Abb. 3.24) zeigt eine gute Passung des beschriebenen Modells für die Verteilung der Daten, es liegen keine systematischen Abweichungen vor.

Für das Vorkommen von **Rickettsien** in Larven und Nymphen von *I. ricinus* auf den beiden Mäusespezies *Mg* und *Af* zeigt sich ein signifikanter Unterschied im dritten Probenjahr zum ersten Jahr. Damit lässt sich auch in diesem Modell die Sonderstellung des Jahres 2016 nachweisen. Weiterhin zeigt der Schätzer für die Variable «Geschlecht», dass die Wahrscheinlichkeit männlicher Mäuse (beider Spezies)

eine mit Rickettsien infizierte Larve oder Nymphe zu tragen, höher ist als die weiblicher Tiere. Allerdings ist dieser Geschlechterunterschied nicht signifikant ($p=0.13$).

Das negative Vorzeichen im Schätzer zum Standort PS lässt sich dahingehend deuten, dass die Wahrscheinlichkeit für das Vorkommen des Pathogens in den Zeckenstadien an diesem Standort geringer ausfällt als an den anderen beiden Standorten. Auch diese Beobachtung kann allerdings nicht als signifikant nachgewiesen werden ($p=0.13$). Am Standort VA dagegen zeigen sich tendenziell mehr Pathogene als an den anderen Standorten (Schätzer 0.82, $p=0.08$).

Die Variable «Anzahl der *I. ricinus* Larven/Wirt» wurde mittels cubic splines geglättet und zeigt einen signifikant positiven Einfluss auf die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens von *Rickettsia* spp. in den Zecken auf *Mg* und *Af*. Das heißt, bei mehr Larven pro Wirt ist die Wahrscheinlichkeit für das Vorkommen von Pathogenen signifikant erhöht.

Erreger der Art *Anaplasma* spp. ließen sich nur im ersten und im dritten Jahr in den von Kleinsäugetieren abgesammelten Zecken nachweisen. Die schwankende Fallzahl führte bei Einbeziehung aller drei Jahre zu hohen Standardfehlern im Modell, so dass für das finale Modell die Jahre 2015 und 2016 zusammengefasst betrachtet und dem Jahr 2014 gegenübergestellt wurden. Der Faktor Jahr (Jahr_cod.f) hat somit nur zwei Ausprägungen im Modell (Tabelle 41).

GAMLSS Modell <i>Anaplasma</i> spp in IrLL und IrNN von <i>Mg</i> und <i>Af</i>				
Verteilung: Binomial				
Art des Modells: <i>Anaplasma.01</i> ~ Jahr_cod.f + Gewicht + Standort + IrNN.01,				
Link-Funktion Mu: log				
Freiheitsgrade: 6; N=201				
Koeffizienten Mu				
	Schätzer	SE	t-Wert	p-Wert
Intercept	1.03	1.20	0.85	0.394
Jahr_cod.f2	-7.00	1.02	-6.85	<0.001 ***
Gewicht	0.10	0.06	1.72	0.087
Standort VA	-2.09	0.98	-2.12	0.035*
Standort PS	-0.62	0.89	-0.70	0.486
IrNN (0/1)	-1.68	0.75	-2.23	0.027 *
AIC: 83.56	Deviance: 71.56		SBC: 103.38	

Tabelle 41: Finales GAMLSS-Modell für *Anaplasma* spp. in *I. ricinus* Larven (IrLL) Nymphen (IrNN) auf *Mg* und *Af*, Schätzer für alle Variablen angegeben, mit Standardfehlern (SE), Kennzeichnung der Signifikanzen:

***< 0.001, **<0.01, *< 0.05

Die Jahre zwei und drei zeigen einen hochsignifikanten p-Wert mit negativem Schätzer, die Wahrscheinlichkeit für einen Befall mit *Anaplasma* spp. war im ersten Probenjahr, 2014, also signifikant höher als in den beiden letzten Jahren. Ebenso lässt sich ein Einfluss der Standorte nachweisen. Standort VA zeigt eine signifikant niedrigere Wahrscheinlichkeit ($p=0.035$) für Befall mit Anaplasmen als der

erste Standort (EG). Für den dritten Standort wird kein signifikanter Wert ermittelt, der negative Schätzer (-0.62) weist aber auf eine geringere Wahrscheinlichkeit für *Anaplasma*-Befall der Zecken hin als am Standort EG. Auch für das Vorkommen von Nymphen wird ein signifikanter p-Wert ermittelt ($p=0.027$). Der negative Schätzer verweist darauf, dass die Wahrscheinlichkeit für den Nachweis von *Anaplasma* in Larven von Kleinsäugetieren abnimmt, wenn Nymphen vorhanden sind. Die Variable «Gewicht» zeigt keinen signifikanten Einfluss im Modell, der Schätzer fällt sehr gering aus. Das Gewicht der Kleinsäugetiere hat also keinen signifikanten Einfluss auf den Anaplasmen-Befall der abgesammelten Zecken.

Abbildung 3.25 zeigt das Diagramm zum Worm Plot für das Modell zu *Anaplasma* spp. in Larven und Nymphen von *I. ricinus* beider Mausarten, *Mg* sowie *Af*. Da alle Abweichungen innerhalb der beiden Konfidenzintervalle liegen, ist das Modell für die Verteilungsform der Daten passend.

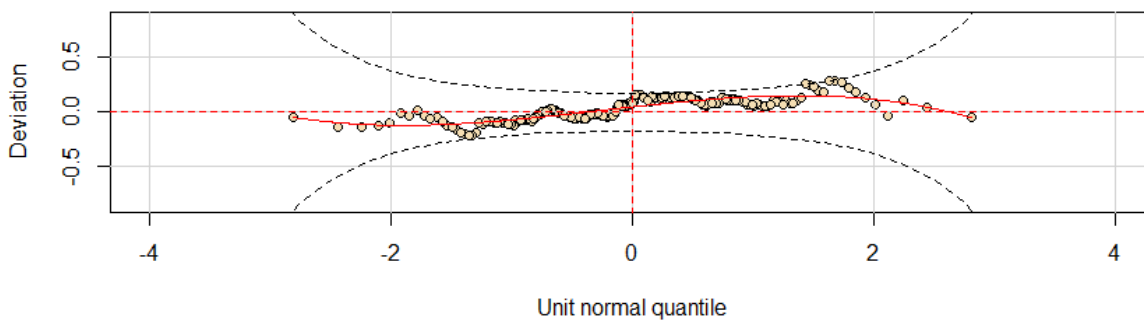


Abb. 3.25: Wormplot zum GAMLSS-Modell für *Anaplasma* spp. in *I. ricinus* Larven und Nymphen auf *Mg* und *Af*

3.4 Wirtssuchende Zecken auf der Vegetation

Neben der Beprobung von Kleinsäugetieren wurden an den drei Standorten EG, VA und PS Zeckenstadien mittels Flaggen von der Vegetation abgesammelt. Da alle drei Standorte von Waldwegen begrenzt waren, wurde auf angrenzenden Waldwegen geflaggt, und, um einen Vergleich zum jeweiligen Standort ziehen zu können, zusätzlich noch auf der Laubstreu (siehe Kapitel 2.4.2).

Die Art *Ixodes ricinus* konnte am häufigsten auf der Vegetation beobachtet werden, es wurden 50 Larven, 226 Nymphen, 22 weibliche und 24 männliche Zecken abgesammelt. Weiterhin wurden zwei Nymphen der Art *I. acuminatus* gefunden und ein männliches Individuum der Art *Dermacentor reticulatus*. Da hauptsächlich Individuen der Art *I. ricinus* gefunden wurden, bezieht sich die weitere Analyse ausschließlich auf diese Zeckenart.

Um jahreszeitliche Schwankungen der wirtssuchenden Zecken zu untersuchen, wurden alle von *I. ricinus* geflaggt Stadien unabhängig von der Stelle, an der geflaggt wurde (Waldweg oder Laubstreu)

und für alle Habitate zusammengefasst und die drei Beprobungsjahre gegenübergestellt. Abbildung 3.26 zeigt das Vorkommen der geflaggt Zecken von 2014-16.

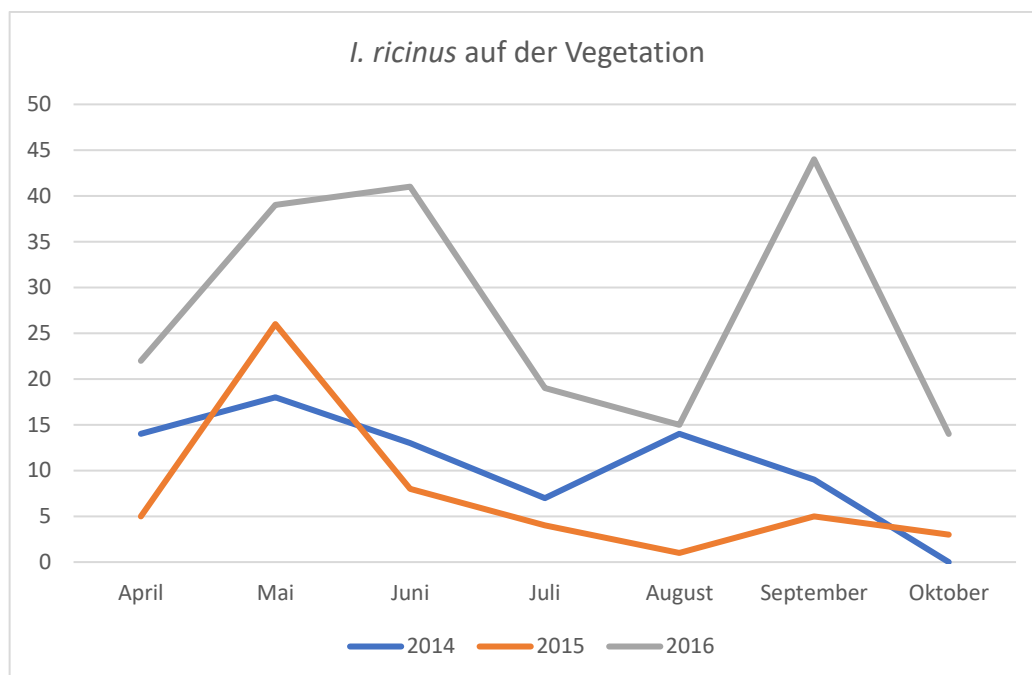


Abb. 3.26: Geflaggt Individuen der Art *I. ricinus* aller drei Standorte in drei Jahren, absolute Anzahl

Auch wenn in den drei Jahren sehr unterschiedliche Anzahlen wirtssuchender Individuen festgestellt wurden, zeigen alle drei Jahre ein annähernd zweiphasiges Muster mit einem Anstieg im Frühjahr (April-Mai) einem Rückgang der Aktivität in den Sommermonaten (Juni-Juli) gefolgt von einem erneuten Anstieg (September). Dabei ist der Anstieg der Aktivität im Frühjahr in allen drei Probejahren deutlich zu erkennen. Im ersten Probenjahr wurden insgesamt die wenigsten Zecken von der Vegetation abgesammelt, hier beginnt das zweite Aktivitätsmaximum bereits im August, im Oktober konnten keine Zecken mehr abgesammelt werden. Im zweiten Jahr ist ein deutlicher Anstieg der Aktivität im Mai zu beobachten, im September dagegen werden nur wenige Individuen gefunden. Das dritte Jahr zeigt zwei deutliche Höhepunkte der Zeckenaktivität, wobei im September verhältnismäßig viele Larven auf der Flagge gefunden wurden, was den starken Anstieg in diesem Monat erklärt.

Wie bereits dargestellt, war das am häufigsten auf der Vegetation zu findende Stadium das der Nymphe. Gerade Nymphen stellen für den Menschen das größte Risiko hinsichtlich Zecken übertragener Pathogene dar (Strnad et al., 2020, Vassallo et al., 2000, Wirtz, 2001) und die Erfassung dieses Stadiums lässt Rückschlüsse auf die Rolle der Kleinsäuger als Reservoirwirte im Zyklus der Pathogene zu. Für den Menschen korreliert z.B. das Lyme-Borreliose Risiko einer Region mit der Dichte der Nymphen, wobei diese starken Schwankungen unterliegt (Satz, 2010). Abbildung 3.27 zeigt die Verteilung der geflaggt Nymphen im dreijährigen Probenzeitraum für alle Standorte.

Am Standort EG konnte witterungsbedingt im Oktober 2014 kein Flaggen durchgeführt werden, ebenso am Standort VA im Mai und Oktober 2014, im August 2015 sowie Juni und Juli 2016, am Standort PS fand im Juli 2014, Juni 2015 und Oktober 2016 kein Flaggen statt.

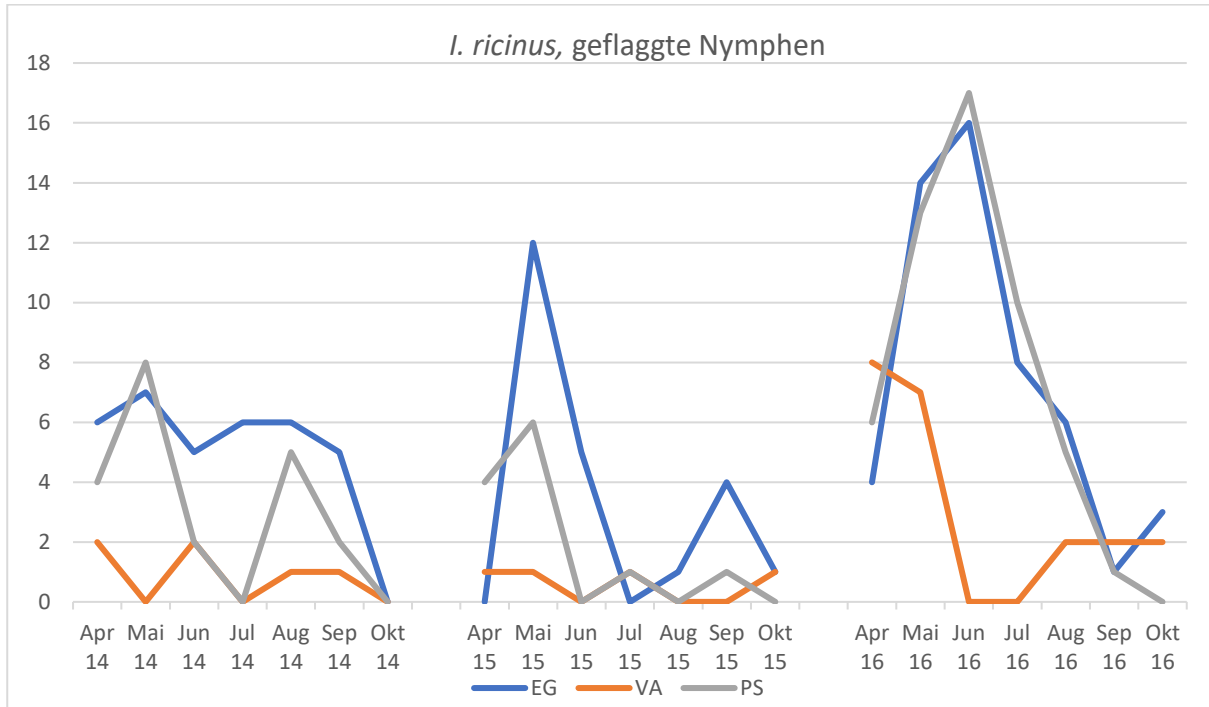


Abb. 3.27: Geflaggte Nymphen (*I. ricinus*) von drei Standorten (EG, VA und PS) in drei Jahren (2014-16), absolute Anzahl

Es lässt sich bei einem Vergleich der drei Jahre kein einheitliches Muster erkennen, während die Anzahl der Nymphen im ersten Probenjahr gering ausfällt, zeigt sich im zweiten Jahr im Frühjahr ein deutlicher, im Herbst ein geringerer Anstieg, im dritten Jahr lässt sich an zwei Standorten ein deutlicher Anstieg im Frühsommer (Juni) erkennen, ein weiteres Maximum fehlt in diesem Jahr.

Die Standorte EG und PS zeigen eine ähnliche Verteilung der Nymphenanzahl in den drei Probejahren. Im Frühjahr der ersten beiden Probenjahre erreicht die Anzahl ein erstes Maximum (Mai) um in den folgenden beiden Monaten abzusinken. Am Standort EG bleibt die Anzahl im Jahr 2014 dann stabil, im Oktober war kein Absammeln möglich (s.o.). 2015 steigt die Zahl der abgesammelten Nymphen ab August nochmal an, erreicht im September einen zweiten Höhepunkt (N=4), der aber deutlich unter dem des Frühjahres (N=12) liegt und sinkt dann zum Oktober ab. Am Standort PS sinkt die Anzahl im Juni (kein Flaggen im Juli), es folgt ein zweiter Anstieg im August (N=5), zum Oktober fällt die Zahl auf Null. Nach einem ersten Höhepunkt im Mai 2015 (N=6) bleibt die Zahl der beobachteten Nymphen an diesem Standort für den Rest des Jahres gering. Der Verlauf der beobachtenden Nymphen in den beiden Habitaten ähnelt sich im Jahr 2016 sehr stark: Von April bis Juni erfolgt ein stetiger Anstieg, danach werden an beiden Standorten wieder weniger Nymphen beobachtet, nur am Standort EG erfolgt zum

Oktober hin nochmal ein geringer Anstieg, am Standort PS war im Oktober witterungsbedingt kein Flaggen möglich. Generell liegen die Zahlen der beobachteten Nymphen in diesem Jahr deutlich über denen aus den beiden vorangegangenen Jahren. Die Zahl der beobachteten Nymphen im dritten Habitat, VS, zeigt nur im Juni 2014 einen leichten Anstieg, danach bleiben die Zahlen auf niedrigem Niveau, auch im Jahr 2015. Erst zu Beginn des Jahres 2016 ist ein Anstieg (N=8) zu beobachten, in den Monaten Juni und Juli konnten witterungsbedingt keine Zecken respektive Nymphen abgesammelt werden, zum August steigt die Anzahl leicht und bleibt bis Oktober auf diesem Niveau (N=2).

3.5 Larven auf Kleinsäufern im Vergleich zu geflaggtten Nymphen

Die adäquate Methode, um die Aktivität von Larven zu erfassen, ist das Absammeln von Kleinsäuger-Wirten (Littwin, 2016), Nymphen werden dagegen durch Flaggen besser erfasst. In der vorliegenden Studie zeigten die Nymphen Aktivitätsmaxima im Frühjahr (Mai-Juni) und einen Abfall in der Aktivität in den Sommermonaten (Ausnahme bilden der Standort EG im ersten Jahr und der Standort VA 2014/15). Larven wurden dagegen vor allem in den Sommermonaten (Juli und August) von Kleinsäufern abgesammelt.

Ein Vergleich der Larvenanzahl auf Kleinsäufern des einen Jahres mit der Anzahl der wirtssuchenden Nymphen im folgenden Jahr (Abb. 3.28, folgende Seite) ermöglicht es, den Einfluss von Kleinsäufern auf die Entwicklung der Zeckenpopulation einzuschätzen.

Für den Standort EG ergibt sich im Vergleich des ersten zum zweiten Probenjahr ein Zusammenhang: Ende 2014 kann die höchste Anzahl an Larven von *Mg* und *Af* abgesammelt werden, die auf den Wirten eine Blutmahlzeit eingenommen haben. Diese Nahrungsaufnahme ermöglicht die Entwicklung zum nächsten Stadium, der Nymphe. Dieses Stadium ist zu Beginn der Jahres 2015 in hoher Anzahl zu finden. Allerdings lässt sich dieses Muster für das folgende Jahr nicht bestätigen. Die Anzahl der blutsaugenden Larven ist Ende 2015 eher gering, dafür lassen sich im Frühjahr 2016 hohe Werte für wirtssuchende Nymphen beobachten.

Für den Standort VA lässt sich kein Muster feststellen, die Anzahl der Nymphen zeigt starke Schwankungen und lässt sich nicht mit der Larvenanzahl in Zusammenhang bringen. Lediglich die Larven auf den Kleinsäufern zeigen Aktivitätsmaxima in den Sommermonaten.

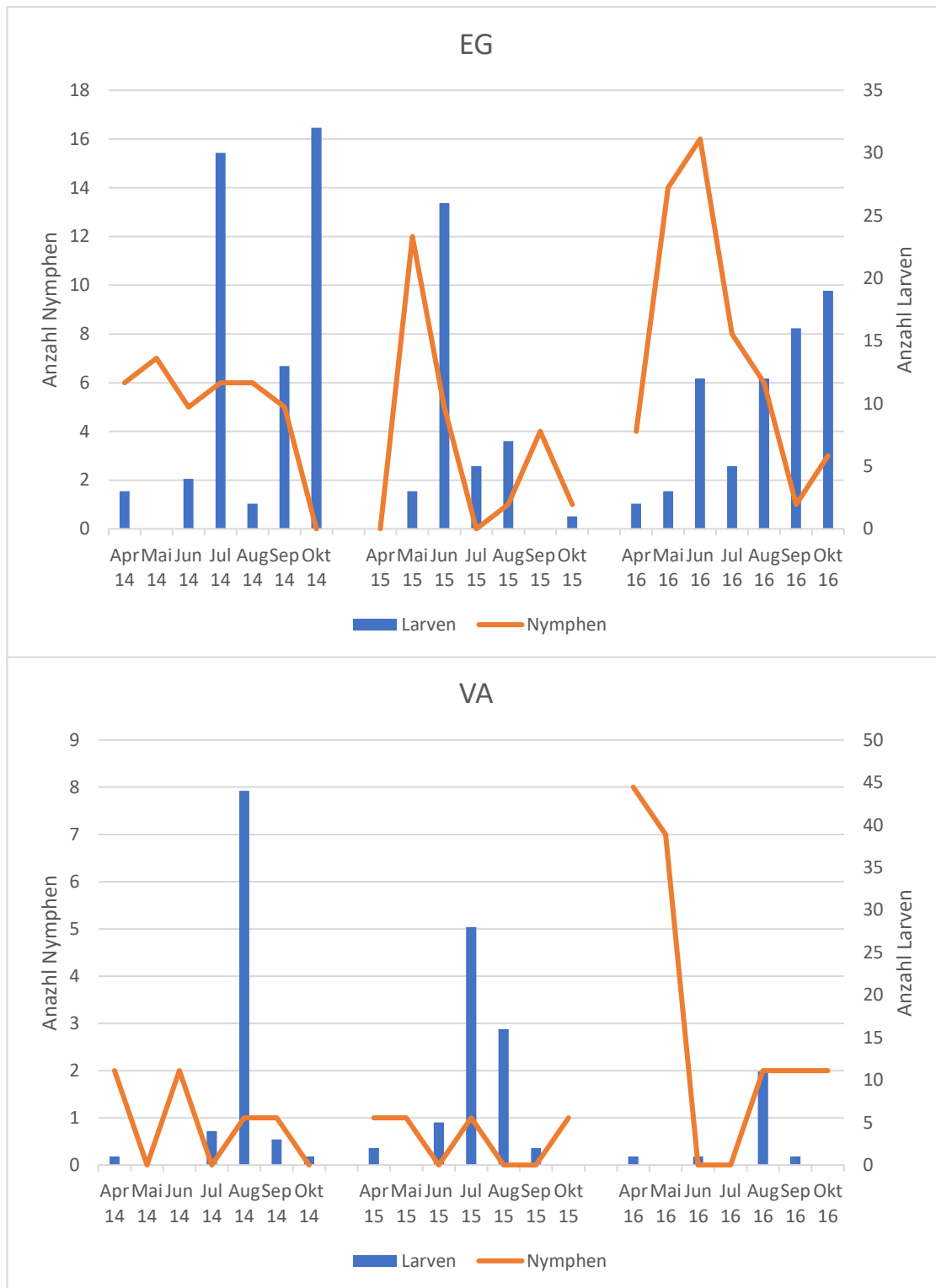


Abb. 3.28: Vergleich der jahreszeitlichen Abundanz von geflagten Nymphen (100m²) und Larven von *I. ricinus* auf den Kleinsäugerspezies *Mg* und *Af* an zwei Standorten, EG und VA, von 2014 bis 2016; Nymphen durch rote Linie, Larven durch blaue Balken repräsentiert

Der Standort PS zeigt zwar für die Nymphen ein typisches Aktivitätsmuster mit hoher Anzahl an wirtssuchenden Nymphen im Frühjahr, aber auch an diesem Standort lässt sich kein Zusammenhang zwischen der Anzahl der Larven aus dem Vorjahr mit der Anzahl der Nymphen des Folgejahres ableiten. Gerade Ende 2015 ist die Anzahl der blutsaugenden Larven gering, während die Anzahl der wirtssuchenden Nymphen im Folgejahr extrem hoch ist.

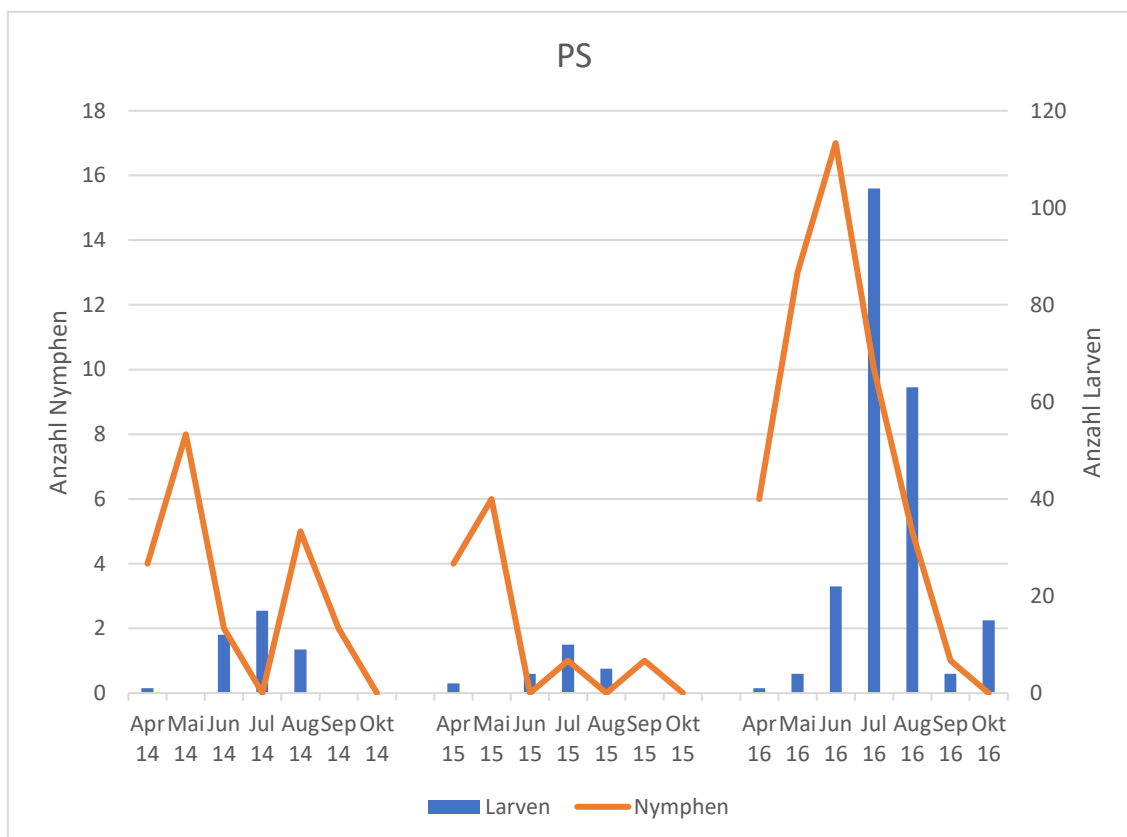


Abb. 3.29: Vergleich der jahreszeitlichen Abundanz von geflaggt Nymphen (100m²) und Larven von *I. ricinus* auf den Kleinsäugerspezies *Mg* und *Af* am Standort PS, von 2014 bis 2016; Nymphen durch rote Linie, Larven durch blaue Balken repräsentiert

3.6 Analyse wirtssuchender Zecken

3.6.1. Wirtssuchende Zecken in verschiedenen Habitaten

Die geflaggt Zecken wurden hinsichtlich eines Unterschiedes im Vorkommen am Waldweg (WW) und auf der Laubstreu (LS) an den einzelnen Standorten untersucht. Dabei beziehen sich die folgenden Angaben, wie in den bisherigen Darstellungen auch, nur auf das Nymphenstadium der am häufigsten geflaggt Art *I. ricinus*.

Abbildung 3.30 gibt eine Übersicht über die geflaggt Nymphen im Dreijahreszeitraum aufgeteilt nach Vorkommen am Waldweg und auf der Laubstreu.

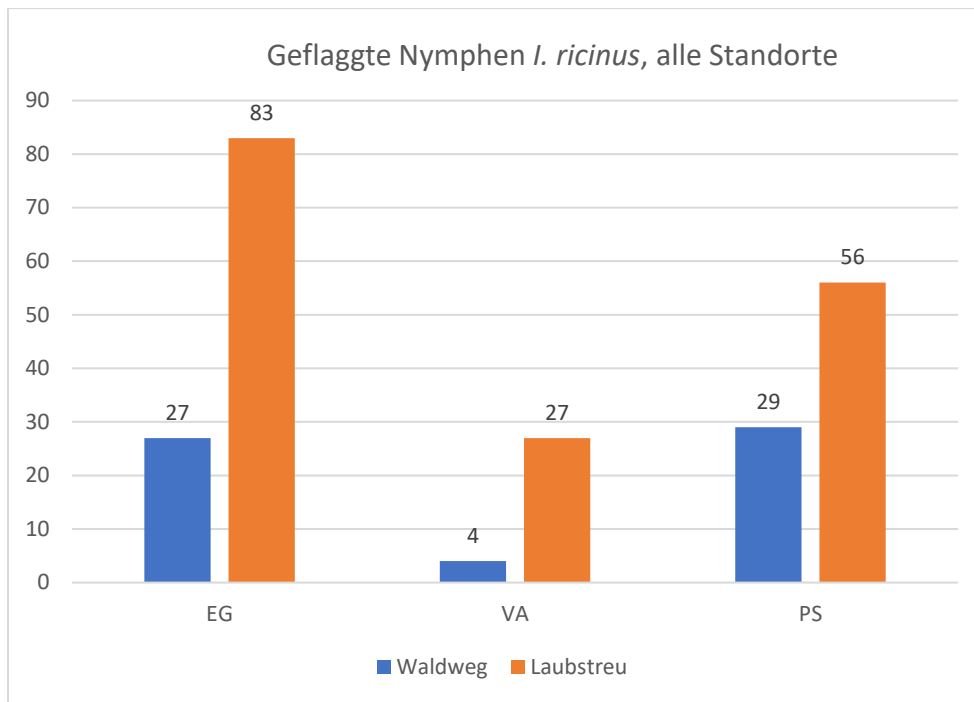


Abb. 3.30: Häufigkeiten geflaggte Nymphen von *I. ricinus* an drei Standorten, getrennt nach Waldweg und Laubstreu, absolute Anzahl

Die Verteilung der Nymphen zeigt, dass im Dreijahreszeitraum an allen drei Standorten mehr Nymphen von der Laubstreu abgesammelt wurden als von der Vegetation am Waldweg. Dabei liegt am Standort VA der größte Unterschied in der Anzahl vor (87,1% Nymphen auf der Laubstreu).

Zur Analyse möglicher Unterschiede der beiden geflaggt Gebiete (WW/LS) an den einzelnen Standorten wurde der Mann-Whitney-U-Test verwendet und bei einer Gruppengröße <10 die exakte Signifikanz berichtet. Die Untersuchung beschränkt sich aufgrund der geringen Fallzahlen auf einzelne Standorte und Probenjahre, eine Unterscheidung in Monate wurde nicht getroffen.

Am Standort EG konnten in allen drei Probejahren als auch in einzelnen Jahren keine signifikanten Unterschiede im Vorkommen der Nymphen am Waldweg oder auf der Laubstreu festgestellt werden. Am Standort VA ergeben sich für den ganzen Probenzeitraum Unterschiede zwischen Waldweg und Laubstreu ($p=0,016$), die Häufigkeit der von der Laubstreu abgesammelten Nymphen ($N=22$) liegt höher als die der am Waldrand abgesammelten ($N=9$), so dass das deskriptive Ergebnis (siehe Abb. 3.30) bestätigt wird. Der Vergleich im ersten Jahr ergibt einen schwach signifikanten Unterschied zwischen WW und LS ($p=0,048$), auch hier werden mehr Nymphen ($N=8$) von der Laubstreu gesammelt als vom Waldrand ($N=4$). Die beiden weiteren Probenjahre unterscheiden sich hinsichtlich des Vorkommens von Nymphen an WW oder LS nicht.

Am dritten Standort PS ergibt sich für den gesamten Probenzeitraum ein schwach signifikanter Unterschied ($p=0,048$; $N_{\text{Laubstreu}}=29$, $N_{\text{Waldweg}}=26$), die ersten beiden Probenjahre unterscheiden sich nicht, im

dritten Probenjahr lässt sich ein signifikanter Unterschied ($p=0,06$) zwischen Laubstreu und Waldweg feststellen, wobei die Fallzahl Laubstreu ($N=10$) unter der des Waldweges ($N=15$) liegt.

Als nächstes wurden Unterschiede in den abgesammelten Nymphen am Waldweg zwischen den einzelnen Standorten untersucht. Dazu wurde ein Kruskal-Wallis-Test durchgeführt, mit Analyse homogener Subsets.

Für den Dreijahreszeitraum ergibt sich zwischen den drei beprobten Standorten (EG, VA, PS) kein signifikanter Unterschied, auch der Vergleich einzelner Probenjahre zeigt keinen Unterschied.

Die Erweiterung des Datensatzes um den vierten Standort (Sandbuckel, SB) im zweiten Probenjahr (Kapitel 2.3) und die anschließende Analyse ergibt ebenfalls keinen signifikanten Unterschied im Vorkommen der Nymphen am Waldweg.

Ebenso lassen sich bei entsprechenden Vergleichen der geflaggtten Nymphen von *I. ricinus* auf der Laubstreu zwischen den Standorten über alle drei Jahre, einzelne Jahre und unter Hinzuziehen des vierten Standortes im zweiten Probenjahr keine signifikanten Unterschiede ermitteln.

Damit ergibt sich zwischen dem Standort mit hohem Rehwildaufkommen (EG) und den anderen Standorten kein Unterschied im Vorkommen der Nymphen auf der Vegetation am Waldweg oder auf der Laubstreu.

Zusätzlich wurden Unterschiede im Verhältnis der geflaggtten Nymphen am Waldweg und auf der Laubstreu mittels Kruskal-Wallis-Test untersucht. Die beprobten Gebiete (WW oder LS) lagen so weit voneinander entfernt, dass die erhaltenen Werte als unabhängige Variablen behandelt wurden.

Es ergaben sich nur bei einem Vergleich aller drei Standorte über drei Probenjahre signifikante Unterschiede zwischen dem Standort VA und PS ($p=0,012$).

Der Vergleich der drei Standorte in jeweils einem Probenjahr und der Vergleich eines Standortes über drei Probenjahre ergaben keine signifikanten Unterschiede.

Wie schon in Kapitel 3.1.4 erwähnt, spielt der Stichprobenumfang bei der Ermittlung signifikanter p -Werte eine Rolle. Da die Fallzahlen bei den geflaggtten Nymphen gerade innerhalb eines Probenjahres gering ausfallen können, wurde zusätzlich das Effektstärkemaß für alle Standort-Vergleiche im gesamten Probenzeitraum und in den einzelnen Jahren berechnet. Dies ermöglicht eine Bewertung der Analysen auch bei geringem Stichprobenumfang.

Die Effektstärke (Betrag Z/\sqrt{N}) für einen Vergleich über alle drei Probenjahre zeigt für EG und VA einen mittleren bis starken Effekt ($r_s=0,49$), für VA und PS einen starken Effekt ($r_s=0,58$), für EG und PS dagegen einen schwachen Effekt ($r_s=0,15$). Für den zweiten Standort (VA) lassen sich also starke Effekte in den Unterschieden nachweisen.

Wird nur das erste Probenjahr (2014) betrachtet, ergibt der Vergleich von Standort EG mit VA einen starken Effekt ($r_s=0,50$), ebenso wie der Vergleich von VA mit PS ($r_s=0,58$), der zwischen EG und PS dagegen nur einen schwachen ($r_s=0,09$). Auch im zweiten Probenjahr ergeben sich bei den beprobten Standorten zweimal starke Effekte im Vergleich des Standortes VA mit anderen, einmal im Vergleich zu EG ($r_s=0,58$) und zu PS ($r_s=0,54$), die anderen Vergleiche zeigen schwache bis mittlere Effektstärken. Im dritten Probenjahr stellt nur der Vergleich zwischen VA und PS einen starken Effekt heraus ($r_s =0,62$), die anderen Effektstärken liegen im schwachen bis mittleren Bereich.

Damit zeigt der zweite Standort (VA) in allen Probejahren und im Vergleich zu verschiedenen anderen Standorten häufig starke Effekte.

3.6.2 Korrelationsanalyse zu wirtssuchenden Zecken und abiotischen Faktoren

Um den Zusammenhang zwischen geflaggtten Nymphen und abiotischen Faktoren zu testen, wurden Rangkorrelationen nach Spearman durchgeführt. An den Standorten wurden in den Jahren 2015/16 pro Beprobung Daten zu Luftfeuchte und Temperatur am Boden und in 50cm Höhe gemessen. Da gerade die unreifen Entwicklungsstadien aufgrund des ungünstigen Verhältnisses von Körperoberfläche zu Volumen gegenüber Austrocknung sehr empfindlich sind (Randolph and Storey, 1999) wurde als zusätzlicher Faktor das Sättigungsdefizit jeweils pro Beprobung und Gebiet (WW oder LS) berechnet (Perret et al., 2000).

Die Korrelationen wurden getrennt nach Waldweg oder Laubstreu und zunächst für jeden Standort für beide Jahre, im Anschluss daran für jeden Standort für jedes Jahr einzeln durchgeführt. Es ergaben sich dabei nur bei Analyse des Gebietes Laubstreu signifikante Korrelationen zu den aufgenommenen Umweltfaktoren. Am Standort EG wurde 2016 eine positive signifikante Korrelation ($r_s=0.775$, $p<0.041$) zum Sättigungsdefizit am Boden und in der Höhe festgestellt, am Standort VA konnten ebenfalls im dritten Jahr (2016) negative Korrelationen zur Luftfeuchte am Boden und in der Höhe ($r_s=-0.894$, $p<0.041$) und positive Korrelationen zum Sättigungsdefizit am Boden und in der Höhe festgestellt werden ($r_s=0.894$, $p<0.041$). Weitere signifikante Korrelationen ergaben sich in der Analyse nicht, wobei auch bei der Korrelationsanalyse die geringe Fallzahl (pro Jahr $N=7$) zu berücksichtigen ist.

Vergleicht man die Korrelationskoeffizienten für das Gebiet Waldweg und betrachtet alle mit einem Wert $>0,3$ (mittlere Effektstärke), so zeigt der Standort VA über beide Jahre negative Korrelationen zu den Temperaturwerten ($r_sTempBoden=-0,400$, $r_sTempHöhe=-0,401$), im Jahr 2016 noch deutlicher ($r_sTemp=-0,707$). Am dritten Standort (PS) können 2015 starke negative Korrelationen zu beiden Luftfeuchtwerten ($r_s =-0,621$) festgestellt werden. Für die auf der Laubstreu geflaggtten Zecken ergeben

sich am Standort EG über beide Jahre mittlere Korrelationskoeffizienten für die Temperatur ($r_s\text{TempBoden}=0,461$, $r_s\text{TempHöhe}=0,377$) als auch für das Sättigungsdefizit ($r_s\text{SDBoden}=0,392$, $r_s\text{SDHöhe}=0,361$), ebenso liegen die Korrelationskoeffizienten im letzten Jahr an diesem Standort hoch ($r_s\text{LFBoden}=-0,631$, $r_s\text{LFHöhe}=-0,673$, $r_s\text{TempBoden}=0,700$, $r_s\text{TempHöhe}=0,649$). Am Standort VA lagen im zweiten Jahr die Koeffizienten für die Temperaturwerte ($r_s\text{Temp}=0,414$) im mittleren Bereich, 2016 liegen sie für Luftfeuchte ($r_s\text{LF}=-0,894$) als auch beide Sättigungsdefizite ($r_s\text{SD}=0,894$) hoch. Am dritten Standort (PS) fallen mittlere Korrelationskoeffizienten für die Temperaturwerte ($r_s\text{Temp}=0,464$) und das Sättigungsdefizit Boden ($r_s\text{SDBoden}=0,464$) auf. Der Standort 4 fällt bei den Korrelationen für das Gebiet Laubstreu erneut durch hohe Koeffizienten auf ($r_s\text{LFBoden}=0,667$, $r_s\text{LFHöhe}=0,872$, $r_s\text{Temp}=-0,872$, $r_s\text{SD}=-0,872$).

Zusammenfassend lässt sich aber keine Tendenz in den Korrelationen feststellen, weder für ein betrachtetes Gebiet, noch für einen Standort oder einen bestimmten Zeitraum.

3.6.3 Statistische Modelle zu wirtssuchenden Zecken

Auch für die geflaggtten Nymphen von *I. ricinus* wurde, um den Zusammenhang zu abiotischen Faktoren herauszustellen, ein GAMLSS Modell berechnet. Als geeignete Verteilungsfunktion erwies sich eine negative Binomialverteilung als passend. Der Test auf Multikollinearität ergab zahlreiche hohe Korrelationskoeffizienten ($>0,8$), so dass die Auswahl der Variablen stark reduziert war. Als unabhängige Variablen wurden Temperaturwerte (Boden und 50cm Höhe) mit Luftfeuchte-Werten (Boden und 50cm Höhe) kombiniert, wobei weder beide Temperaturwerte noch beide Luftfeuchte-Werte in ein und demselben Modell enthalten sein durften (Ausschluss durch Multikollinearität). Im finalen Modell wurde ebenfalls eine Glättung mittels cubic splines durchgeführt, um eine Vergleichbarkeit zu den GAMLSS Modellen der Kleinsäuger zu erhalten². Die Variable «Jahr» wurde vor Berechnung verschiedener Modelle als Faktor definiert, weil eine Glättungsfunktion erst bei 4 oder mehr Merkmals-Ausprägungen berechnet werden kann.

Da im finalen Modell der Prädiktor Luftfeuchte Höhe geglättet (cubic splines) modelliert wurde, die zweite Variable aber ungeglättet berechnet wurde, erfolgte der Vergleich der Effektstärke beider Variablen anhand reduzierter Modelle. Das finale Modell diente als Vergleichsgrundlage, dazu wurde ein Modell ohne den Luftfeuchte-Wert errechnet und ein weiteres ohne den Temperatur-Wert. Alle drei Modelle wurden anschließend mit drei verschiedenen Methoden verglichen (AIC-Werte, Cox-Snell-R-Quadrat, Likelihood-Ratio-Test), wobei alle drei Methoden dasselbe Ergebnis lieferten.

² [AIC_{cs}=343,44; AIC_{pb}=342,47]

GAMLSS Modell geflaggte Nymphen				
Verteilung: Negativ binomial				
Art des Modells: AnzahlNN_sum ~ Temperatur Höhe(mean) + cs(Monat) + Jahr.f + cs(Luftfeuchte Höhe (mean)), sigma.formula = ~Jahr.f				
Link-Funktion Mu: log ; Link-Funktion Sigma: log				
Freiheitsgrade: 13; N=84				
Koeffizienten Mu				
	Schätzer	SE	t-Wert	p-Wert
Intercept	-0.92	0.99	-0.92	0.362
Temperatur Höhe (\bar{x})	0.11	0.03	3.52	< 0.001 ***
cs(Monat)	-0.39	0.07	-5.50	< 0.001 ***
Jahr (2016)	0.58	0.24	2.34	0.022 *
cs (Luftfeuchte Höhe) (\bar{x})	0.04	0.01	3.42	0.001 **
Koeffizienten Sigma				
Jahr (2016)	-1.08	0.65	-1.66	0.102
AIC: 344.44	Deviance: 317.44		SBC: 375.04	

Tabelle 42: Finales GAMLSS-Modell für geflaggte Nymphen (*I. ricinus*), Schätzer für alle Variablen angegeben, mit Standardfehlern (SE), Kennzeichnung der Signifikanzen: '***' < 0.001, '**' < 0.01, '*' < 0.05

Das finale Modell (Tabelle 42) zu den geflaggten Nymphen zeigt einen hochsignifikanten Einfluss des durchschnittlichen Temperatur-Wertes, der in 50cm Höhe gemessen wurde, und einen hochsignifikanten Einfluss des Wertes für die durchschnittliche Luftfeuchte in der Höhe. Die Variable «Luftfeuchte» zeigt einen positiven Effekt, d.h. je höher die Luftfeuchte ist, desto mehr Nymphen konnten geflaggt werden. Da der Prädiktor Temperatur in dem Modell kontrolliert gegen die Variable «Luftfeuchte» berechnet wird, zeigt eine höhere Temperatur bei stabil gehaltener Luftfeuchte ebenfalls einen positiven Effekt auf die Anzahl der geflaggten und damit wirtssuchenden Nymphen.

Auch dieses Modell wurde mittels trendbereinigtem Q-Q-Diagramm auf die passende Verteilungform untersucht. Abbildung 3.31 zeigt das Diagramm zum Wormplot, welches eine gute Anpassung ohne systematische Abweichungen bescheinigt.

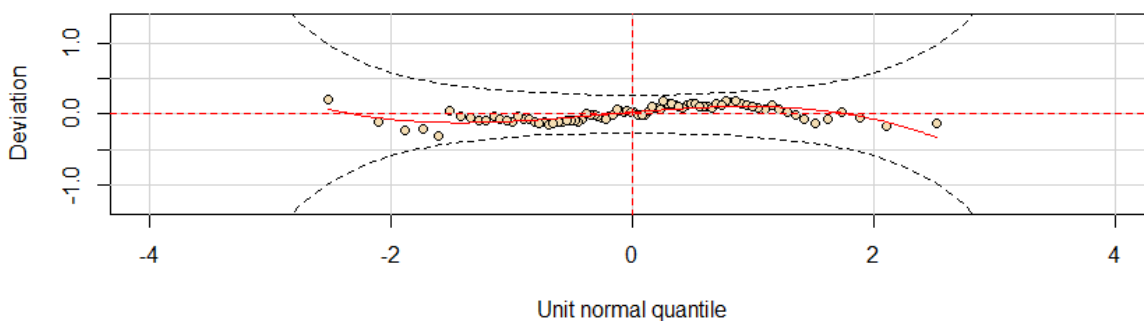


Abb. 3.31: Wormplot zum GAMLSS-Modell zu wirtssuchenden *I. ricinus* Nymphen auf der Vegetation

3.6.4 Pathogenlast in wirtssuchenden Zecken

Die von der Vegetation abgesammelten Zecken an den Probenstandorten EG, VA und PS wurden wie die Zecken von den Kleinsäugetieren gepoolt und im Labor auf drei Erreger (siehe Kapitel 2.6) getestet.

Es wurden 325 Zecken aller Stadien und drei verschiedener Arten, *I. ricinus*, *I. acuminatus* und *D. reticulatus*, von der Vegetation abgesammelt, der Hauptanteil der Proben (N=162) entfiel mit 97,2% auf *I. ricinus* (*I. acuminatus* 1,9%, *D. reticulatus* 0,9%). Bei 66,7% aller untersuchten Proben konnten Pathogene nachgewiesen werden. Getrennt untersucht nach Pathogenen waren 16,0% mit Borrelien, 48,1% mit Rickettsien und 39,5% mit Erregern der Art *Anaplasma* infiziert. In den Sequenzierungen konnten 3 Borrelien-Genospezies identifiziert werden, neben *B. garinii* und *B. afzelii* auch *B. miyamotoi*. Diese Pathogene konnten in Zecken der Art *I. ricinus* (96,2%) und *I. acuminatus* (3,8%) nachgewiesen werden. Die Analyse der Rickettsien ergab das Auftreten von *R. helvetica*, *R. monacensis* und *R. raoultii*, die in Zecken der Arten *I. ricinus* (97,4%), *I. acuminatus* (1,3%) und *D. reticulatus* (1,3%) nachgewiesen werden konnten. *Anaplasma* konnten ebenfalls hauptsächlich in *I. ricinus* (95,3%) nachgewiesen werden, daneben wurden Erreger dieser Art in *I. acuminatus* (3,1%) und *D. reticulatus* (1,6%) beobachtet.

In 34,6% aller untersuchten Proben (Vials, N=162) lag Einfachinfektion vor, in 27,2% eine Doppelinfektion und in 4,9% eine Dreifachinfektion. Als Doppelinfektionen konnten *B. garinii* mit *R. helvetica* (zwei Nymphen und ein adultes Männchen der Art *I. ricinus*), sowie *R. helvetica* mit *A. phagocytophilum* (Nymphe und adultes Weibchen der Art *I. ricinus*) bis zur Genospezies nachgewiesen werden. Daneben wurden Doppelinfektionen von *Rickettsia* spp. mit *Anaplasma* spp., *R. monacensis* mit *Anaplasma* spp., sowie *Anaplasma* spp. mit jeweils *Borrelia* spp., *B. garinii*, *B. afzelii* und *B. miyamotoi* beobachtet. In einer Nymphe und einem adulten Männchen der Art *I. ricinus* (s.o.) konnte zusätzlich *Anaplasma* spp. nachgewiesen werden, so dass diese beiden Fälle gleichzeitig eine Dreifachinfektion aufweisen, bei der die Sequenzierung der Anaplasmen leider nicht bis zur Genospezies geführt werden konnte.

Tabelle 43 und 44 geben einen Überblick über die detektierten Pathogene in allen untersuchten Pools (N=162), aufgeteilt nach Zeckenarten.

Zeckenart	<i>Borrelia</i>							<i>Anaplasma</i>			
	N (Anzahl Pools)	Nicht infi- ziert	<i>B.</i> spp.	<i>B. ga- rinii</i>	<i>B. af- zelii</i>	<i>B. miya- motoi</i>	n. sequen- ziert	Nicht infi- ziert	<i>A.</i> spp	<i>A. phagocyto- philum</i>	n. sequen- ziert
<i>I. ricinus</i>	159	134	4	11	2	1	7	97	52	3	7
<i>I. acuminatus</i>	2	1	-	-	-	-	1	-	2	-	-
<i>D. reticulatus</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1

Tab. 43: Überblick über Nachweis von *Borrelia* und *Anaplasma* in untersuchten Pools, geflaggte Zecken, aufgelistet nach Zeckenart

Zeckenart	<i>Rickettsia</i>						
	N (Anzahl Pools)	Nicht infiziert	<i>R. spp</i>	<i>R. helvetica</i>	<i>R. monacensis</i>	<i>R. raoultii</i>	n. sequenziert
<i>I. ricinus</i>	159	83	4	52	2	6	12
<i>I. acuminatus</i>	2	1	-	1	-	-	-
<i>D. reticulatus</i>	1	-	-	-	-	1	-

Tab. 44: Überblick über Nachweis von *Rickettsia* in untersuchten Pools, geflaggte Zecken, aufgelistet nach Zeckenart

Da auch in Zecken der Vegetation die Prävalenz von Borrelien gering ausfiel, bezieht sich die weitere Darstellung auf die beiden hauptsächlich nachgewiesenen Gattungen *Rickettsia* und *Anaplasma*.

Abbildung 3.32 gibt einen Überblick über die in den verschiedenen Zeckenarten nachgewiesenen Pathogene in den drei Probejahren, getrennt nach Untersuchungsgebieten.

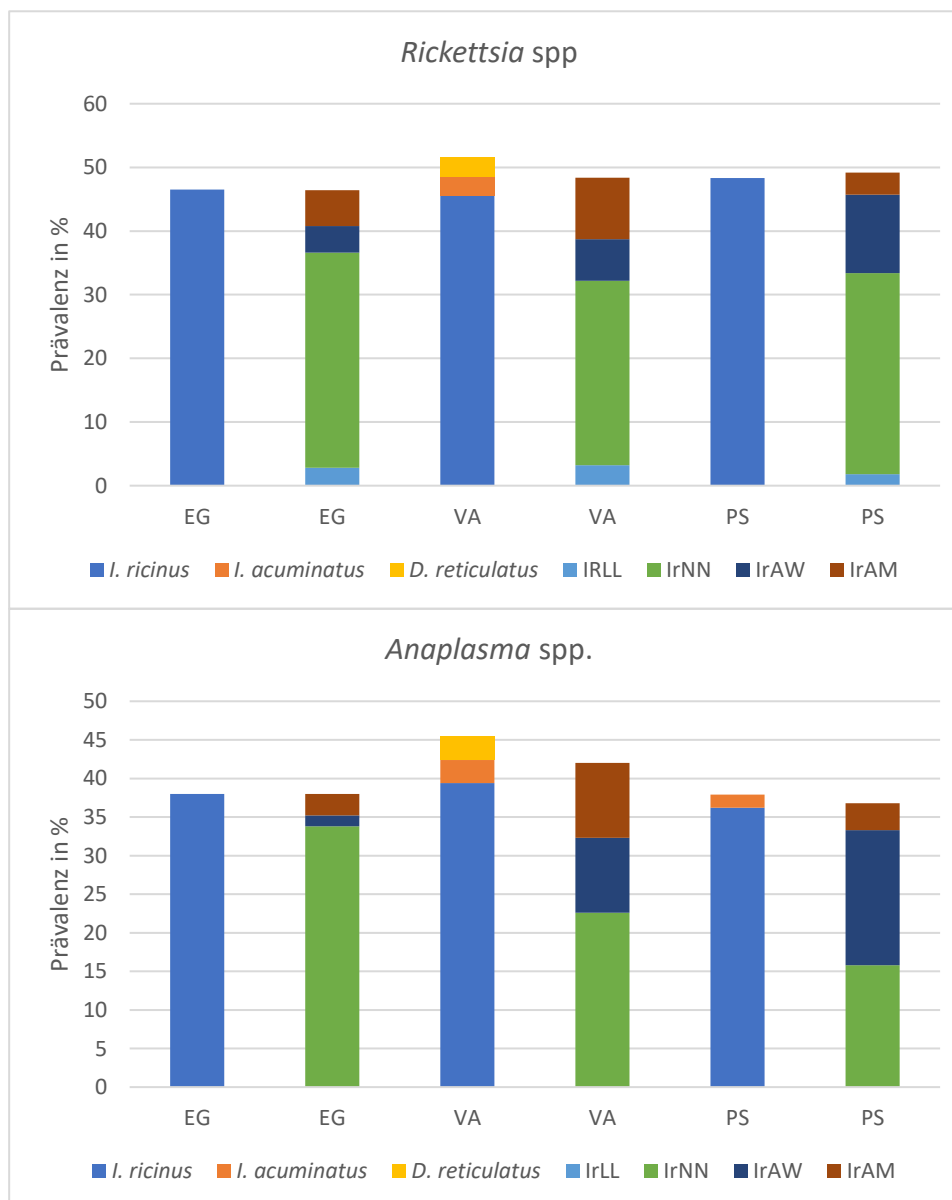


Abb. 3.32: Überblick über die Prävalenzen (%) der beiden hauptsächlich detektierten Pathogene *Rickettsia* spp und *Anaplasma* spp in geflaggten Zecken aller Stadien über drei Jahre (2014-2016), getrennt nach Standorten (EG, VA und PS); Prävalenzen für alle analysierten Stadien von *I. ricinus* (IrLL=Larve, IrNN=Nympe, IrAW=adulte Weibchen, IrAM=adulte Männchen) über drei Jahre, getrennt nach Standorten

Die Prävalenz wurde auf Basis positiver Proben in Relation zur Gesamtzahl aller Proben berechnet und sind für *Rickettsia* spp. an allen drei Standorten über 3 Jahre vergleichbar und liegen zwischen 45,5% (VA) und 48,3% (PS). Es fällt auf, dass dieses Pathogen an zwei Standorten, EG und PS, ausschließlich

durch *I. ricinus* übertragen wird und zwar überwiegend durch Nymphen. Am Standort PS spielen auch adulte Weibchen eine Rolle für die Übertragung. Dennoch treten am dritten Standort, VA, auch *I. acuminatus* und *D. reticulatus* als Vektoren für dieses Pathogen auf. An diesem Standort weisen zudem adulte *I. ricinus*-Männchen eine vergleichsweise hohe Prävalenz (9,7%) auf.

Für *Anaplasma* spp. ergibt sich ein ähnliches Bild, die Prävalenzen sind an allen drei Standorten vergleichbar und liegen mit 37,9% bis 45,5% gering unter denen von *Rickettsia* spp. Am Standort EG wird *Anaplasma* nur in *I. ricinus* nachgewiesen, am Standort PS auch in *I. acuminatus* (1,7%), am dritten Standort VA lässt sich der Erreger in drei Zeckenarten nachweisen.

Larven spielen an allen drei Standorten keine Rolle für die Übertragung, am Standort EG dominieren hinsichtlich der Prävalenz die Nymphen, am Standort VA zeigen diese ebenfalls die höchste Prävalenz, hier spielen aber auch adulte Zecken eine Rolle, Weibchen und Männchen zu gleichen Teilen. Am dritten Standort, PS, zeigen adulte *I. ricinus* Weibchen höhere Prävalenzen (17,5%) als Nymphen (15,8%).

Bei den von der Vegetation abgesammelten Zecken ließen sich in Nymphen der Art *I. ricinus* die meisten Pathogene nachweisen. Tabelle 45 gibt einen Überblick über Prävalenzen von *Rickettsia* spp. sowie *Anaplasma* spp. getrennt nach Jahren und Standorten. Gezeigt wird die maximale Infektionsrate (Max. IR) als Anzahl der positiv getesteten Nymphen (Produkt aus positiven Proben und Anzahl der Nymphen pro Probe) durch die Anzahl der insgesamt getesteten Nymphen und die minimale Infektionsrate (Min. IR) als Quotient aus positiven Proben durch Gesamtanzahl der getesteten Nymphen.

	<i>Rickettsia</i> spp.				<i>Anaplasma</i> spp.			
	infiziert	analysiert	Max. IR in %	Min. IR in %	infiziert	analysiert	Max. IR in %	Min. IR in %
2014								
EG	16	35	45,7	25,7	34	35	97,1	65,7
VA	3	6	50	50	6	6	100	100
PS	8	17	47,1	35,3	13	17	76,5	52,9
2015								
EG	17	23	73,9	21,7	0	23	0	0
VA	1	4	25	25	0	4	0	0
PS	8	12	66,7	16,7	0	12	0	0
2016								
EG	38	52	73,1	19,2	5	52	9,6	1,9
VA	15	20	75	25	5	20	25	5
PS	37	52	71,2	19,2	0	52	0	0

Tab. 45: Prävalenzen *Rickettsia* spp. und *Anaplasma* spp. in *I. ricinus*, maximale Infektionsrate (Max.IR) und minimale Infektionsrate (Min.IR)

Die Prävalenzen für *Rickettsia* spp. in Nymphen zeigen in der maximalen Infektionsrate an den Standorten EG und PS eine Zunahme der Prävalenz innerhalb der drei Probenjahre bzw. für den Standort EG eine vergleichbar hohe Prävalenz im zweiten und dritten Jahr. Am Standort VA liegt die maximale IR im ersten Jahr hoch, verringert sich im zweiten Jahr und steigt im dritten Jahr deutlich an.

Die minimale Infektionsrate als Quotient aus den Proben (=Vials), in denen Erreger nachgewiesen wurden, und der Anzahl der untersuchten Nymphen wird dann kleiner, wenn die Anzahl der untersuchten Nymphen steigt und/oder weniger positive getestete Proben vorliegen. Am Standort EG sinkt sie kontinuierlich, die Anzahl der positiv getesteten Pools ist im ersten und dritten Jahr vergleichbar (N=9 bzw. N=10), im zweiten Jahr geringer (N=5), zusätzlich steigt die Anzahl untersuchter Zecken im dritten Jahr an, so dass sich für 2016 die geringste minimale IR ergibt. Am zweiten Standort, VA, ist die Anzahl der positiv getesteten Proben in allen Jahren gering (N₂₀₁₄=3, N₂₀₁₅=1, N₂₀₁₆=5) und die Anzahl der untersuchten Nymphen in den ersten zwei Jahren ebenfalls niedrig (N=6 bzw. N=4), im dritten Jahr liegt die Anzahl der Nymphen bei N=20, wodurch sich die gleiche minimale IR ergibt wie im zweiten Jahr. Am Standort PS sind sowohl die Anzahl der positiv getesteten Proben als auch die Anzahl der Nymphen im zweiten Jahr gering, woraus eine niedrige minimale IR resultiert. Im dritten Jahr ist die Anzahl der untersuchten Nymphen hoch, so dass auch bei hoher Anzahl positiv getesteter Proben (N=10) nur eine mittlere minimale IR vorliegt.

Für *Anaplasma* spp. liegen die Prävalenzen im ersten Jahr an allen drei Standorten sehr hoch, im zweiten Jahr lassen sich an keinem Standort Erreger dieser Art nachweisen, im dritten Jahr zeigen nur zwei Standorte (EG und VA) geringe Prävalenzen, am dritten Standort können keine Anaplasmen in Nymphen nachgewiesen werden. Dabei lag die Anzahl der untersuchten Nymphen im dritten Jahr an den beiden Standorten EG und PS recht hoch (N=53 für beide Standorte), d.h. dieser Erreger scheint keine gleichmäßigen Prävalenzen aufzuweisen, sondern zeigt eher periodisches Auftreten.

Um signifikante Unterschiede in den Proben (=Vials) zwischen Jahren und Standorten zu ermitteln, wurde der Chi-Quadrat-Test durchgeführt.

Bei einem Vergleich aller drei Probenjahre ergab sich bei *Rickettsia* spp. kein signifikanter Unterschied in den geflaggtten Zecken. Auch ein Vergleich der Standorte über den Probenzeitraum von drei Jahren ergab keine signifikanten Unterschiede in der Pathogenlast, der Vergleich der Standorte für jedes einzelne Probenjahr ebenso wenig.

Der Vergleich aller drei Probenjahre für *Anaplasma* spp. zeigt einen hochsignifikanten Unterschied ($\chi^2_2 = 116.4$, $p < 0.001$). Der Vergleich von jeweils zwei Probejahren zeigte für das erste und zweite als auch das erste und dritte Jahr hochsignifikante Unterschiede (Fishers Exakter Test $p < 0.001$). Das erste Jahr unterscheidet sich damit signifikant von den beiden anderen Jahren. Ein Vergleich der Standorte über drei Jahre ergab keine Unterschiede in der Prävalenz von *Anaplasma*. Ein Vergleich der Standorte in jedem einzelnen Probenjahr ergab nur im Jahr 2016 einen signifikanten Unterschied, der sich durch Fishers Exakten Test zwischen jeweils zwei Standorten auf einen hochsignifikanten Unterschied

($p < 0.001$) zwischen dem ersten Standort (EG) und den beiden anderen Standorten (VA, PS) zurückführen lässt.

3.6.5 Vergleich der Pathogenlast in wirtssuchenden Zecken und Zecken von Kleinsäu- gern

Da nur von *I. ricinus* ausreichend Stadien sowohl auf der Vegetation gefunden als auch von Kleinsäu-
gern abgesammelt wurden, bezieht sich der Vergleich der Pathogenlast auf diese Zeckenart. Von den
beiden hauptsächlich detektierten Pathogenen *Rickettsia* spp. und *Anaplasma* spp. liegen Ergebnisse
zu allen Jahren und an allen Standorten nur für Rickettsien vor, so dass der Vergleich auf dieses Patho-
gen beschränkt wird.

In diesem Kapitel soll ein Vergleich der Pathogene in Larven von Kleinsäu-
gern zur Pathogenlast der geflaggt Nymphen an den einzelnen Standorten im Verlauf von drei Probejahren erfolgen (Abb.
3.33). Die Prävalenz wurde in Anzahl der infizierten Larven bzw. Nymphen zur Anzahl der insgesamt
untersuchten Larven bzw. Nymphen angegeben.

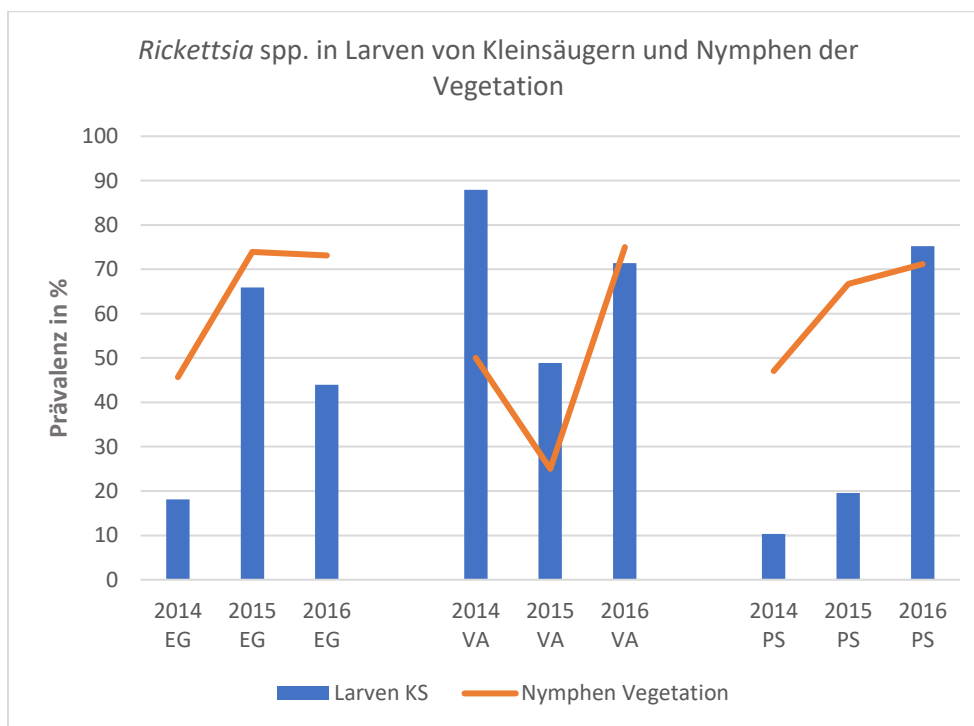


Abb. 3.33: Prävalenz von *Rickettsia* spp. in *I. ricinus* in Larven von Kleinsäu-
gern (Balken) und Nymphen der Vegetation (Linie) getrennt nach Standorten und Jahren

Am ersten Standort, Eichelgarten, liegt die Prävalenz von Rickettsien in Larven auf Kleinsäu-
gern im ersten Jahr niedrig (18,1%), erreicht im zweiten Jahr das Maximum (65,9%) im dreijährigen Proben-
zeitraum und fällt im dritten Jahr auf 44 % ab. Die Prävalenz in den Nymphen der Vegetation steigt
vom ersten (45,7%) auf das zweite Jahr (73,9%) ebenfalls an, sinkt im dritten Jahr aber nur geringfügig

ab. Fishers Exakter Test ergibt in der Prävalenz der Larven von Kleinsäugetern einen signifikanten Unterschied ($p=0.012$) zwischen dem ersten und dritten Beprobungsjahr.

Am zweiten Standort liegt die Prävalenz von *Rickettsia* spp. in Larven im ersten Jahr am höchsten (87,9%), sinkt im zweiten Jahr und erreicht 71,4% im dritten Jahr. Die Entwicklung der Prävalenzen in den Nymphen der Vegetation zeigen einen ähnlichen Verlauf, im ersten Jahr liegen sie bei 50%, fallen im zweiten Jahr und erreichen im dritten Jahr mit 75% den höchsten Wert.

Der dritte Standort, Porbelsee, zeigt in den Prävalenzen der Larven von den Kleinsäugetern einen stetigen Anstieg (10,3% auf 75,2%), der sich auch in den Nymphen der Vegetation beobachten lässt (47,1% auf 71,2%). Für die Prävalenz in Larven von Kleinsäugetern zeigt Fishers Exakter Test einen signifikanten Unterschied ($p=0.042$) zwischen dem ersten und dem dritten Jahr, zwischen dem zweiten und dritten Jahr ergibt sich ein hochsignifikanter Unterschied ($p<0.001$).

An keinem der drei Standorte konnte bei Vergleich der einzelnen Probejahre untereinander ein signifikanter Unterschied in der Prävalenz der Nymphen (Vegetation) nachgewiesen werden. Bei der Interpretation der Ergebnisse muss berücksichtigt werden, dass die Fallzahl bei den Nymphen der Vegetation geringer ausfiel als zu den Larven von den Kleinsäugetern, so dass schwache Effekte aufgrund der geringen Fallzahl in der analytischen Statistik wenig ausschlaggebend sind.

3.6.6 Statistische Modelle zur Pathogenlast in wirtssuchenden Zecken der Vegetation

Von der Vegetation wurden überwiegend Nymphen der Art *I. ricinus* abgesammelt. Die Modellierung der Daten bezieht sich daher auf dieses Stadium. Es wurden, wie in den Kapiteln 2.5.4.2 und 3.3.3 beschrieben, Modelle zu den beiden Pathogenen *Rickettsia* spp. und *Anaplasma* spp. berechnet, die als binär abhängige Variablen definiert wurden.

Als unabhängige Variablen wurden die zeitlichen Faktoren Monat und Jahr, als räumliche Faktoren Standort und geflaggttes Gebiet (Waldweg oder Laubstreu) sowie die Anzahl der Nymphen pro untersuchter Probe (=Vial) einbezogen. Beide Modelle wurden auf ihre Anpassungsgüte mit trendbereinigten Q-Q-Diagrammen überprüft (Diagramme nicht abgebildet).

Für *Rickettsia* spp. ergab sich im finalen Modell (Tabelle 46) die Abhängigkeit von der Anzahl der Nymphen pro Vial, es wurde ein hochsignifikanter p-Wert ermittelt. Der positive Schätzer (0.58) verweist darauf, dass die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens von Rickettsien in geflaggtten Zecken mit der Anzahl der Nymphen steigt.

GAMLSS Modell <i>Rickettsia</i> spp in IrNN von der Vegetation				
Verteilung: Binomial				
Art des Modells: Rickettsien.01 ~ AnzahlINN,				
Link-Funktion Mu: log				
Freiheitsgrade: 2; N=101				
Koeffizienten Mu				
	Schätzer	SE	t-Wert	p-Wert
Intercept	-1.19	0.38	-3.1	0.002**
Anzahl NN	0.58	0.17	3.53	<0.001***
AIC: 128.37	Deviance: 124.37		SBC: 133.60	

Tabelle 46: Finales GAMLSS-Modell für *Rickettsia* spp. in *I. ricinus* Nymphen der Vegetation, Angabe aller Schätzer
Kennzeichnung der Signifikanzen: '***' < 0.001', '**' < 0.01, '*' < 0.05

Für die Modellierung der Abhängigkeiten des Befalls mit *Anaplasma* spp. ergab sich wegen der schwankenden Fallzahlen ebenfalls das Problem hoher Standardfehler, das nur durch das Zusammenfassen der beiden letzten Probenjahre nicht gelöst werden konnte. Deshalb wurde zusätzlich eine Reduzierung des Modells um die nicht signifikante Variable der Anzahl Nymphen pro Probe (=Vial) vorgenommen. Tabelle 47 zeigt das finale Modell zur Prävalenz von *Anaplasma* spp. in Nymphen der Vegetation.

GAMLSS Modell <i>Anaplasma</i> spp in IrNN von der Vegetation				
Verteilung: Binomial				
Art des Modells: Anaplasma01 ~ Jahr_cod.f + Standort				
Link-Funktion Mu: log				
Freiheitsgrade: 4; N=101				
Koeffizienten Mu				
	Schätzer	SE	t-Wert	p-Wert
Intercept	3.28	1.03	3.19	0.002 **
Jahr_cod.f2	-6.67	1.36	-4.91	<0.001***
StandortVA	1.17	1.38	0.85	0.399
StandortPS	-2.48	1.17	-2.12	0.036*
AIC: 47.91	Deviance: 39.91		SBC: 58.37	

Tabelle 47: Finales GAMLSS-Modell für *Anaplasma* spp. in *I. ricinus* Nymphen der Vegetation, Angabe aller Schätzer
Kennzeichnung der Signifikanzen: '***' < 0.001', '**' < 0.01, '*' < 0.05

Im finalen Modell ergibt sich für die beiden Jahre 2015 und 2016 ein hochsignifikanter p-Wert im Vergleich zum ersten Probenjahr. Der negative Schätzer (-6.67) zeigt an, dass die Wahrscheinlichkeit für den Nachweis von *Anaplasma* spp. in geflaggt Nymphen im ersten Jahr höher liegt als in den beiden Folgejahren. Auch der Standort zeigt einen Einfluss. Das eingezäunte Habitat PS unterscheidet sich signifikant (p=0.036) in der Wahrscheinlichkeit des Auftretens dieses Pathogens. Das negative Vorzeichen des Schätzers lässt sich dahingehend deuten, dass die Wahrscheinlichkeit an diesem Standort

geringer ausfällt als am Standort EG, welcher durch eine hohe Rehwilddichte gekennzeichnet ist. Der dritte Standort VA zeigt im Modell keinen signifikanten Wert.

3.7 Wirtssuchende Zecken weiterer Standorte im Bienwald

Neben den drei Standorten, die in dieser Arbeit von 2014 bis 2016 beprobt wurden, liegen aus zwei Staatsexamensarbeiten und einer Bachelorarbeit weitere Daten zu wirtssuchenden Zecken verschiedener Standorte im Bienwald vor (siehe Kapitel 2.3). Die Ergebnisse dieser Arbeiten werden im Folgenden in die Analyse mit einbezogen.

3.7.1 Wirtssuchende Zecken und deren Pathogenlast am Standort Sandbuckel

Im Jahr 2015 wurden im Rahmen einer von mir betreuten Staatsexamensarbeit (Marz 2016) neben den drei Standorten, an denen Kleinsäuger beprobt wurden, an einem zusätzlichen Standort im trockenen Bienwald Zecken mittels Flaggen untersucht. In den Monaten April bis August 2015 wurden am Standort Sandbuckel (SB) 115 Zecken von der Vegetation abgesammelt, 92 Nymphen (52,1%), 10 adulte Weibchen (20,8%) und 13 adulte Männchen (27,1%). Der Hauptanteil entfiel auf Nymphen und Adulte der Art *I. ricinus* (93,8%), weiterhin wurden Stadien von *I. acuminatus* (4,2%) und *D. marginatus* (2,1%) beobachtet. Da die Art *I. ricinus* das überwiegend abgesammelte Stadium darstellt, beziehen sich die weiteren Ausführungen auf diese Zeckenart.

Abbildung 3.34 zeigt alle geflaggtten Individuen im Verlauf der fünf Probenmonate.

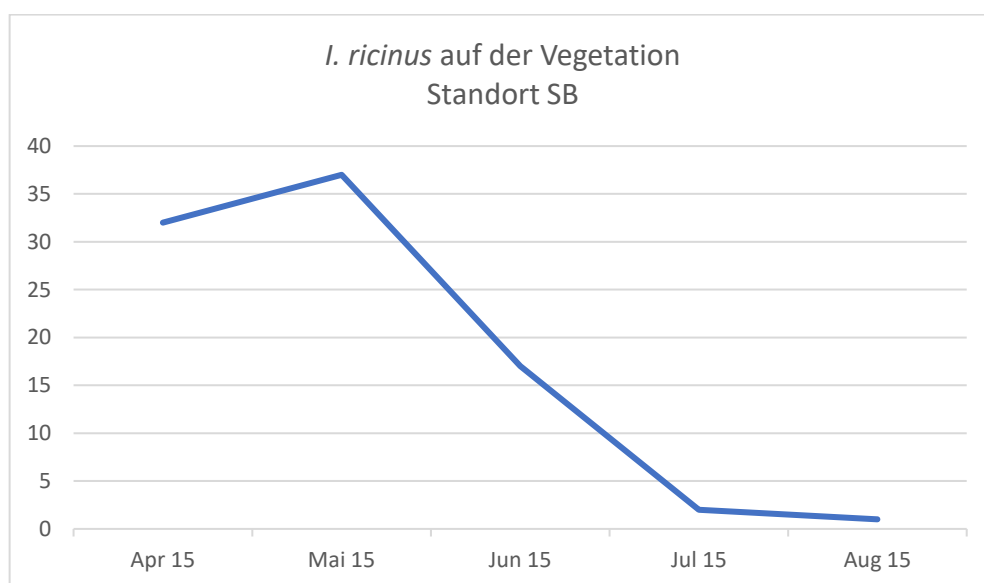


Abb. 3.34: *I. ricinus* auf der Vegetation, Standort Sandbuckel, absolute Anzahl

Dieser Standort zeigt schon im ersten Probenmonat (April 2015) eine deutlich höhere Anzahl an beobachteten Nymphen, die höchste Anzahl aller Nymphen wird im Mai gefangen (N=37). Wie an den anderen Standorten (siehe Kapitel 3.4) lässt sich ein Absinken der beobachteten Nymphen in den Monaten Juni (N= 17) bis August (N=1) verzeichnen.

An diesem Standort wurde annähernd die gleiche Anzahl Nymphen an den beiden Probestellen Waldweg (N=43) und Laubstreu (N=47) geflaggt. Der Mann-Whitney-U-Test ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden beprobten Stellen.

Eine Untersuchung auf Unterschiede im Verhältnis der geflaggt Nymphen am Waldweg und auf der Laubstreu zwischen den Standorten (Kruskal-Wallis-Test) ergab nur zum Standort VA einen signifikanten Unterschied ($p=0,001$). Wegen der geringen Fallzahl (N=5) wurde auch für den Standort SB das Effektstärkemaß für alle Standort-Vergleiche im gesamten Probenzeitraum und in den einzelnen Jahren berechnet. Wird der Standort mit den drei anderen (EG, VA, PS) im Jahr 2015 verglichen, ergibt sich ein starker Effekt ($r_s=0,87$) zu Standort VA, zu Standort 1 (EG) ebenfalls ein starker Effekt ($r_s=0,52$), zu Standort 3 (PS) ein mittlerer Effekt ($r_s=0,30$).

In der Analyse der Rang-Korrelationen nach Spearman ergaben sich für den Standort zwar keine signifikanten Korrelationen, es zeigen sich aber hohe Korrelationskoeffizienten ($r_{s\text{Luftfeuchte}}=0,872$, $r_{s\text{Temperatur}}=-0,872$, $r_{s\text{SD}}=-0,872$), die aber aufgrund der geringen Fallzahl (N=5) knapp nicht signifikant ($p=0,054$) sind.

In den untersuchten Proben (N=48) des Standortes SB konnten in 33,4% Erreger der Gattung *Rickettsia* nachgewiesen werden, andere Pathogene wurden nicht detektiert. Als Genospezies konnten *R. raoultii* (14,6%), *Rickettsia* spp. (10,4%) sowie *R. helvetica* (2,1%) durch Sequenzierung nachgewiesen werden, in 6,3% der Proben gelang keine Bestimmung der Genospezies.

Es trugen ausschließlich Nymphen und Adulte der Art *I. ricinus* Rickettsien, wobei die Nymphen die höchsten Prävalenzen zeigten (20,8%), adulte Weibchen und Männchen gleiche Prävalenzen (6,3%) aufwiesen.

Im Vergleich zu den Zecken, die in den Kleinsäuger-Habitaten von der Vegetation abgesammelt wurden (siehe Kapitel 3.4) fällt auf, dass am Sandbuckel im Durchschnitt ($\bar{x}=23$) deutlich mehr Zecken pro Monat abgesammelt wurden als an den drei anderen Standorten, die sich im feuchten Bienwald befanden ($\bar{x}_{EG}=4,5 - 12,6$; $\bar{x}_{VA}=2,2 - 5,0$; $\bar{x}_{PS}=4,0 - 13,5$). Am Sandbuckel tragen ausschließlich Zecken der Art *I. ricinus* Rickettsien, eine Parallele zu den Standorten EG und PS, bei denen Rickettsien ebenfalls nur

in *I. ricinus* detektiert werden konnten. An diesen Standorten werden diese Erreger ebenfalls überwiegend in Nymphen nachgewiesen. Nur am Standort PS fungieren auch adulte Weibchen als Vektoren. Die Prävalenzen in den Proben liegen am Standort Sandbuckel mit 33,4% unter denen, die am Standort VA (45,5%), EG (46,5%) oder PS (48,3%) ermittelt wurden.

3.7.2 Wirtssuchende Zecken an trockenen und feuchten Standorten

In den Jahren 2016 und 17 wurde jeweils von März bis Mai an acht weiteren Standorten im Bienwald die Vegetation mittels Drag-Sampling auf wirtssuchende Zecken untersucht (siehe Kapitel 2.3). In den beiden Jahren wurden 1699 Zecken der Art *Ixodes ricinus* gefunden, im Jahr 2017 zusätzlich zwei Exemplare der Art *Dermacentor reticulatus* und eine Nymphe der Art *Ixodes hexagonus*. Im Weiteren werden nur die Werte zur hauptsächlich gefundenen Art *I. ricinus* dargestellt.

Abbildung 3.35 zeigt alle Zecken, die an trockenen und feuchten Standorten gefunden wurden.

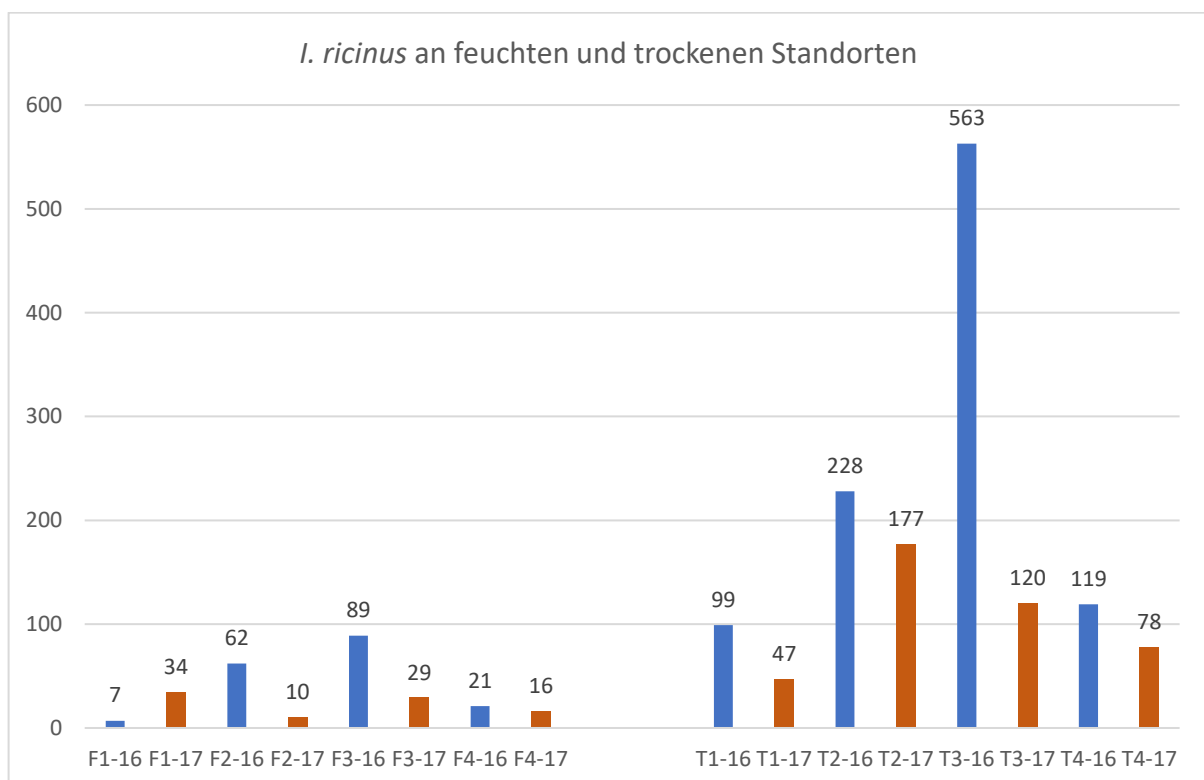


Abb. 3.35: *I. ricinus* auf der Vegetation an feuchten (F) und trockenen (T) Standorten im Bienwald, 2016 -17, Angabe absolute Anzahl

Es ist deutlich zu erkennen, dass in beiden Beprobungsjahren mehr Zecken an trockenen Standorten gesammelt werden konnten als an feuchten Orten. Die höchste Anzahl entfällt dabei mit 563 Individuen auf den dritten Standort im trockenen Gebiet (T3) im Jahr 2016, die geringste Anzahl wurde mit sieben Individuen am feuchten Standort Nr.1 (F1) im gleichen Jahr gesammelt.

Auch bei diesen Beprobungen stellte das Stadium der Nymphe (N=1246) das häufigste Stadium dar, gefolgt von Larven (N=381) sowie 40 adulten Weibchen und 32 Männchen (Abb. 3.36).

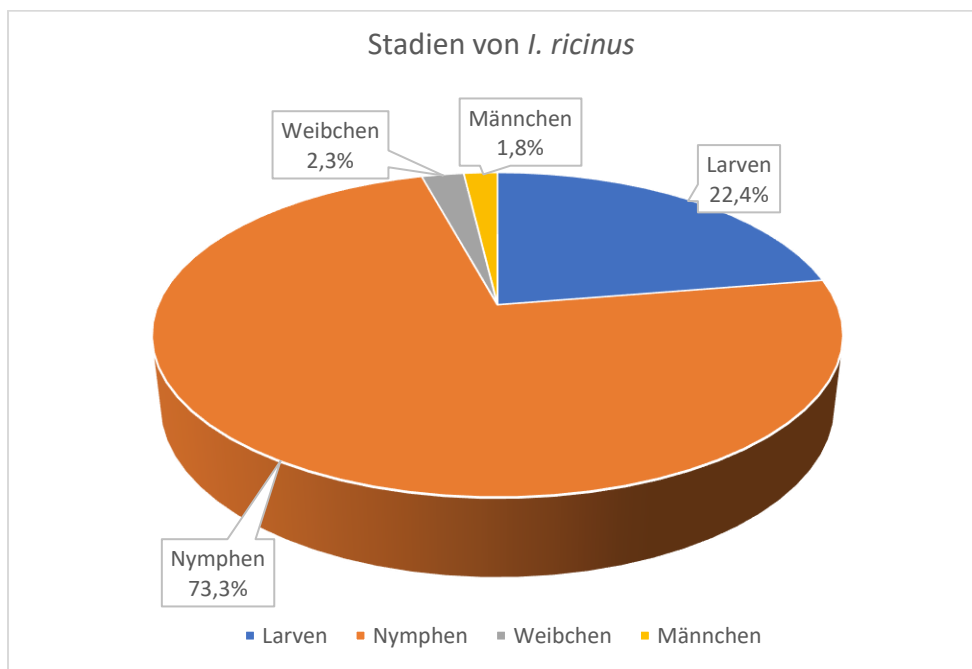


Abb. 3.36: Stadien von *I. ricinus* auf der Vegetation, feuchte und trockene Standorte, 2016-17, Prozentwerte

Deshalb soll auf die Verteilung der Nymphen gesondert eingegangen werden. Abbildung 3.37 auf der nächsten Seite zeigt die Verteilung dieses Stadiums auf die verschiedenen Standorte in zwei Probejahren. Während die Aktivität der wirtssuchenden Nymphen sowohl an den feuchten als auch an den trockenen Standorten im März beider Jahre gering ausfällt, erreicht sie im April deutlich höhere Werte. So wird die größte beobachtete Anzahl (N=105) an den beiden trockenen Standorten T2 und T3 im April 2016 verzeichnet, zum Mai hin nimmt die Zahl geringfügig ab. Diese Entwicklung lässt sich 2016 auch am vierten trockenen Standort machen, nur T1 fällt heraus und erreicht erst im Mai 2016 die höchste Anzahl an wirtssuchenden Nymphen. Die Schwankungen über die drei Monate fallen an den feuchten Standorten im Jahr 2016 deutlich geringer aus, an zwei Standorten werden im März keine Nymphen abgesammelt, an den anderen Standorten liegen die Werte in ähnlichen Bereichen (teilweise sind sie gleich), nur am Standort F3 wird im Mai 2016 ein vergleichsweise hoher Wert (N=19) beobachtet.

An allen trockenen Standorten lässt sich im Jahr 2017 ein Anstieg in der Anzahl der wirtssuchenden Nymphen von März bis April beobachten, auch in diesem Jahr lässt sich am Standort T2 im Mai die höchste Anzahl an Nymphen (N=76) auf der Vegetation finden. In diesem Probenjahr fallen die Schwankungen an den feuchten Standorten verglichen zu den trockenen ebenfalls geringer aus. Am Standort F4 können im März keine Nymphen gesammelt werden, die Zahl für April und Mai liegen im ähnlichen Bereich, eine Entwicklung ist nicht zu erkennen, auch am Standort F3 werden im April und

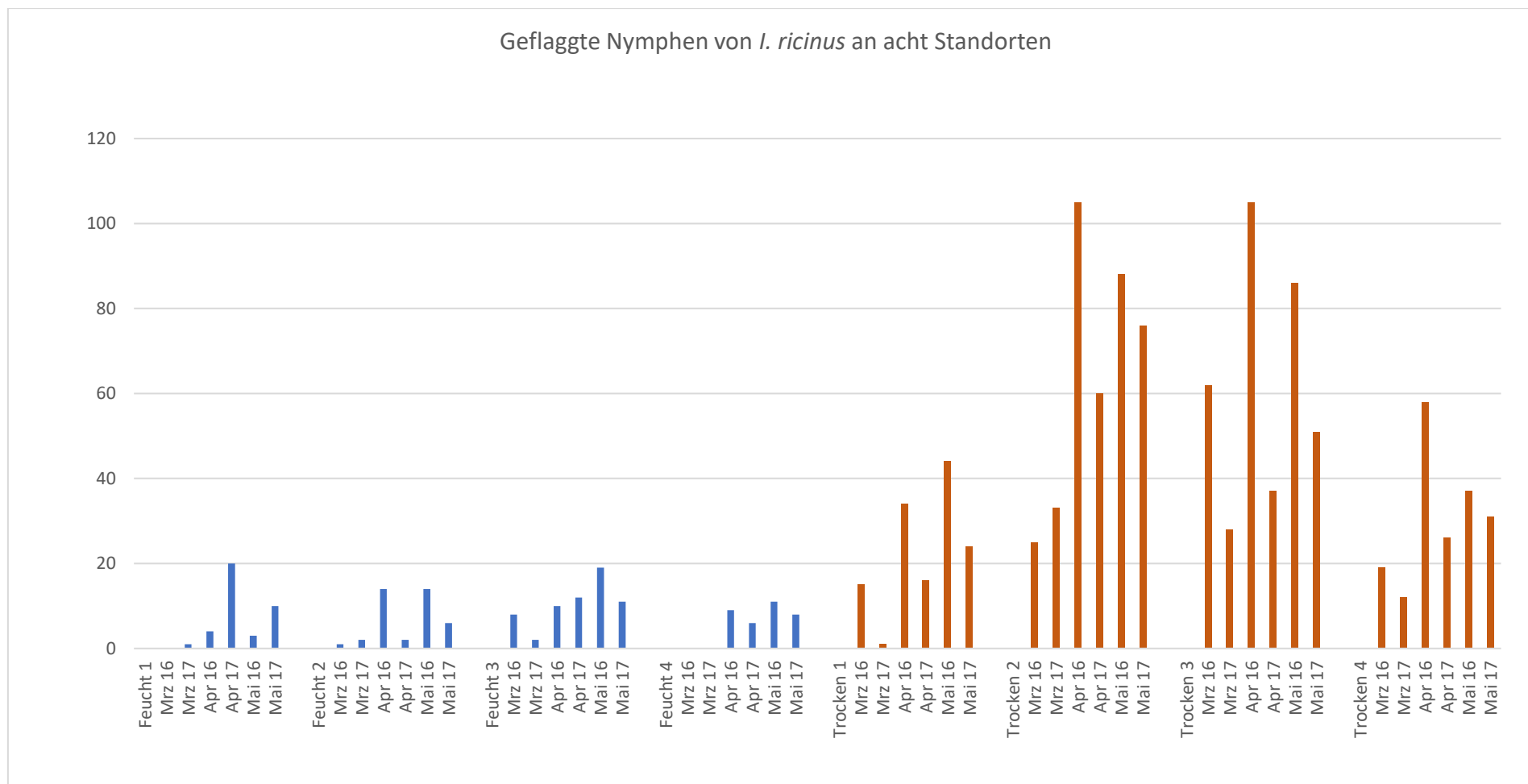


Abb. 3.37: Verteilung der geflaggten Nymphen, *I. ricinus*, auf die feuchten (blau) und trockenen (braun) Standorte in zwei Probejahren, Erhebung der Daten im Rahmen einer Bachelorarbeit (Babian 2016) und einer Staatsexamensarbeit (Batmaz 2017)

Mai ähnlich viele Nymphen geflaggt, nur treten hier bereits im März Individuen auf. Für den Standort F2 liegen im März und April niedrige Werte vor, auch im Mai wird nur eine geringe Anzahl (N=6) beobachtet. Der Standort F1 fällt im Jahr 2017 dadurch auf, dass im April der höchste beobachtete Wert aus beiden Probejahren an allen feuchten Standorten beobachtet wird (n=20) und die Anzahl der geflagten Nymphen zum Mai abnimmt.

3.7.3 Statistische Analyse der wirtssuchenden Zecken an trockenen und feuchten Standorten

Um das Vorkommen der Nymphen von *I. ricinus* an trockenen und feuchten Standorten im Bienwald auf Unterschiede zu untersuchen, wurde der Mann-Whitney-U-Test verwendet. Die Stichproben aus den verschiedenen Monaten wurden wegen des großen zeitlichen Abstandes zwischen den Probenahmen als unabhängig angesehen. Bei einer Gruppengröße unter N=10 wird die exakte Signifikanz berichtet.

Der Vergleich der acht Standorte in beiden Jahren zeigt ein hochsignifikantes Ergebnis ($p < 0,001$), trockene und feuchte beflaggte Gebiete unterscheiden sich deutlich im Vorkommen von Nymphen, auch wenn die Jahre 2016 und 2017 einzeln analysiert werden, ergeben sich hochsignifikante Ergebnisse ($p_{2016} < 0,001$, $p_{2017} = 0,001$).

Werden einzelne Monate in den beiden Beprobungsjahren verglichen, ergibt sich für den März ein hochsignifikanter Unterschied ($p = 0,002$, exakte Signifikanz) im Vorkommen von Nymphen an feuchten und trockenen Standorten, als auch für April und Mai ($p < 0,001$, exakte Signifikanz).

Ein Vergleich der Standorte in den beiden Jahren ergab für keinen der Standorte einen Unterschied im Vorkommen von Nymphen auf der Vegetation.

Der Zusammenhang der Nymphenabundanz zu abiotischen Faktoren (Luftfeuchte in Bodennähe und 50cm Höhe, Temperatur in Bodennähe und 50cm Höhe sowie jeweiliges Sättigungsdefizit) wurde mittels Spearman-Rangkorrelation überprüft.

Die Überprüfung beider Probejahre ergab für alle aufgenommenen Faktoren signifikante Korrelationen, die Luftfeuchte-Werte korrelieren negativ ($r_s \text{LFBoden} = -0,389$, $p = 0,006$; $r_s \text{LFHöhe} = -0,333$, $p = 0,021$), die weiteren Faktoren positiv ($r_s \text{TempBoden} = 0,337$, $p = 0,019$; $r_s \text{TempHöhe} = 0,351$, $p = 0,014$; $r_s \text{SDBoden} = 0,419$, $p = 0,003$; $r_s \text{SDHöhe} = 0,402$, $p = 0,005$).

Für das Jahr 2016 ergeben sich ähnliche Korrelationen, die Luftfeuchte-Werte korrelieren erneut negativ ($r_s \text{LFBoden} = -0,575$, $p = 0,003$; $r_s \text{LFHöhe} = -0,623$, $p = 0,001$), die weiteren Faktoren positiv ($r_s \text{TempBoden} = 0,477$, $p = 0,019$; $r_s \text{TempHöhe} = 0,444$, $p = 0,030$; $r_s \text{SDBoden} = 0,489$, $p = 0,015$;

r_s SDHöhe=0,512, $p= 0,011$), wobei die Korrelationskoeffizienten bei allen Faktoren höher liegen, die Signifikanzen dagegen nur bei den Luftfeuchte-Werten deutlicher nachzuweisen sind.

Für das Jahr 2017 ergeben sich keine signifikanten Korrelationen, die Luftfeuchte-Werte korrelieren negativ, die weiteren Faktoren positiv, die Korrelationskoeffizienten zeigen einen schwachen bis mittleren Effekt.

Werden die einzelnen Standorte hinsichtlich Korrelationen zwischen Nymphenabundanz und abiotischen Faktoren untersucht, ergibt sich am Standort F2 eine signifikant positive Korrelation zu Temperatur in 50cm Höhe ($r_s= 0,851$, $p=0,032$), am Standort F3 zum Sättigungsdefizit in 50cm Höhe ($r_s= 0,886$, $p=0,019$), am Standort F4 zu beiden Temperatur-Werten und zum Sättigungsdefizit Höhe (r_s TempBoden=0,928, $p=0,008$; r_s TempHöhe=0,928, $p= 0,008$; r_s SDHöhe=0,812, $p= 0,050$).

An den trockenen Standorten ergaben sich keine signifikanten Korrelationen, die aufgenommenen Luftfeuchte-Werte korrelierten immer negativ, die anderen Faktoren positiv mit der geflaggt Nymphenanzahl.

Bei der Interpretation der Ergebnisse muss erneut die Fallzahl berücksichtigt werden, für beide Probenjahre ergibt sich eine Fallzahl von $N=48$, für ein einzelnes Jahr entsprechend $N=24$, für die Analyse der einzelnen Standorte $N=6$.

3.7.4 Pathogenprävalenz in wirtssuchenden Zecken trockener und feuchter Standorte

Von den 354 Proben mit Zecken der Art *I. ricinus* ($N=1699$) konnten in 40,7% Pathogene nachgewiesen werden. Die höchste Prävalenz nach Art des Erregers getrennt untersucht wurde mit 38,4% für *Rickettsia* spp. nachgewiesen, die Analyse auf *Anaplasma* spp. ergab eine Prävalenz von 4,8%, *B. burgdorferi* s.l. konnte nicht detektiert werden. Als Genospezies konnte in 26,8% der untersuchten Proben *R. helvetica* nachgewiesen werden, in 5,1% *R. raoultii*, in 0,6% *R. monacensis* und in 0,3% *R. rickettsii*. In 4,5% konnte der Nachweis bis *Rickettsia* spp. geführt werden, in 1,1% gelang keine Sequenzierung der Genospezies. Für Erreger der Gattung *Anaplasma* gelang in 4,5% der Nachweis bis zur Genospezies *A. phagocytophilum*, in 0,3% gelang die Sequenzierung bis zur Genospezies nicht. In den Zecken dieser acht Standorte wurden in 2,8% der Proben Doppelinfektionen nachgewiesen werden, in 1,7% der Proben wurden *R. helvetica* mit *A. phagocytophilum* detektiert, in 0,8% *R. raoultii* mit *A. phagocytophilum* und in 0,3% *R. spp.* mit *A. phagocytophilum*. Dreifachinfektionen wurden nicht beobachtet.

Rickettsien konnten in allen Stadien von *I. ricinus* nachgewiesen werden, die höchsten Prävalenzen wiesen Nymphen auf (34,5%), gefolgt von Larven (2,0%), adulten Weibchen (1,4%) und adulten Männchen (0,6%). Bakterien der Gattung *Anaplasma* konnten nur in Nymphen (4,5%) und Larven (0,3%) beobachtet werden.

In den Zecken der trockenen und feuchten Standorte zeigten sich hohe Prävalenzen für *Rickettsia* spp. in Nymphen der Art *I. ricinus*. Tabelle 48 gibt einen Überblick über die maximale und minimale Infektionsraten von *Rickettsia* spp. an den acht Standorten in zwei Jahren.

	2016				2017			
	infiziert	analysiert	Max. IR in %	Min. IR in %	infiziert	analysiert	Max. IR in %	Min. IR in %
Feuchte Standorte								
F1	0	7	0	0	0	31	0,0	0,0
F2	23	29	79,3	17,2	0	10	0,0	0,0
F3	24	37	64,9	13,5	7	25	28,0	8,0
F4	14	20	70	15	0	14	0,0	0,0
Trockene Standorte								
T1	64	93	68,8	13,9	0	41	0,0	0,0
T2	175	218	80,3	16,1	5	169	2,9	0,5
T3	189	254	74,4	15,4	0	116	0,0	0,0
T4	82	114	71,9	14,9	10	69	14,5	2,9

Tab. 48: Prävalenzen *Rickettsia* spp. in *I. ricinus*, geflaggte Nymphen, maximale Infektionsrate (Max.IR) und minimale Infektionsrate (Min. IR), 2016 und 2017

Im Jahr 2016 werden an feuchten und trockenen Standorten ähnlich hohe maximale Infektionsraten beobachtet, nur an einem feuchten Standort lassen sich keine *Rickettsien* nachweisen. Die höchsten Prävalenzen weist der trockene Standort 2 auf (80,3%). Im zweiten Beobachtungsjahr, 2017, werden an allen Standorten geringere Infektionsraten beobachtet, an drei Standorten in feuchten Gebieten und zwei in trockenen Gebieten lassen sich keine *Rickettsien* in Nymphen nachweisen, an den anderen Standorten liegen die maximalen Infektionsraten deutlich unter denen des Vorjahres.

Die Analyse auf signifikante Unterschiede (Fishers Exakter Test) zeigt für *Rickettsia* spp. bei Nymphen von *I. ricinus* hochsignifikante p-Werte ($p < 0,001$) zwischen den beiden Jahren, für *Anaplasma* spp. signifikante Unterschiede ($p = 0,003$).

Eine weitere Analyse mittels Mann-Whitney-U-Test auf Unterschiede in den beiden Gruppen der feuchten und der trockenen Standorte ergibt für die Prävalenz von *Rickettsia* spp. in Nymphen von *I. ricinus* einen signifikanten Unterschied ($p = 0,014$) bei der Betrachtung beider Probenjahre. Die getrennte Analyse der zwei Jahre ergibt für 2016 einen hochsignifikanten Unterschied ($p < 0,001$) zwischen trockenen und feuchten Standorten, für das Jahr 2017 lässt sich kein signifikanter Unterschied feststellen.

Die Analyse der Prävalenzen von *Anaplasma* spp. in geflaggten Nymphen ergibt weder für einen Vergleich beider Probenjahre noch bei Betrachtung der einzelnen Jahre einen signifikanten Unterschied in den beiden Standort-Gruppen trocken und feucht.

4. Diskussion

In der vorliegenden Studie wurden Daten zu Kleinsäuger-Populationen, deren Zeckenbefall, sowie wirtssuchender Zecken im Bienwald aufgenommen. Die sich nun anschließende Diskussion soll zunächst die Rolle der Kleinsäuger-Wirte für die Zeckenpopulationen erörtern und sie in Beziehung setzen zu einer Studie aus Baden-Württemberg, die ebenfalls am Institut für Ökologie und Parasitologie von N. Littwin (Littwin 2016) angefertigt wurde und die der gleichen Methodik folgte. Im Anschluss daran wird die Zeckenlast der Kleinsäuger in Beziehung zur Abundanz wirtssuchender Zecken gesetzt, um eventuelle Abhängigkeiten herauszustellen. Da die Habitate der vorliegenden Studie in Gebieten liegen, die durch hohe Bodenfeuchte und Staunässe gekennzeichnet sind, wird weiterhin verglichen, inwieweit sich die Zeckenfauna im „nassen“ Bienwald von der im „trockenen“ unterscheidet. Ebenso wird die Zeckenabundanz des Bienwaldes mit der Studie aus Baden-Württemberg verglichen. Als letzter Punkt wird die Übertragung von Pathogenen durch Zecken beleuchtet und eine Risiko-Abschätzung für zeckenübertragene Krankheiten im Bienwald vorgenommen.

4.1. Kleinsäuger-Wirte

Kleinsäuger bilden einen wichtigen Teil terrestrischer Ökosysteme und nehmen in borealen Wäldern eine Schlüsselrolle ein (Zárybnická et al. 2017, Wegge und Rolstad 2018). Aufgrund ihrer hohen Vermehrungsrate stellen sie entscheidende Glieder der Nahrungsnetze dar, beeinflussen durch Fraß und Grabtätigkeit die Zusammensetzung der Vegetation und nehmen Einfluss auf Dynamik und Verjüngung in Wald-Ökosystemen sowie offenen Kulturlandschaften (Jerabek und Reiter 2003b). In der Forschung rücken sie wegen ihrer Fähigkeit, humanpathogene Krankheitserreger zu übertragen, verstärkt in den Mittelpunkt (Bordes et al., 2015). Die Eigenschaft, als Reservoir-Wirt für Pathogene zu fungieren, ist eng mit der Rolle als Wirt für Larval- und Nymphenstadien von Zecken verknüpft. Kleinsäuger stellen in den meisten Ökosystemen die Hauptwirte für die ersten Entwicklungsstadien verschiedener Zeckenarten dar, in Deutschland hauptsächlich für *I. ricinus* und *D. reticulatus* (Kiffner et al., 2011, Paulauskas et al., 2009, Perez et al., 2017, Petney et al., 2013, Pfäffle et al., 2013). Diese können über die Blutmahlzeit Pathogene von den Kleinsäuger-Reservoiren aufnehmen und auf den Menschen übertragen. Das Infektionsrisiko für den Menschen hängt damit sowohl von der Anzahl infizierter Zecken als auch von der Anzahl Wirte ab, die eine Übertragung zwischen Zeckenstadien und zwischen Zecken und Menschen ermöglichen (Rosa et al., 2007). Kleinsäuger-Wirte sind entscheidende Komponenten in verschiedensten zeckenübertragenen Pathogen-Systemen (Mysterud et al., 2019, Obiegala et al., 2019, Perez et al., 2017).

4.1.1 Kleinsäuger-Fauna der Untersuchungsgebiete

In Kleinsäuger-Gemeinschaften Mittel-Europas werden in der Regel drei bis vierzehn verschiedene Arten gefunden (Suchomel et al., 2014), wobei *Apodemus flavicollis* (*Af*) und *Myodes glareolus* (*Mg*) die dominanten Arten der Kleinsäuger-Fauna repräsentieren (Fasola und Canova 2000, Paziewska et al. 2010, Radzijeuskaja et al. 2013, Suchomel et al. 2014). Beide Arten können ein weites Spektrum von Habitaten besiedeln und bilden in den meisten Gebieten sympatrische Vorkommen (Baláz et al., 2016, Casula et al., 2019, Zwolak et al., 2016).

In der vorliegenden Studie dominieren diese beide Arten die Kleinsäuger-Fauna in den drei Habitaten über den gesamten Probenzeitraum. Dabei ergeben sich nur geringe Unterschiede zwischen den beiden Arten, die Rötelmaus stellt in drei Probejahren 43,8% aller gefangenen Kleinsäuger, Gelbhalsmäuse 42,1%. Weiterhin werden zu geringem Prozentsatz Zwergspitzmäuse, *Sorex minutus* (*Sm*, 11,0%), und Waldspitzmäuse, *Sorex araneus* (*Sa*, 3,0%) beobachtet. Die statistische Analyse mittels Chi-Quadrat-Test bestätigt die Unterschiede für den Dreijahres-Zeitraum, einzelne Jahre und Standorte auf Signifikanz-Niveau.

Die Zusammensetzung der Artengemeinschaft im Bienwald spiegelt Ergebnisse anderer Studien aus Deutschland wider (Essbauer et al., 2009, Schex, 2011). Verschiedene Studien aus dem europäischen Raum belegen die Rolle der beiden hauptsächlich beobachteten Arten: Fasola (2000) benennt *Mg* als dominante Art in Populationen europäischer Rodentia (Fasola und Canova 2000), bei Galfsky et al. (2019) dominiert im Rahmen einer dreijährigen Studie in Sachsen *Mg* mit 63% gefangener Kleinsäuger, gefolgt von *Af* (35,8%) (Galfsky et al. 2019), in Österreich werden ebenfalls Rötelmäuse als häufigste Arten beschrieben, Individuen der Gattung *Apodemus* werden am zweithäufigsten beobachtet (Jerabek und Reiter 2003b). Für die Karpaten (Tschechische Republik, Slowenien und Polen) werden *Af* (45%) und *Mg* (23,3%) als eudominanten Arten erfasst (Suchomel et al., 2014), in Zentral-Polen sind Artengemeinschaften von *Af*, *A. agrarius* sowie *Mg* typisch (Gliwicz, 1981), *Mg* und *A. sylvaticus* bilden den größten Anteil der Rodentia in Nord-Italien, zusammen mit *Af* bilden sie die wichtigste Gruppe Kleinsäuger in europäischen Wäldern (Canova, 1993). Die dominierenden Arten dieser Studie, *Mg* und *Af*, bilden wichtige Wirte v.a. für das Larval- und Nymphenstadium von *I. ricinus* und sind kompetente Reservoir-Wirte für eine Reihe zeckenübertragener Krankheiten (Bordes et al., 2015, Obiegala et al., 2019). Beide Arten stellen durch ihr Vorkommen an allen drei Probenstandorten wichtige Faktoren in der Ökologie und Epidemiologie zeckenübertragener Krankheiten dar.

Bei den beprobten Standorten im Bienwald handelt es sich um Wald-Biotope, die optimale Bedingungen für Rötel- und Gelbhalsmaus bieten. Während *A. sylvaticus* bezüglich Habitats-Präferenz als Gene-

ralist gesehen wird und auch offene Gebiete besiedelt, sind *Mg* und *Af* strenger an Wald-Habitats gebunden (Gasperini et al., 2016). In Wäldern werden oftmals nur *Mg* und *Af* gefangen, die Kleinsäuger-Fauna im Feld zeigt sich variabler (Paziewska et al., 2010). In der statistischen Analyse konnten mittels Chi-Quadrat-Tests im Jahr 2015 und 2016 signifikante Unterschiede im Verhältnis beider Arten zueinander festgestellt werden, für das erste Jahr ergeben sich keine signifikanten Werte. Bei Betrachtung meiner Standorte ergibt sich für VA kein signifikanter Unterschied, für die beiden weiteren Standorte dagegen schon. Auch der Zwei-Jahres-Vergleich für EG und PS ergibt kein einheitliches Bild, es treten Unterschiede auf, die als signifikant nachgewiesen werden können, andere Vergleiche zeigen keine signifikanten Werte. Daraus lässt sich schließen, dass das Verhältnis *Mg* zu *Af* in einzelnen Jahren und an einzelnen Standorten variiert, die Unterschiede in den Populationen beider Arten aber eher gering ausfallen und die beprobten Habitats im Bienwald gute Bedingungen für beide Arten bieten. Dennoch konnte für den dreijährigen Probenzeitraum in der Populationsanalyse mit CMR-Modellen eine höhere Abundanz für *Mg* gegenüber *Af* ermittelt werden, auch an zwei einzeln betrachteten Standorten (EG und PS) ergibt sich in der Analyse eine höhere Abundanz. Die beprobten Habitats scheinen also für die Rötelmaus bessere Bedingungen zu bieten als für die Gelbhalsmaus.

Die Rötelmaus siedelt sich in allen Waldtypen der gemäßigten Klimazonen an und zeigt sich in ihrer Verbreitung an Wäldern gebunden (Mazurkiewicz 1994, Torre und Arrizabalaga 2008), wobei sie ältere, naturbelassene Waldbestände bevorzugt, aber auch in sukzessierten Beständen vorkommt (Canova und Fasola 1991). Vor allem bei geringen Populationsdichten ist sie im „Kern-Habitat“ Wald zu finden und weicht nur bei hoher Abundanz in freie Flächen aus (Sundell et al., 2012). Sie ist eher in feuchten Gebieten zu finden als in trockenen und zeigt höhere Abundanzen in Waldgebieten nahe Flüssen oder Flussläufen (Haferkorn, 1996, Pachinger und Haferkorn, 1998, Torre und Arrizabalaga, 2008).

Der Bienwald mit seinen mittelnassen Böden, der jahreszeitlich bedingt Staunässe aufweisen kann (siehe Kapitel 2.1), zeigt sich als guter Lebensraum für die Rötelmaus. Alle drei Standorte lagen in ausgereiften Laub-Mischwäldern mit der Hauptbaumart Stieleiche (*Quercus robur*) und gering ausgeprägtem Unterwuchs und Krautschicht. Obwohl für die Rötelmaus in verschiedenen Studien nachgewiesen wurde, dass sie dichten Unterwuchs bevorzugt (z.B. Mazurkiewicz 1994, Jerabek und Reiter 2003b, Baláž et al. 2016), kommt sie in den beprobten Habitats im Bienwald mit den gegebenen Bedingungen besser zurecht als *Af*. Zum einen wird sie wiederholt als Art beschrieben, die auf feuchtem Boden zu finden ist (z.B. Immler 1973, Benedek und Sírbu 2016), zum anderen bevorzugt sie alte Waldbestände. Flowerdew und Ellwoos (2001) konnten zeigen, dass sich die Kleinsäuger-Fauna mit dem Vegetations-Zustand des Waldes ändert: Von Kahlschlag-Gebieten zu reifen Laubwald-Beständen ergibt sich eine Verschiebung von *Microtus agrestis* zu *A. sylvaticus* und *Mg* (Flowerdew und Ellwood 2001). Auch Horvath und Tóth (2018) können höchste Abundanzen von *Mg* in geschützten Alt-Beständen

beobachten (Horváth und Tóth 2018). Ebenso gibt es Studien, die keinen Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der Rötelmaus und vorhandenem Unterwuchs feststellen (Torre und Arrizabalaga 2008).

Daneben werden alle Habitats von Stieleichen dominiert, die am Standort EG selbst bei Vollmast nur spärlich fruktivisieren (A. Behrendt, pers. Mitteilung). Hinsichtlich der Ernährung zeigt sich *Mg* eher als Generalist im Vergleich zu *Af*. Die Rötelmaus frisst wenig Samen, dafür frische Früchte ohne harte Kerne, grüne Pflanzenteile, Rinde oder abgefallene Äste im Winter und zeigt sich als polyphage Art (Gebczynska, 1983, Watts, 1968). Die Gelbhalsmaus dagegen bevorzugt reife Buchenwälder mit fruchtenden Bäumen und ist in allen Jahreszeiten auf Samen spezialisiert (Gasperini et al., 2018, Suchomel et al., 2014). Die trophischen Nischen beider Arten überlappen nur in Mast-Jahren, wenn die Verfügbarkeit von Nahrung keinen limitierenden Faktor darstellt (Zwolak et al., 2016).

In der Studie von Littwin (eigene Arbeitsgruppe) aus Baden-Württemberg war die Abundanz von *Af* in allen Jahren und an allen Standorten, außer im Auwald (AW), höher als die von *Mg*. Die von Littwin beprobten Standorte stellen reife Mischwälder mit einem hohen Anteil fruktivisierender Bäume (*F. sylvatica* und *P. sylvestris*) dar, mit geschlossenem Blätterdach, geringer Bodenfeuchte, schwach ausgeprägter Krautschicht und wenig Totholz. Damit bieten diese Standorte gute Bedingungen für die Gelbhalsmaus. Der Standort AW dagegen ist ein Auwald mit ausgeprägtem Unterwuchs, dichter Krautschicht und feuchten Bodenverhältnissen. An diesem konnte Littwin die höchsten Abundanzen für die Rötelmaus feststellen. In einer Studie aus Spanien, in einer Gebirgsregion im Übergang zwischen mediterraner und euro-sibirischer Zone, konnten für *Mg* höhere Abundanzen in feuchten gegenüber trockenen Waldgebieten beobachtet werden, durchschnittliche klimatische Faktoren zeigten keinen Einfluss, ebenso konnte kein signifikanter Zusammenhang zur Krautschicht und Abundanz von Rötelmäusen beobachtet werden (Torre und Arrizabalaga 2008). Die in der vorliegenden Studie beobachtete geringfügig höhere Abundanz von *Mg* über den gesamten Zeitraum von drei Jahren scheint also auf die höhere Bodenfeuchte, den Vegetationszustand und die größere Anpassungsfähigkeit von *Mg* gegenüber *Af* (Canova, 1993, Gasperini et al., 2018, Mazurkiewicz, 1994, Watts, 1968) zurückzuführen zu sein.

Neben Rötel- und Gelbhalsmaus wurden von mir zwei Spitzmausarten im Freiland gefangen, die Waldspitzmaus (*Sa*) konnte in allen drei Jahren beobachtet werden, die Zwergspitzmaus (*Sm*) wurde nur im zweiten und dritten Probenjahr gefangen. Beide Arten stellen sowohl in dieser Arbeit als auch anderen Studien (Essbauer et al., 2009, Schex, 2011) einen deutlich geringeren Anteil der Kleinsäuger-Fauna. Als insektenfressende Arten, die in geringer Anzahl vorkommen, treten sie selten in Konkurrenz zu

Arten der Ordnung Rodentia. Für die Waldspitzmaus konnte gezeigt werden, dass sie sich Habitate mit Rötel-, Feld- und Waldmaus teilt und eine ähnliche Zeckenfauna aufweist (Bown et al., 2011). Damit stellt auch diese Art einen Reservoir-Wirt für zeckenübertragene Pathogene dar.

Die beobachtete Zusammensetzung der Kleinsäuger-Arten in dieser Arbeit entspricht der Arten-Gemeinschaft mitteleuropäischer Wälder.

Diese hängt v.a. in Wald-Habitaten u.a. vom Nahrungsangebot für bestimmte Arten, Struktur und Vielfalt des Waldgebietes ab (Suchomel et al., 2012) und verändert sich mit Sukzession des Gebietes (Flowerdew und Ellwood 2001). Dabei beeinflussen nicht nur die Gesamt-Abundanz von Wirten das Vorkommen von Zecken, sondern auch die Veränderungen der Populationsdichten innerhalb eines Jahres sowie zwischen verschiedenen Jahren (Krasnov et al., 2007). Populationsdynamiken von Kleinsäuger-Populationen unterliegen in den gemäßigten Klimazonen Europas verschiedenen Aspekten, die in extrinsische und intrinsische Faktoren eingeteilt werden können (Krasnov et al. 2007). Extrinsische Faktoren sind unabhängig von der Populationsdichte der jeweiligen Art und umfassen Nahrungsangebot, Habitat-Struktur, daraus resultierende mikroklimatische Bedingungen, Prädationsdruck, Parasitenbefall oder Seuchen, intrinsische Faktoren sind dichte-abhängig und können auf soziale, physiologische oder genetische Aspekte zurückgeführt werden (Krasnov et al., 2007, Krebs, 2013). In der vorliegenden Studie wurden mikroklimatische Faktoren (extrinsisch) in den jeweiligen Habitaten aufgenommen und die Abundanz der Kleinsäuger als intrinsischer, dichte-abhängiger Faktor ermittelt. Im Folgenden werden diese als Grundlage für die Zeckenfauna der Habitate analysiert.

4.1.2 Populationsdynamiken

Die Abundanz von Kleinsäufern variiert zeitlich und räumlich, d.h. je nach Habitat, als Resultat des Zusammenwirkens von abiotischen und biotischen Faktoren (Zárybnická et al., 2017). Kleinsäuger-Populationen zeigen dabei einen Wechsel von Zu- und Abnahme, mit geringer Populationsdichte im Frühjahr nach Überwinterung, Anstieg der Populationsdichte mit Beginn der Reproduktionsphase und höchster Dichte der Population im Herbst (Pucek et al., 1993, Stenseth et al., 2002). Vor allem für Kleinsäuger nördlicher Verbreitung konnten ausgeprägte Populationsschwankungen sowohl innerhalb eines Jahres als auch zwischen verschiedenen Jahren beobachtet werden (Sundell et al., 2012), Spitzmäuse zeigen dagegen generell weniger Schwankungen in der Abundanz (Mysterud et al., 2019, Tast et al., 2005).

In der vorliegenden Studie zeigten sich für alle gefangenen Kleinsäuger in allen Habitaten zunächst geringe Populationsdichten (Individuen/ha) im Frühjahr (April und Mai), vor dem Einsetzen der Reproduktionsphase, ein Absinken der Individuenzahl im September und ein geringer Anstieg im Oktober.

Das Anwachsen der Populationen beginnt an allen Standorten im Jahr 2014 erst spät im Juni und Juli. Das vorangegangene Jahr (2013) war durch ausgedehnte Regenfälle gekennzeichnet, die sich in einem hohen Jahresmittel (1038,5mm/m², Quelle: www.wetter.rlp.de, Klimastation Schaidt, Bienwald) niederschlugen, noch zu Beginn des Jahres 2014 standen weite des Bienwalds unter Wasser. Obwohl die durchschnittlichen Lufttemperaturen im März (8,05° C, Klimastation Schaidt, 2m) und April (12,46° C) höher lagen als in den beiden folgenden Probejahren (März 2015: 6,21° C, April 2015: 10,03° C sowie März 2016: 4,87° C und April 2016: 8,86° C) scheinen die durchnässten Böden keine geeigneten Bedingungen für die Reproduktion von Kleinsäugetieren zu bieten. Die folgenden Probenjahre sind durch deutlich weniger Niederschläge gekennzeichnet (Jahresmittel 2014: 723,3mm/m², 2015: 493,2mm/m², 2016: 682,2mm/m², Klimastation Schaidt). Dennoch zeigt sich die höchste Individuendichte aller drei Jahre im Jahr 2014, am Standort EG mit 76 Ind/ha, am Standort PS mit 60 Ind/ha, nur der Standort VA liegt mit 32 Ind/ha geringfügig unter dem von 2015 mit 36 Ind/ha. Die hohe Bodenfeuchte, die sich im Laufe des ersten Probenjahres (2014) verliert, scheint für ein verzögertes Einsetzen der Reproduktionsphase verantwortlich zu sein, die weiteren Bedingungen in den Habitaten zeigen sich aber für alle Kleinsäuger als günstig.

Am Standort EG wurden im Herbst 2014 Kultivierungsmaßnahmen zur Reduktion der Weymouthskiefer (*Pinus strobus*) mit Vollernter und Rückezug durchgeführt, die zu einer massiven Verdichtung des Bodens führten. Im Jahr darauf wurden die geringsten Individuenzahlen pro Hektar am Eichelgarten im gesamten Probenzeitraum verzeichnet. Kleinsäuger sind an die bestehenden Bodenverhältnisse gebunden und besitzen nur geringe Aktionsradien (Leibl, 1988). Sie reagieren auf bodennahe Veränderungen eines Habitats und forstwirtschaftliche Maßnahmen besonders empfindlich (Gasperini et al. 2016, Horváth und Tóth 2018). Verschiedene Studien konnten zeigen, dass sich zwar kein klarer Effekt der Baumfällung auf Rötelmäuse ergab, sich aber ein negativer Effekt durch die veränderte Bodenbeschaffenheit (Aufbrechen des Bodens) verzeichnen ließ (Hansson, 1978, Zwolak et al., 2016). Die geringe Abundanz der Kleinsäuger am EG lässt sich im Jahr 2015 wahrscheinlich auf die zuvor durchgeführten Waldarbeiten zurückführen. Im jahreszeitlichen Verlauf lässt sich für den Standort EG ein erstes Einsetzen der Reproduktion im April beobachten, die Populationsdichten sind aber auch aufgrund der Wintersterblichkeit (Stenseth et al., 2002) sehr gering. Ab August steigen die Individuenzahlen/ha an und erreichen im Oktober nochmals einen hohen Wert (28 Ind/ha). Die gleiche Populationsdichte (28 Ind/ha) wird im April 2016 beobachtet, was dem höchsten Frühjahrs-Wert in den drei Probejahren entspricht. Dem Frühjahr 2016 ging ein milder Winter 2015 voraus, mit durchschnittlichen Lufttemperaturen (2m, Station Schaidt) von 6,55° C im Dezember, 3,25° C im Januar und 4,44° C im Februar. Für die Rötel- und die Gelbhalsmaus wurde unter dem Einfluss milder Temperaturen Winter-Reproduktion nachgewiesen (Burkhardt und Schlund 2005, Turni 2005), so dass eine geringe Wintersterblichkeit und

mögliche ganzjährige Reproduktion zu den hohen Abundanzen am Beginn des Jahres 2016 geführt haben können. Es erfolgt dann aber eine Abnahme der Populationsdichte und ein Anstieg in den Sommermonaten, Ende 2016 werden die Populationsdichten (64 Ind/ha) erreicht, die denen des Jahres 2014 im Oktober entsprechen. Obwohl die meisten Kleinsäuger-Populationen auf Baumfällung mit einem Anstieg der Individuenzahl reagieren (Zwolak et al., 2016), konnten am Standort EG erst nach zwei Jahren Populationsdichten beobachtet werden, die denen vor der Bearbeitung entsprachen.

Der Standort Viehunger Allee (VA) zeichnet sich in allen drei Jahren dieser Studie durch die niedrigsten Populationsdichten im Vergleich zu den beiden anderen Standorten aus. Dieses Habitat ist durch eine hohe Dichte an Wildschweinen gekennzeichnet, es wurden wiederholt Suhlen und Grabtätigkeit auf der Beprobungsfläche beobachtet. Wildschweine können auf verschiedene Art und Weise Kleinsäuger-Populationen beeinflussen. Zum einen ernähren sich Wildschweine das ganze Jahr über von tierischer Kost und bejagen neben Wirbellosen auch Amphibien, Reptilien, Säuger und Vögel (Barrios-Garcia und Ballari 2012). Neben direkter Jagd auf Kleinsäuger haben sie durch intensive Grabtätigkeit negativen Einfluss auf Rodentia, die Tunnelsysteme nahe der Oberfläche anlegen, und verringern das Nahrungsangebot für insektenfressende Kleinsäuger wie Spitzmäuse (Genov und Massei 2004). Singer et al. (1984) konnten für *Clethrionomys gapperi* und die Spitzmausart *Blarina brevicauda* in den USA zeigen, dass beide Arten durch das Umwälzen des Bodens im Habitat an den Rand des Aussterbens gebracht wurden (Singer et al., 1984). Daneben graben Wildschweine im Frühjahr, während Geburt und Säugen der Frischlinge, gezielt Vorräte und Nester von Kleinsäugetern aus und üben damit einen Einfluss auf Kleinsäuger-Populationen aus (Focardi et al., 2000).

Im Jahr 2014 zeigen die Kleinsäuger-Populationen in der Viehunger Allee trotz geringer Individuenzahl einen ähnlichen jahreszeitlichen Verlauf wie die an den beiden anderen Standorten. Nach geringen Dichten im Frühjahr erreichen die Populationen im Juli ein Maximum (32 Ind/ha), danach fällt die Populationsdichte langsam bis zum Jahresende ab. Im Jahr 2015 wird die maximale Abundanz erst im Sommer (August: 36 Ind/ha) erreicht, diese ist aber die höchste Abundanz, die in den drei Probejahren beobachtet wurde. Im Dezember 2014 sowie Januar und Februar 2015 lagen die mittleren Lufttemperaturen (2m, Klimastation Schaidt) unter denen des Vorjahres im gleichen Zeitraum (Februar 2014: 4,71° C; Februar 2015: 0,94° C), so dass zum einen davon ausgegangen werden kann, dass keine Winter-Reproduktion der Kleinsäuger stattfand und zum anderen durch die später einsetzende Vegetationsperiode das Aufbrechen des Bodens durch Wildschweine auf Nahrungssuche in stärkerem Maße stattgefunden haben könnte als im Vorjahr. Dennoch ermöglichten die trockeneren Bedingungen im Jahr 2015 an diesem Standort eine höhere Abundanz der Kleinsäuger als im Vorjahr 2014.

Die Lufttemperaturen (2m, Klimastation Schait) Ende 2015 und Anfang 2016 lagen über denen des Winters 2014/15 (Februar 2015: 0,94° C, Februar 2016: 4,45° C), so dass im April 2016 eine mittlere Populationsdichte beobachtet wurde, die im Juni ein Maximum (12 Ind/ha) erreichte, ein zweites Maximum wurde im September beobachtet. Generell aber liegen die Individuenzahlen im Jahr 2016 am Standort VA unter denen der beiden Vorjahre.

Jeweils Ende der beiden Jahre 2014 und 2016 waren im Bienwald Vollmasten zu verzeichnen (Axel Behrendt, pers. Mitteilung). Kleinsäuger-Populationen reagieren stark auf Mastereignisse (Pucek et al., 1993, Zwolak et al., 2016), da kurze Lebensspanne und Generationszeit es ermöglichen, schnell auf Nahrungsverfügbarkeit zu reagieren. Vor allem Eichel- und Buchenmasten wirken sich auf die Kleinsäuger-Abundanz aus (Ostfeld et al., 1996), in der Regel steigen durch die größere Verfügbarkeit von Samen die Überlebensraten im Winter, so dass höhere Abundanzen im Folgejahr resultieren (Imholt et al., 2017). Diese ließen sich am Standort VA im Frühjahr 2015 nicht beobachten, erst im Jahresverlauf nahm die Individuen-Dichte deutlich zu, dafür lagen die Abundanzen im Jahr 2016 unter denen der beiden Vorjahre.

Auch am dritten Standort, Porbelsee (PS), wurden die höchsten Abundanzen im Sommer 2014 (Juli: 60 Ind/ha) beobachtet, ein Anstieg der Populationsdichte erfolgte dann im Oktober 2014. Dieser Anstieg ist auch im Oktober 2016, ebenfalls ein Mastjahr, zu beobachten, was ein Hinweis darauf sein könnte, dass die größere Verfügbarkeit von Nahrung zu einem Anwachsen der Populationen führte. Wie auch am Standort EG wurden am Porbelsee die höchsten Abundanzen der dreijährigen Beprobungsphase im Juli 2014 beobachtet (60 Ind/ha), danach sank die Individuendichte kontinuierlich, bis im Oktober die beschriebene Zunahme erfolgte.

Im Jahr 2015 erfolgte ein Anwachsen der Population erst im Juni, ein zweites Maximum wurde im August beobachtet, woraufhin die Individuendichte abnahm. Ein deutlicher Anstieg im Herbst (Oktober) konnte 2015 nicht beobachtet werden. Die mittlere Abundanz ($\bar{x}=28,57$) im Jahr 2015 lag über der aus dem Jahr 2014 ($\bar{x}=25,71$), aber unter der aus dem Jahr 2016 ($\bar{x}=31,43$).

Mastereignisse im Bienwald scheinen längerfristige Auswirkungen auf die Kleinsäuger zu haben, ein Muster lässt sich aber nicht beobachten. Eine Vorhersage über Kleinsäuger-Abundanzen anhand von Mast-Ereignissen zu treffen, erscheint für die beprobten Standorte im Bienwald aber nur schwer möglich.

4.1.3 *A. flavicollis* und *M. glareolus* als dominante Arten

In Kleinsäuger-Populationen europäischer Wälder stellen *Mg* und *Af* dominierende Arten dar (Baláž et al., 2016, Radzijeuskaja et al., 2013, Suchomel et al., 2014). Da Kleinsäuger wichtige Wirte für die ersten Lebensstadien von Zecken darstellen, kommt Rötel- und Gelbhalsmaus eine entscheidende Bedeutung als Wirtsindividuen zu (Paulauskas et al., 2009). Diese beiden Arten werden im Folgenden hinsichtlich ihrer Populationsdynamiken, des Geschlechterverhältnisses und der Altersstruktur der gefangenen Individuen betrachtet und die gewonnenen Ergebnisse diskutiert.

Die Populationsdichten von *Af* können stark fluktuieren (Pfäffle et al., 2015a, Suchomel et al., 2012). In der vorliegenden Studie wurde die höchste Abundanz (N=79) im ersten Probenjahr ermittelt, woraufhin ein Absinken der Populationsdichte folgte, im Jahr 2015 konnten nur noch 20 Individuen beobachtet werden, im letzten Beprobungsjahr erholten sich die Populationen und stiegen wieder an (N=54), erreichten aber nicht das Niveau von 2014. In der Studie in Baden-Württemberg (Littwin 2016) zeigten sich für *Af* noch deutlichere Schwankungen zwischen den Probenjahren, im zweiten Probenjahr kam es zu einem Zusammenbruch der *Af*-Populationen an allen Standorten, im anschließenden Jahr erholten sich die Populationen wieder. Für die Populationen von *Af* werden Häufigkeitsschwankungen im Rahmen eines dreijährigen Zyklus beschrieben, bei dem alle drei Jahre ein Höhepunkt erreicht wird, woraufhin ein Zusammenbruch der Population erfolgt (Leibl, 1988). Da die Reproduktion im Winter unterbrochen wird und erst im Frühjahr wieder beginnt, erreicht *Af* im Sommer die höchsten Abundanzen, dann sinken die Populationsdichten und sind in den Wintermonaten (November/Dezember) am geringsten (Paziewska et al., 2010).

Diese Dynamik konnte auch in den Habitaten im Bienwald beobachtet werden, im ersten und dritten Jahr konnten die höchsten Abundanzen jeweils im Juli beobachtet werden, im zweiten Probenjahr im August. In Jahr eins und drei wurde im Oktober nochmal ein Anstieg der Populationsdichte beobachtet, der auf das erhöhte Nahrungsangebot zurückgeführt werden kann. Da Gelbhalsmäuse auf Samen spezialisiert sind (Gasperini et al., 2018, Suchomel et al., 2012), profitieren sie von fruchtenden Bäumen in dieser Jahreszeit. Beide Effekte führen dazu, dass die Abundanzen der Gelbhalsmaus 2014 und 2016 über denen der Rötelmaus liegen. Da aber im zweiten Jahr ein deutlicher Rückgang der Individuenzahl zu beobachten war, liegen die Abundanzen für *Mg* bei Betrachtung des gesamten Probenzeitraumes von drei Jahren über denen der Gelbhalsmaus.

Im Vergleich mit der Waldmaus (*A. sylvaticus*) fällt für die Gelbhalsmaus auf, dass im Frühjahr und im Sommer der Anteil der juvenilen Tiere höher ausfällt (Marsh und Montgomery 2008). Bei den gefangenen Mäusen im Bienwald überwog in allen drei Jahren der Anteil der juvenilen und subadulten Tiere gegenüber der Gruppe der Adulten. Die höchsten Abundanzen wurden dabei jeweils in den Monaten Juli und August beobachtet. Die Unterschiede zeigen sich auch in der analytischen Statistik, an zwei

Standorten, EG und PS, lassen sich zwischen den Jahren bzw. im Dreijahreszeitraum signifikante Unterschiede zwischen der adulten und juvenilen, respektive der adulten und den beiden anderen Altersklassen nachweisen. Im ersten und dritten Probenjahr wird damit ein jahreszeitlich bedingtes Anwachsen der Population dokumentiert. Das Geschlechterverhältnis in Juvenil-Stadien ist ausgeglichen (Marsh und Montgomery 2008), unter Adulten ist es variabel mit Tendenz zu einem Überschuss an männlichen Tieren (Radda et al. 1969, Turni 2005, Marsh und Montgomery 2008). Dies konnte am Standort VA auch im Bienwald beobachtet werden, an den anderen Standorten ergeben sich variable Geschlechter-Verhältnisse, bei denen in verschiedenen Jahren sowohl Männchen als auch Weibchen überwogen. Da keinerlei Signifikanzen errechnet werden konnten, ist von einem ausgewogenen Geschlechter-Verhältnis auszugehen.

Hinsichtlich der Populationsdichte für die Rötelmaus ergeben sich in der vorliegenden Studie zwischen den drei Beprobungsjahren wenig Schwankungen. Im Jahr 2014 wurde ähnlich wie bei *Af* die höchste Abundanz beobachtet (N=59), im Jahr 2015 wurde annähernd die gleiche Anzahl Tiere gefangen (N=54), im letzten Jahr die geringste Anzahl (N=46). Dies steht im Kontrast zu den Ergebnissen der Studie aus Baden-Württemberg, bei der in allen vier Habitaten deutliche Schwankungen in der Abundanz der Rötelmaus aufgenommen wurden.

Die Populationen von *Mg* unterliegen in Mitteleuropa zyklischen Schwankungen in Intervallen von drei bis fünf Jahren (Boonstra et al., 1998, Tkadlec et al., 2019, Zárbybnická et al., 2017), in Norddeutschland (Sachsen und Niedersachsen) wurden kürzere Zyklen von zwei bis drei Jahren beobachtet (Imholt et al., 2017), in südlichen Breiten zeigte sich in einer sechsjährigen Studie kein Unterschied in der Populationsdichte bis auf einen Anstieg im letzten Jahr (Amori et al., 2000). Zyklische Schwankungen von Wühlmaus-Populationen unterliegen abiotischen Faktoren des jeweiligen Habitats, v.a. der Vegetationsperiode, die über Einsetzen und Länge der Fortpflanzungszeit entscheidet (Tkadlec und Zejda 1998).

Die vergleichbaren Abundanzen im Probenzeitraum weisen darauf hin, dass die Beobachtungen in einer stabilen Phase der Rötelmaus-Populationen stattgefunden haben und die Fortpflanzungsperioden in den drei Probenjahren vergleichbar waren. Die geringere Dichte im letzten Probenjahr (2016) könnte darauf hindeuten, dass sich die Rötelmaus-Populationen am Ende eines mehrjährigen Zyklus befanden.

Daneben ergeben sich jahreszeitliche Schwankungen durch geringere Überlebensraten im Frühjahr, Reproduktionsphasen im Sommer und Abwanderungen im Winter (Crespin et al., 2002), wodurch die Populationsdichten im Frühjahr kleiner sind als im Herbst (Sundell et al., 2012). Betrachtet man die Individuendichte der Rötelmaus im Habitat PS, das keinen Störungen durch Kultivierungsmaßnahmen

oder Wildschweinen unterlag, so lässt sich diese Entwicklung in den einzelnen Probejahren bestätigen. Zu Beginn der Beprobungen im April zeigen sich wenig Individuen/ha, die höchsten Abundanzen wurden stets im Juni und Juli beobachtet, im August sanken die Populationsdichten, für das Jahr 2016 konnte ein zweiter Anstieg der Populationsdichte im Oktober verzeichnet werden. Die Rötelmaus zeigt damit hohe Abundanzen in Monaten, die für wirtssuchende Zecken eher ungünstige Bedingungen bieten (Paulauskas et al., 2009) und es stellt sich die Frage, inwieweit dies ihre Bedeutung als Wirtstier für Zeckenstadien beeinflusst. Der Betrachtung des Zeckenbefalls der Rötelmaus kommt im nächsten Abschnitt der Diskussion besondere Bedeutung zu.

Die Populationsdynamiken der Rötelmaus sind besonders im Frühjahr durch eine hohe Sterblichkeit junger Rötelmäuse gekennzeichnet, zum einen sind Embryonen größerer Würfe kleiner und damit anfälliger, zum anderen findet durch Einwanderung fremder Männchen und Weibchen häufig Infantizid statt (Burkhardt und Schlund 2005). Im Probenzeitraum nahm unter den gefangenen Rötelmäusen die Altersklasse der adulten Individuen den größten Anteil ein, gefolgt von der Gruppe der Subadulten und der Juvenilen. Diese Unterschiede konnten in der statistischen Analyse für den Standort EG als signifikant nachgewiesen werden, für die anderen Standorte ergaben sich keine signifikanten Werte. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, dass bei geringem Stichprobenumfang schwache Effekte in der Analyse nur wenig zum Tragen kommen und weniger signifikante p-Werte ermittelt werden. Darauf kann in diesem Fall die Diskrepanz zwischen deskriptiver und analytischer Statistik zurückgeführt werden.

Im Jahresverlauf lässt sich beobachten, dass in den ersten Probenmonaten fast ausschließlich adulte Tiere gefangen wurden, in den Sommermonaten dagegen überwiegend juvenile und subadulte Individuen. Im jeweils letzten Probenmonat konnten erneut juvenile Individuen gefangen werden, die zum einen den Anstieg der Populationsdichte gegen Ende des Jahres erklären können, zum anderen darauf hinweisen, dass im Bienwald die Anzahl der Würfe bei Rötelmäusen zwei bis drei pro Jahr und Weibchen beträgt. Dies entspricht der beschriebenen Populationsentwicklung und Altersstruktur im mitteleuropäischen Raum (Burkhardt und Schlund 2005, Shore und Hare 2008).

Das Geschlechterverhältnis bei Rötelmäusen ist bei Geburt ausgeglichen, wird aber von Jahreszeit und Populationsdichte bestimmt, in der Regel nimmt der Weibchenanteil nachgeburtlich ab (Burkhardt und Schlund 2005, Shore und Hare 2008). Außerdem weisen männliche Tiere größere Aktionsradien auf, so dass im Freiland mehr männliche Tiere gefangen werden (Shore und Hare 2008; Viro und Niethammer 1982). Über den dreijährigen Probenzeitraum zeigte sich das Geschlechterverhältnis der Rötelmaus annähernd ausgeglichen (Männchen 50,3%, Weibchen 49,7%).

Am Standort VA wurden in den ersten beiden Jahren deutlich mehr männliche als weibliche Tiere gefangen (75% bzw. 87,5%). Hier lagen nur geringe Populationsgrößen vor, woraus sich eine scheinbare Tendenz ergeben kann, und der Unterschied kann auf unterschiedliches Verhalten der Geschlechter zurückgeführt werden. An den anderen Standorten wurden in einzelnen Jahren mehr Weibchen gefangen, wobei kein Muster zu erkennen ist, der Weibchen-Überhang tritt in verschiedenen Jahren auf. Die statistische Analyse ergab keine signifikanten Unterschiede, so dass von einem ausgewogenen Verhältnis ausgegangen werden kann.

Damit lässt sich aus den in dieser Studie gefangenen Individuen der beiden Arten, *Af* und *Mg* schließen, dass die Populationen hinsichtlich jahreszeitlicher Dynamik, Altersstruktur und Geschlechterverhältnis typischen Population entsprechen.

Dennoch wurden in dieser Studie unter den gegebenen Bedingungen deutlich weniger Kleinsäuger gefangen als in den vier Habitaten in Baden-Württemberg. Littwin konnte in drei Probenjahren 2909 Kleinsäuger fangen, es dominierte *Af* (N= 1495), gefolgt von *Mg* (N=1241), weiterhin wurden *S. araneus*, *S. minutus*, *A. sylvaticus* und *M. agrestis* gefangen. Im ersten Probenjahr, 2012, konnten zum einen die höchsten Abundanzen beobachtet werden (N=1174), zum anderen wurden sechs verschiedene Arten gefangen. Im Jahr 2013 folgte ein drastischer Einbruch der Populationen aller Spezies, Littwin verzeichnete nur noch 588 Fänge aus vier verschiedenen Arten. Im letzten Probenjahr erholten sich die Populationen und erreichten mit N=1147 annähernd das Niveau des ersten Probenjahres.

Derart starke Schwankungen wurden im Bienwald nicht beobachtet, was wahrscheinlich auf die geringen Populationsgrößen zurückgeführt werden kann. Durch hohe Siedlungsdichten entsteht sozialer Stress, der in Kombination mit reduziertem Nahrungsangebot zum Zusammenbruch einer Population führen kann (Leibl, 1988), wobei beide Faktoren eng miteinander gekoppelt sind: Geringeres Nahrungsangebot führt zur Ausweitung der Aktionsradien, welche häufigere Begegnungen z.B. an Futterplätzen nach sich zieht (Bäumler, 1973). Da die Populationsdichten beider Mausarten in den beprobten Habitaten im Bienwald gering ausfielen, entfallen Faktoren wie Nahrungsknappheit oder sozialer Stress. Beide Spezies können daher - bei geringen Individuendichten – stabile Populationen ausbilden. Auch innerartliche Konkurrenz zwischen *Af* und *Mg* spielt aufgrund der geringen Populationsgröße in den Habitaten im Bienwald keine Rolle. Darüber hinaus stellt eine aktuelle Studie heraus, dass die intraspezifische Konkurrenz dieser beiden Arten deutlich geringer ausfällt als bisher angenommen, da sie verschiedene ökologische Nischen ausbilden und bei hohen Populationsdichten ihre Aktionsradien verkleinern (Casula et al., 2019).

Die Populationsanalyse mit Capture-Mark-Recapture-Modellen erlaubt es, Schätzungen der Individuendichte einer Art in einem bestimmten Zeitraum vorzunehmen. Sie ermöglichen damit einen Einblick in Populationsdynamiken, der sich unabhängig vom individuellen Fangergebnis zeigt. Für diese Studie wurde das Jolly-Seber-Modell für offene Populationen gewählt, da es robust gegenüber Verlusten ist, die beim Fang auftreten und sich gegenüber Zuwachs und Abnahme von Populationen unempfindlich zeigt (Jolly 1965, Seber 1965, Lebreton et al. 1992, Schwarz und Seber 1999, Pollock 2000).

Allerdings wurde die Berechnung der Populationsgrößen mittels Capture-Mark-Recapture-Modellen in dieser Studie durch den geringen Stichprobenumfang erschwert, nötige Mindestgrößen wurden nicht an allen Standorten erreicht, die Auswertungszeiträume deshalb auf den dreijährigen Zeitraum ausgedehnt (Gilbert, 1973, Nichols et al., 1981). Dennoch lassen die Modelle zwei Tendenzen erkennen: Die deutlich geringere Abundanz beider Spezies im Vergleich zur Studie aus Baden-Württemberg wird bestätigt und die leicht höhere Abundanz von *Mg* gegenüber *Af* nachgewiesen.

Littwin konnte in ihrer Studie aus Baden-Württemberg bestätigen, dass die Abundanz von *Af* in allen Jahren an allen Standorten höher ausfiel als die von *Mg*. Die Habitate in ihrer Studie bieten für Gelbhalsmäuse bessere Bedingungen als für Rötelmäuse. Nur an einem Standort, dem Auwald (AW), konnten höhere Abundanzen von *Mg* beobachtet werden, was sich durch die hohe Bodenfeuchte des Standortes erklären lässt. Dennoch wurden an diesem Standort ebenfalls hohe Abundanzen von *Af* beobachtet, was bestätigt, dass ein gemeinsames Vorkommen ohne interspezifischen Konkurrenzausschluss bei diesen Arten möglich ist, solange das Habitat entsprechende Ressourcen (Laubstreu, Krautschicht, Bodenfeuchte, Totholz, fruchtende Baumarten, etc.) bietet.

Die geringen Populationsgrößen der Kleinsäuger im Bienwald, die zum einen durch den individuellen Fang und zum anderen durch die Populationsanalyse aufgrund des Jolly-Seber-Modells errechnet wurden, scheinen auf die feuchten Bodenverhältnisse zurückzuführen zu sein. Sowohl Gelbhalsmaus als auch Rötelmaus sind Arten, die Tunnelsysteme im Boden (bis 10 cm Tiefe) und in der Laubstreu sowie Nester (durchschnittlich bis 50 cm Tiefe) anlegen (Burkhardt und Schlund 2005, Marsh und Montgomery 2008, Shore und Hare 2008). Dafür finden sie im „nassen“ Teil des Bienwalds (siehe Kapitel 2.1) keine guten Bedingungen, auch wenn die drei beprobten Habitate hinsichtlich Waldzustand, klimatischen Bedingungen sowie Nahrungsangebot den vier Habitaten aus der Studie von Littwin gleichen. Durch Forschungen zu Kleinsäugerpopulationen aus Überflutungsgebieten wurde herausgestellt, dass die Populationsdichten nach Überschwemmungen sehr gering ausfallen und Flutungsereignisse im Frühjahr deutlich schlechter toleriert werden als solche im Sommer, da die Kleinsäuger zusätzlich durch Wärmeverlust geschwächt werden (Haferkorn, 1996, Pachinger and Haferkorn, 1998).

Die beprobten Habitate meiner Studie lagen in einem Teil des Bienwaldes, der durch saisonale Überflutung gekennzeichnet ist, die oftmals im Frühjahr stattfindet (Kapitel 2.1). Die geringe Abundanz der Kleinsäuger kann offenbar auf die ungünstigen abiotischen Bedingungen zurückgeführt werden.

Die Zusammensetzung der Kleinsäugerfauna in der vorliegenden Studie ist aber hinsichtlich Anzahl und Art der Kleinsäuger vergleichbar. Im Jahr 2014 wurden Beprobungen parallel in Baden-Württemberg und im Bienwald durchgeführt. In allen Habitaten wurden im Bienwald 79 (57,2%) Gelbhalsmäuse und 59 (42,8%) Rötelmäuse gefangen, während in Baden-Württemberg 623 Gelbhalsmäuse und 460 Rötelmäuse gefangen wurden, was 57,5% (*Af*) und 42,4% (*Mg*) entspricht. Trotz eines erheblichen Unterschiedes in der Abundanz zeigt sich das Verhältnis der beiden Spezies unter den gegebenen Bedingungen im Jahr 2014 gleich, woraus sich schließen lässt, dass dieses Verhältnis ein stabiles Muster für Kleinsäuger-Populationen in Mittel-Europa darstellt. Diese beiden Schlussfolgerungen, dass sich in Habitaten mit hoher Bodenfeuchte, die im Jahresverlauf zeitweilig überschwemmt sein können, nur geringe Abundanzen von Kleinsäuger-Populationen ausbilden, diese aber in ihrer Zusammensetzung mit geeigneten Habitaten vergleichbar sind, stellen ein wichtiges Ergebnis meiner Studie hinsichtlich der Kleinsäuger-Populationen dar.

4.1.4 Abiotische Faktoren und ihre Auswirkungen auf Kleinsäuger-Populationen

Die Verbreitung von Kleinsäufern in bestimmten Habitaten unterliegt keiner zufälligen Verteilung, sondern stellt das Ergebnis einer Reihe biotischer und abiotischer Faktoren dar (Zárybnická et al., 2017). In der vorliegenden Studie wurde deshalb die Abhängigkeit der Kleinsäuger-Populationen von verschiedenen abiotischen Faktoren untersucht, wobei Temperatur-Werte, Regenmengen und relative Luftfeuchte-Werte auf ihren Einfluss mittels Spearman-Rang-Korrelationen (siehe Kapitel 3.1.4) überprüft wurden.

Dabei konnten für die beiden Temperatur-Werte des Vormonats (durchschnittliche Temperatur und Minimum-Temperatur) häufiger signifikant positive Korrelationen festgestellt werden, ebenso korrelierte die durchschnittliche Luftfeuchte des Probenmonats mehrfach signifikant positiv zur Mäuseanzahl und die Parameter zur Regenmenge (Durchschnitt des Vormonats und Regenmenge am Beprobungstag). Eine Studie aus der Tschechischen Republik konnte für *Af* und *Mg* aufzeigen, dass der Faktor Temperatur die Abundanzen beider Spezies positiv beeinflusst, während der Faktor Regenmenge negativen Einfluss ausübte (Zárybnická et al., 2017).

Betrachtet man die einzelnen Habitate jeweils über drei Jahre, ergeben sich an allen Standorten signifikant positive Korrelationen zur durchschnittlichen Temperatur des Vormonats.

Der positive Effekt der Temperatur kann in der vorliegenden Studie damit bestätigt werden, der negative des Faktors Regenmenge dagegen nicht.

Es zeigte sich zwischen den Probenjahren ein entscheidender Unterschied: Während in den ersten beiden Probejahren zahlreiche Korrelationen festgestellt wurden, ergibt sich für das Jahr 2016 in keinem der beprobten Habitate eine Korrelation. Stenseth et al. (2002) konnten in ihrer Studie zeigen, dass klimatische Variablen (NAO, North Atlantic Oscillation) nur geringfügige Effekte auf die Abundanz von *Af* und *Mg* haben, dafür aber die Verfügbarkeit von Nahrung, die ebenfalls von klimatischen Faktoren abhängt, einen Einfluss auf beide Arten ausübt (Stenseth et al., 2002).

Das letzte Probenjahr, 2016, zeigte bezüglich der aufgenommenen Faktoren keine extremen Schwankungen, im Herbst fand Eichen-Vollmast statt. Es ist also denkbar, dass sich keine Korrelationen zeigten, weil der Faktor Samenproduktion der entscheidende war. Ebenso muss berücksichtigt werden, dass die Fallzahlen gering ausfielen, gerade bei der Betrachtung einzelner Jahre.

Ein schwacher Effekt führt erst bei einem größeren Stichprobenumfang zu signifikanten p-Werten, d.h. schwache Effekte werden in der analytischen Statistik nicht als signifikant herausgestellt.

In der Literatur wird immer wieder darauf verwiesen, dass landschaftliche Faktoren (Wiese oder Grasland, Heckenbiotope, Bodendeckung) sowie klimatische Faktoren wenig Einfluss auf Rötelmäuse ausüben (Hansson 1978, Torre und Arrizabalaga 2008, Perez et al. 2016). In der vorliegenden Studie zeigt *Mg* weniger Korrelationen zu den aufgenommenen Faktoren als *Af*, sowohl im dreijährigen Zeitraum, als auch in einzelnen Probejahren oder an verschiedenen Standorten. Damit bestätigt sich auch in dieser Studie, dass die Rötelmaus eine generalistische Art darstellt, die unabhängig von klimatischen Bedingungen stabile Populationen ausbildet. Die größeren Schwankungen der Gelbhalsmaus, wie sie sich in der Populationsdynamik zeigen, können auf die größere Abhängigkeit dieser Art von Umweltfaktoren (Leibl, 1988) zurückgeführt werden.

Die Interpretation der linearen Regressionsmodelle, die für den Dreijahres-Zeitraum und für 2014 durchgeführt werden konnten, muss erneut unter der geringen Fallzahl erfolgen. Komplexe Modelle erweisen sich gegenüber geringen Fallzahlen als anfällig, vor allem wenn Multikollinearität der Faktoren vorliegt. Deshalb soll hier nur der Effekt der Jahreszeiten hervorgehoben werden, der im Dreijahres-Modell einen Einfluss der Jahreszeit Sommer auf die Abundanz der Kleinsäuger zeigte, im Jahr 2014 einen von Sommer und Herbst. Dieser Effekt lässt sich durch die Analyse der Populationsdichte bestätigen, im Sommer lassen sich die höchsten Abundanzen beobachten, gegen Ende der Jahre 2014 und 2016 auch im Herbst nochmals ein Anstieg.

Die Populationsdynamiken von Kleinsäugetieren bilden die Grundlage für den Lebenszyklus von Zecken, Kleinsäuger sind wichtige Wirte für Larval- und Nymphenstadien (z.B. Paulauskas et al. 2009, Byrkjeland 2015, Cull et al. 2017, Perez et al. 2017, Tkadlec et al. 2019). Die Chance, einen geeigneten

Wirt zu finden, hängt entscheidend von der Entwicklung der Kleinsäuger-Populationen ab (Tkadlec et al., 2019). Im folgenden Teil wird deshalb die Abundanz der verschiedenen Zeckenarten und -stadien auf den gefangenen Kleinsäufern analysiert.

4.2 Zeckenbefall der Kleinsäuger

Zecken haben vor allem durch ihre Eigenschaft als Vektoren eine große Bedeutung, die Zahl der humanpathogenen Erreger, die durch Zecken übertragen werden, steigt immer noch an (z.B. Swanson et al. 2006, Pfäffle et al. 2013, Jahfari und Sprong 2016, Zintl et al. 2017). Die medizinisch wichtigste Zeckenart in Deutschland, *I. ricinus*, weist ein weites Wirtsspektrum auf, andere Zeckenarten zeigen sich dagegen an spezielle Wirte gebunden (Oliver 1989, Sonenshine und Roe 2014). Mysterud et al. (2019) konnten zeigen, dass Mäusearten verschieden geeignet sind als Wirte für Zecken, unabhängig von ihrer Abundanz (Mysterud et al., 2019). Der erste Abschnitt dieser Betrachtung soll deshalb die befallenen Kleinsäuger-Arten dieser Studie in den Mittelpunkt stellen, die Betrachtung der absoluten Anzahl Zecken auf Kleinsäuger folgt im nächsten Abschnitt.

4.2.1 Kleinsäugerarten und Zeckenfauna

Die beiden hauptsächlich gefangenen Arten, *Mg* und *Af*, zeigen sich im dreijährigen Probenzeitraum gleichmäßig parasitiert, von allen gefangenen Individuen sind 84,8% Rötelmäuse und 83% Gelbhalsmäuse von Zecken befallen. Wühlmäuse und Mäuse stellen in mitteleuropäischen Wäldern Hauptwirte für Zecken dar (Rosà und Pugliese 2007), innerhalb dieser Gruppen wird die Bedeutung von *Mg* und *Af* als wichtige Wirte hervorgehoben (Tälleklint und Jaenson 1997, Paulauskas et al. 2009). Daneben zeigten in der vorliegenden Studie Spitzmäuse hohe Befallsraten, von 67,5% aller gefangenen Zwergspitzmäuse, *S. minutus*, und 40% der Waldspitzmäuse, *S. araneus*, konnten Zecken abgesammelt werden. Spitzmäuse können also ebenfalls eine wichtige Rolle für den Lebenszyklus von Zecken spielen (Byrkjeland, 2015, Mysterud et al., 2015), saugende Zeckenstadien werden ganzjährig auf Zwergspitzmäusen beobachtet (Tretyakov, 2018), die Waldspitzmaus kann sogar als Hauptwirt für *I. ricinus* fungieren (Mysterud et al., 2019). Die dominierende Zeckenart auf den Kleinsäufern stellte *I. ricinus* dar, wobei das Larvalstadium am häufigsten abgesammelt wurde (49,3%), auf 7,2% der Kleinsäuger wurden Nymphen gefunden, adulte Weibchen am seltensten (1,66%). Die Beobachtungen dieser Studie (über alle drei Jahre und in allen Habitaten) decken sich mit denen anderer Studien. *I. ricinus* stellt unter den Ektoparasiten von Kleinsäufern die Hauptart dar (Byrkjeland, 2015, Maaz et al., 2018), Larven sind das dominierende Stadium und ganzjährig auf den Kleinsäufern zu finden (Byrkjeland 2015, Perez et al. 2016), Adulte werden nur selten beobachtet (Maaz et al., 2018).

Neben *I. ricinus* wurde *I. trianguliceps* auf den Kleinsäufern gefunden, von 6,6% wurden Larven, von 3,6% Nymphen und von 1,1% adulte Weibchen abgesammelt. Diese Art wird auch in anderen Studien häufig beobachtet, zum Teil mit höchsten Prävalenzen der Ixodidae auf Mäusen (Tretyakov, 2018), an zweithäufigster Stelle neben *I. ricinus* (Mysterud et al., 2015), als häufige Zeckenart auf Kleinsäufern (Pfäffle et al., 2017), in Koexistenz mit *I. ricinus* oder *I. persulcatus* (Bown et al., 2006, Rar et al., 2016). Dabei nehmen alle Stadien ihre Blutmahlzeit hauptsächlich an Kleinsäufern (Rar et al., 2016).

Eine weitere Art der Gattung *Ixodes* bildet die dritthäufigsten Prävalenzen im Bienwald aus. *I. acuminatus* Larven wurden auf 4,9% der Kleinsäuger gefunden, auf 0,3% Nymphen und auf 0,8% adulte Weibchen. Diese Art gilt als eher selten auf Kleinsäufern und wird auch in anderen Studien nur sporadisch gefunden (Földvári et al., 2011, Santos-Silva et al., 2011).

Hinsichtlich der Gattung *Dermaacentor* ergeben sich in meiner Studie Unterschiede im Befall der Kleinsäuger. Der Befall der Kleinsäuger mit dieser Zeckenart zeigte sich vergleichsweise niedrig, es konnten nur Larven oder Nymphen abgesammelt werden, 1,7% der Kleinsäuger waren von *D. reticulatus* Larven befallen, 1,1% von Larven der Art *D. marginatus*, 1,9% von Nymphen der selben Art.

Das Vorkommen von *Dermaacentor*-Arten ist in Europa oft lokal begrenzt (Kiffner et al., 2011, Medlock et al., 2017, Rubel et al., 2014). Zum Auftreten von *D. marginatus*, der Schafzecke, finden sich in der Literatur heterogene Angaben. Studien aus Spanien und Süd-Italien bestätigen die Ergebnisse aus dem Bienwald, nach denen diese Art eher selten auf Kleinsäufern auftritt (Raele et al., 2018, Remesar et al., 2019). Gleichzeitig lassen sich Gebiete finden, in denen die Art als einzige auftritt und weit verbreitet ist (Masala et al., 2012), generell wird eine weitläufige Verbreitung in Süd-Europa beschrieben (Andersson et al., 2018). Die Art scheint trockene Standorte zu bevorzugen, für Deutschland wurde sie in xerophilen, steppenartigen Habitaten nachgewiesen, vorwiegend Schafweiden, da sie dort ihren bevorzugten Wirt antrifft (Rubel et al., 2016). Auch auf Wild wurde sie als dominierende Zeckenart beobachtet, neben der Assoziation zu Schafen scheint auch eine zu Wildschweinen vorzuliegen (Selmi et al., 2017). Dennoch konnte Muders (2015), die ihre Studie zu Zeckenbefall an Rehwild und Wildschweinen im Bienwald durchführte, in drei Jahren nur ein unangehaftetes Weibchen der Art *D. marginatus* auf Rehwild finden, auf Wildschweinen konnte sie diese Art nicht beobachten, nur *I. ricinus* (Muders, 2015). Der fehlende Befall von Reh-, Schwarzwild und Kleinsäufern deutet darauf hin, dass das Vorkommen von *D. marginatus* im Bienwald begrenzt ist. Die Habitate meiner Studie, mit hoher Bodenfeuchte, scheinen für *D. marginatus* keine geeigneten Lebensbedingungen zu bieten. Daneben handelt es sich um Waldbiotope, in denen keine Nutztiere, z.B. Schafe, vorkommen, es fehlen also geeignete Wirte für diese Zeckenart.

Dagegen wird *D. reticulatus*, die Auwaldzecke, als häufige Art in Europa und Deutschland beschrieben. Die Art ist seit dem Pliozän in Europa nachgewiesen (Földvári et al., 2016), wird für zahlreiche Länder Europas einschließlich Deutschlands als zweitwichtigste Zeckenart genannt (Dautel und Kahl 2009, Karbowski 2014, Kubiak et al. 2018, Krčmar 2019), dominiert auf Haus- und Nutztieren (Mierzejewska et al., 2015) und bildet stabile Populationen mit Dominanz über *I. ricinus* aus (Kohn et al., 2019). Allerdings wird immer wieder darauf verwiesen, dass die Verbreitung dieser Art mosaikartig, mit lokalen Herden ist, abhängig von den ökologischen Anforderungen der Art (Dautel et al., 2006, Földvári et al., 2016, Medlock et al., 2017). Ähnlich *D. marginatus* zeigt die Auwaldzecke eine lückenhafte Verbreitung, findet sich in Zonen mit mildem Klima und bevorzugt feuchte Habitat wie Auwälder, Sumpfbereiche oder Ufer von Seen oder Flüssen (Földvári et al., 2016; Medlock et al., 2017). Trotz der für *D. reticulatus* günstigen Bedingungen im Bienwald, scheint die Art in den beprobten Habitaten nicht etabliert zu sein.

Der Vergleich zur Studie aus Baden-Württemberg zeigt, dass die Befallsraten mit den verschiedenen Zeckenarten denen der Kleinsäuger aus dem Bienwald entsprechen. Littwin verzeichnet 79,2% befallene Kleinsäuger, in der vorliegenden Studie sind 80,88% aller Kleinsäuger von Zecken befallen. 95,1% der Zecken wurden in Baden-Württemberg von *Af* und *Mg* abgesammelt, im Bienwald wurden 72,2% von diesen beiden Arten abgesammelt. Beiden Studien ist zudem gemein, dass *I. ricinus* die hauptsächlich abgesammelte Zeckenart darstellt und das Larvenstadium am häufigsten beobachtet werden konnte.

Auch in diesem Punkt zeigt sich also, dass trotz geringem Kleinsäuger-Vorkommen im Bienwald vergleichbare Prävalenzen bezüglich *I. ricinus* und dem Larven-Befall von Kleinsäuger vorliegen.

Ein Unterschied ergibt sich zu den anderen Zeckenarten. *D. reticulatus* stellt in Littwins Studie die zweithäufigsten Zeckenart dar, *I. acuminatus* und *I. trianguliceps* werden nur gelegentlich an Kleinsäufern beobachtet, *D. marginatus* nicht nachgewiesen. Diese Unterschiede lassen sich dadurch erklären, dass *I. trianguliceps* eine Art ist, die in moosigen Fichten-Wäldern nachgewiesen wird, schattige Habitate bevorzugt und auf moorigen Flächen oder Torfmoosen zu finden ist (Korenberg et al., 2015, Kovalevskii et al., 2013, Pfäffle et al., 2017). Im „nassen“ Bienwald scheint für *I. trianguliceps* ein geeigneter Lebensraum vorzuliegen als in den in Baden-Württemberg beprobten Habitaten.

I. acuminatus wird in Littwins Studie ebenfalls nur sporadisch beobachtet, das Auftreten von *D. marginatus* im Bienwald gegenüber den Gebieten aus Baden-Württemberg lässt sich wahrscheinlich dadurch erklären, dass die Art in Deutschland im maritim beeinflussten Klima des Rheintales und angrenzenden Gebieten zu finden ist (Rubel et al., 2014, Sebastian et al., 2014). *D. marginatus* wird innerhalb Deutschlands eher in trockenen, sonnigen Gebieten gefunden und das Rheintal bietet mit seinem Klima gute Bedingungen für diese wärmeliebende Zeckenart (Rubel et al., 2014)

4.2.2 Zeckenbefall von *Mg* und *Af*

Im Bienwald stellt *Mg* die Mausart dar, die zum einen am häufigsten befallen ist und zum anderen von den meisten Stadien und Arten parasitiert wird. Zwar liegt der Befall mit Larven der Art *I. ricinus* bei *Af* (50,6%) höher als bei *Mg* (38,2%), es lassen sich aber mehr Nymphen von *I. ricinus* auf *Mg* (53,8%) als auf *Af* (46,2%) finden und *Mg* zeigt einen recht hohen Befall von Larven der beiden Arten *I. trianguliceps* und *I. acuminatus*. Gegen *I. ricinus* bildet die Rötelmaus, vor allem bei wiederholtem Saugen dieser Zeckenart, Resistenzen aus (Duijvendijk et al., 2015, Kiffner et al., 2011, Perez et al., 2016, Perez et al., 2017). Dadurch ist der im Vergleich zur Gelbhalsmaus geringere Befall mit Larven von *I. ricinus* zu erklären. Auch andere Studien bestätigen den höheren Befall von *Af* gegenüber *Mg* (Cull et al., 2017, Maaz et al., 2018, Matuschka et al., 1990, Paulauskas et al., 2009). Der Unterschied im Befall der beiden Kleinsäuger-Arten mit *I. ricinus* Larven erweist sich auch in der analytischen Statistik als signifikant. Für den gesamten Probenzeitraum, das erste und zweite Probenjahr einzeln betrachtet als auch an den Standorten EG und PS (über drei Jahre) lassen sich signifikante Unterschiede im Befall nachweisen. Der Standort VA, an dem sich keine signifikanten Werte ergaben, weist sehr geringe Fallzahlen auf, die den Nachweis von Signifikanz erschweren. Wird dagegen nur eine Spezies betrachtet, ergibt sich für *Mg* nur ein signifikanter Unterschied am Standort PS im Jahr 2016 im Vergleich zu den beiden anderen Jahren. Das Jahr 2016 zeigt auch bei der Betrachtung des Larvenbefalles von *Af* signifikante Unterschiede im Vergleich zum ersten Jahr, am Standort PS unterscheidet es sich signifikant zu den ersten beiden Jahren. Der Larvenbefall der Rötelmaus zeigt sich im Vergleich stabiler als der der Gelbhalsmaus, das Jahr 2016 nimmt für beide Arten eine Sonderstellung ein. Diese wird im GAMLSS Modell zu beiden Mausarten und dem Befall mit *I. ricinus* Larven ebenfalls bestätigt, es ergibt sich für das Jahr 2016 ein hochsignifikanter Wert ($p < 0,001$) für den Befall mit Larven. Die besondere Stellung des Jahres 2016 wurde bereits bei der Betrachtung der Kleinsäuger-Populationen analysiert, sie lässt sich auch auf den Befall mit *I. ricinus* übertragen. Die Tatsache, dass *Mg* stabile Populationen ausbildet und sich gegenüber den getesteten abiotischen Faktoren als unempfindlicher erweist, resultiert in weniger signifikanten Unterschieden im Larvenbefall als bei *Af*.

Während sich die Rötelmaus als stabiler Hauptwirt für *I. ricinus* Larven zeigt, fungiert *Mg* auch für andere Zeckenarten als Wirt: Für *D. reticulatus* wird sie als Hauptwirt angesehen (Immler, 1973), von *I. trianguliceps* häufig parasitiert (Cayol et al., 2018, Haitlinger, 1983, Kovalevskii et al., 2013, Obiegala et al., 2015). Für *I. trianguliceps* konnten höchste Abundanzen hinsichtlich des Zeckenbefalls von *Mg* beobachtet werden, diese Art wird u.a. als „vole tick“ bezeichnet (Korenberg et al., 2015, Tretyakov, 2018). In der vorliegenden Studie konnten nur im zweiten und dritten Probenjahr Larven der Art *I. trianguliceps* von Rötelmäusen abgesammelt werden, so dass sich ein signifikanter Unterschied für den Dreijahres-Zeitraum ergibt, im dritten Probenjahr werden Unterschiede zwischen EG und PS als

signifikant nachgewiesen, die Standorte im Vergleich von drei Jahren zeigen sich stabil. Damit wird die Rolle der Rötelmaus als Wirt für *I. trianguliceps* in dieser Studie bestätigt, diese Zeckenart bildet aber weniger stabile Populationen auf *Mg* aus als *I. ricinus*. Die Tatsache, dass beide Zeckenarten in den untersuchten Gebieten im Bienwald vorkommen und sich Doppelinfektionen von *I. ricinus* mit *I. acuminatus* als auch *I. ricinus* mit *I. trianguliceps* Larven auf *Mg* finden lassen, hebt die Bedeutung dieser Mäusespezies als Brückenvektor (Bown et al., 2006, Cayol et al., 2018, Cull et al., 2017) hervor. Sowohl *I. trianguliceps* als auch *I. acuminatus* sind in Transmissions-Zyklen von humanpathogenen Erregern eingebunden (Perez et al., 2017), aber selten in der Lage, diese Zyklen als alleinig vorkommende Art aufrecht zu erhalten bzw. sie auf den Menschen zu übertragen. Durch die Variabilität im Zeckenbefall werden verschiedene Zyklen zwischen Wirt, Vektor und Pathogen ermöglicht, in denen Pathogene interspezifisch übertragen werden. Damit steigt für den Menschen das Risiko, über einen Brückenvektor wie *I. ricinus*, der häufig am Menschen parasitiert, mit Pathogenen infiziert zu werden, die ansonsten vorwiegend im System Kleinsäuger-Wirt und Vektor in der Natur erhalten werden.

Da sich Doppelinfektionen zwischen *Ixodes*-Arten, v.a. den Larvalstadien, in den beprobten Habitaten auch für *Af* nachweisen ließen, kommt dem Befall der beiden Mäusearten eine wichtige Bedeutung für die Übertragung humanpathogener Erreger zu. Der Befall der Zeckenarten und -stadien mit Pathogenen wird im letzten Abschnitt der Diskussion dargestellt und analysiert.

Ein Vergleich der Habitate bezüglich des Zeckenbefalls von *Af* und *Mg* zeigt, dass am Eichelgarten nur Zecken der Gattung *Ixodes* von den beiden Arten abgesammelt wurden, die beiden *Dermacentor*-Arten neben *I. ricinus* in der Viehhunger Allee und am Porbelsee nachgewiesen werden. Am EG zeigen *Af* und *Mg* einen recht ähnlichen Befall mit den drei *Ixodes*-Arten, am Standort VA finden sich auf *Af* nur *I. ricinus* und *D. reticulatus*, *Mg* ist dagegen von allen Arten befallen, am Porbelsee sind beide Arten von allen Zeckenarten befallen, bei hoher Prävalenz von *I. trianguliceps* auf beiden. Es lässt sich also kein einheitliches Muster des Zeckenbefalls erkennen. Das Habitat VA stellt einen siedlungsnahen Standort dar und Selmi konnte für *D. marginatus* nachweisen, dass diese Art eher in haushaltsnahen Biotopen vorkommt als in Wäldern (Selmi et al., 2017), worauf die Wirtsspezifität dieser Zecke ebenfalls hinweist. Ebenso ist das Wildschwein-Aufkommen an diesem Standort hoch, es kommen also geeignete Wirte vor (Selmi et al., 2017). Da *D. reticulatus* in einer Studie in Polen ganzjährig von Wildtieren (Bison) und Haustieren (Hunden) abgesammelt werden konnte (Mierzejewska et al., 2015), scheint das siedlungsnah Habitat VA auch für diese Zeckenart günstige Wirtsbedingungen zu bieten.

Bei dem Standort Porbelsee handelt es sich um ein eingezäuntes Gebiet, in dem vorrangig Kleinsäuger als Wirte auftreten. Auffällig ist, dass hier eine hohe Variabilität im Zeckenbefall beider Arten, *Mg* und *Af*, beobachtet wird. Die fehlenden Großsäuger scheinen sich an diesem Standort dahingehend auszuwirken, dass sich verschiedene Arten auf Kleinsäuger-Wirten sammeln.

Der Befall mit Ektoparasiten fällt bei männlichen Kleinsäugetieren oft stärker aus als bei weiblichen Tieren, männliche Individuen tragen z.B. eine höhere Anzahl an Flöhen (Morand et al., 2004), auf männlichen Röteln – und Waldmäusen (*A. sylvaticus*) wird eine höhere Zeckenabundanz beobachtet (Hughes und Randolph 2001). Die Ursachen dafür werden zum einen in dem aggressiveren Verhalten von männlichen Tieren gesehen, dass einen größeren Aktionsradius und damit eine höhere Wahrscheinlichkeit bedingt, eine Zecke aufzunehmen (Morand et al., 2004). Zum anderen reduziert das Hormon Testosteron sowohl die angeborene als auch erworbene Immunität gegen Zecken, unabhängig von vorangegangenen Befall (Hughes und Randolph 2001). Diese Tendenz konnte auch für die Kleinsäuger im Bienenwald beobachtet werden. Über drei Jahre wurden sowohl männliche Gelbhalsmäuse als auch männliche Rötelmäuse stärker von Larven der Art *I. ricinus*, die den hauptsächlichsten Befall ausmachte, parasitiert als weibliche Individuen. Für die Gelbhalsmaus zeigt sich der Befall mit Nymphen bei beiden Geschlechtern vergleichbar, adulte Tiere lassen sich in drei Jahren nur auf einem Männchen nachweisen. Der stärkere Befall männlicher Tiere bei *Af* zeigt sich auch an allen Standorten über drei Jahre, werden die Probenjahre einzeln betrachtet, ergibt sich überwiegend das gleiche Bild, d.h. der höhere Befall männlicher Mäuse. In der analytischen Statistik können zwei Unterschiede als signifikant nachgewiesen werden, 2014 sind männliche Mäuse signifikant stärker befallen ($p=0,049$, Exakter Test nach Fisher), am Standort PS zeigt sich ein signifikanter Unterschied zwischen 2014 und 2015 ($p=0,03$, Exakter Test nach Fisher), ebenfalls für männliche Tiere. Es sei hier aber erneut auf den geringen Stichprobenumfang verwiesen, der die Ermittlung signifikanter Werte erschwert. Im GAMLSS Modell zu beiden Mausarten erweisen sich männliche Tiere hochsignifikant ($p<0,001$) häufiger von *I. ricinus* Larven befallen als weibliche Tiere, im Modell zu *Af* zeigen sich männliche Tiere stärker von Larven befallen als weibliche. Es ergibt sich aber kein signifikanter Wert, was auf die geringe Fallzahl zurückgeführt werden kann.

Littwin konnte in Baden-Württemberg signifikant höhere Abundanzen männlicher Tiere beider Wirtsarten, *Af* und *Mg*, mit Befall von Larven der Art *I. ricinus* feststellen, ebenso waren männliche Individuen beider Arten signifikant häufiger von Nymphen befallen.

Die männlichen Rötelmäuse im Bienenwald sind im Durchschnitt in allen drei Jahren von allen Stadien der Art *I. ricinus* am stärksten befallen, auch in den ersten beiden Jahren liegt ihr Befall höher als der der Weibchen. Im letzten Jahr zeigt sich dagegen ein höherer Larven-Befall der weiblichen Rötelmäuse (58,3%) gegenüber den Männchen (45,5%). Diese Beobachtung wurde auch am Standort Viehunger Allee getätigt, 50% weibliche Mäuse wiesen Larven auf, dagegen nur 35,3% männliche Mäuse.

Am Standort Eichelgarten wurde 2014 die genau gleiche Anzahl weiblicher und männlicher *Mg* gefangen, beide Geschlechter waren zu 41,7% von Larven befallen, Nymphen und Weibchen ließen sich nur auf männlichen *Mg* beobachten. Am dritten Standort, Porbelsee, überwiegt dagegen wieder der Befall

männlicher Tiere. Im GAMLSS Modell zum Befall der Rötelmaus mit *I. ricinus* Larven zeigt das Geschlecht einen Einfluss, männliche Tiere sind häufiger befallen, der aber nicht als signifikant nachgewiesen werden kann. Für die Rötelmaus wurde in verschiedenen Studien festgestellt, dass Körpergewicht und Geschlecht beim Befall mit Zecken eine untergeordnete Rolle spielen (Benedek und Sírbu 2016, Perez et al. 2017), was sich auch für den Zeckenbefall im Bienwald bestätigen lässt, da eher heterogene Verteilungen bei beiden Geschlechtern vorliegen. Diese werden durch die analytische Statistik bestätigt, im Durchschnitt über drei Jahre, bei Betrachtung einzelner Jahre oder einzelner Habitate können nur sehr wenig signifikante Unterschiede im Befall der Geschlechter mit Larven von *I. ricinus* ermittelt werden, falls Signifikanz auftritt, zeigt sich diese für einen Befall männlicher Tiere.

Das Verhalten von Kleinsäuger-Wirten stellt einen wichtigen Faktor für die Verbreitung von Zecken dar (Pfäffle et al., 2013), da diese in ihrem Bewegungsradius limitiert sind. Das Anhaften an einem geeigneten Wirt sowie die Verbreitung über diesen in neue Gebiete ermöglicht Zecken, ihr Vorkommen auszuweiten. Der Aktionsradius der Kleinsäuger wird neben dem Geschlecht auch durch das Alter beeinflusst. Im Folgenden wird deshalb der Befall der beiden hauptsächlichen Arten, *Af* und *Mg*, nach Altersklassen analysiert.

Für *Af* zeigen die subadulten Tiere durchschnittlich über drei Jahre als auch in einzelnen Probejahren den höchsten Befall mit Larven (*I. ricinus*), das gleiche Bild ergibt sich für die Betrachtung der Habitate, nur im Habitat PS zeigen subadulte und adulte Mäuse einen annähernd gleichen Befall. In der statistischen Analyse lässt sich der Unterschied im Dreijahres-Zeitraum nicht als signifikant nachweisen, der z-Test stellt aber einen Unterschied zwischen der Gruppe der subadulten und adulten Tiere heraus. Für das erste Jahr ergibt sich ein signifikanter Unterschied ($\chi^2_2 = 6.4$, $p = 0.042$), der durch den z-Test auf die subadulte Gruppe zurückgeführt werden kann, die sich von den beiden anderen Altersklassen unterscheidet. Für die drei Standorte lassen sich kaum Tendenzen erkennen, nur am Standort PS ergeben sich zwischen erstem und zweitem Jahr Unterschiede im Befall subadulter zu adulten Tieren (z-Test). Diese Ergebnisse stehen in Kontrast zur Studie aus Baden-Württemberg, in der signifikant höhere Abundanzen von *I. ricinus* auf adulten Tieren gegenüber subadulten beider Wirtsarten (*Af* $p > 0.0001$, *Mg* $p = 0.0002$) ermittelt wurden. Neben Körpergröße und Aktionsradius spielen Wirtsaktivität und Resistenzen gegen Parasiten eine Rolle für den Befall mit Zecken. Cull et al. (2017) konnten beobachten, dass der Höhepunkt der Aktivität junger Mäuse mit dem wirtssuchender *I. ricinus* zusammenfällt (Cull et al., 2017). Hinzu kommt, dass junge Mäuse eine geringere Resistenz gegen Zecken aufweisen als ältere Tiere (Jones et al., 2015). Das hohe Vorkommen subadulter Gelbhalsmäuse im Bienwald, die die größte Gruppe der gefangenen Tiere darstellten, die überlappende Aktivitätsphase mit *I. ricinus* und

die geringere Resistenz der jungen Wirtstiere führen im Bienwald dazu, dass subadulte *Af* die höhere Zeckenlast tragen.

Bei den Rötelmäusen waren in drei Probejahren durchschnittlich mehr adulte Tiere als subadulte von Larven befallen, die juvenile Gruppe zeigte die niedrigsten Prävalenzen. Diese Tendenz ließ sich für zwei der drei Probenjahre (2014/16) ebenfalls erkennen, im Jahr 2015 sind die subadulten *Mg* am häufigsten befallen. An den Standorten bildeten im EG juvenile Mäuse die am stärksten befallene Gruppe, an den beiden anderen die der adulten Tiere. In der statistischen Analyse konnten in keinem Zeitraum und an keinem Standort signifikante Unterschiede ermittelt werden.

Das Wirtsalter scheint beim Befall von Rötelmäusen eine untergeordnete Rolle zu spielen (Benedek und Sírbu 2016), wenn auch höhere Abundanzen auf geschlechtsreifen männlichen Tieren im Vergleich zu juvenilen Wühlmäusen beobachtet werden (Hughes und Randolph 2001). Die beobachteten Prävalenzen im Bienwald entsprechen denen anderer Forschung. Auch Littwin konnte für *Mg* signifikant höhere Zeckenlast auf adulten Tieren beobachten, allerdings weisen juvenile Tiere in ihrer Studie eine signifikant höherer Larvenlast auf als subadulte.

Zusammenfassend lässt sich im Bienwald im Vergleich zu Habitaten in Baden-Württemberg beobachten, dass die Kleinsäuger-Fauna trotz deutlich geringerer Abundanzen aller Arten einen vergleichbaren Befall mit Zeckenarten – und stadien aufweist.

Da Kleinsäuger wichtige Wirte innerhalb des Entwicklungszyklus von Zecken darstellen (Durdan, 2006, Gassner et al., 2013, Perez et al., 2017), soll im Folgenden betrachtet werden, welche Zeckenprävalenzen im Bienwald auf Kleinsäufern und der Vegetation beobachtet werden konnten.

4.3 Zeckenfauna im Bienwald

Zecken sind in den nicht-parasitischen Phasen, die weniger als 1% des Lebenszyklus ausmachen (Kahl und Petney 2019) einer Reihe biotischer und abiotischer Faktoren ausgesetzt. Struktureiche sommergrüne Laubwälder bieten geeignete Lebensbedingungen in Mittel-Europa (Tack et al. 2012a), da sie zum einen Lebensraum geeigneter Wirtspopulationen sind und zum anderen feuchte Bodenschichten als Rückzugsmöglichkeiten für Zeckenstadien bieten, die zum Schutz vor Austrocknung aufgesucht werden (Boyard et al., 2008). Daneben fallen Temperaturschwankungen und Schwankungen der relative Luftfeuchte in Wäldern geringer aus als in angrenzenden oder offenen Habitaten und die Sonneneinstrahlung ist reduziert (Del Fabbro et al., 2015). In der vorliegenden Studie wurde neben dem Zeckenbefall der Kleinsäuger im Bienwald auch die Zeckenabundanz auf der Vegetation mittels Flaggen (Drag-Sampling) untersucht, wobei nicht nur Flächen in der Nähe der Kleinsäuger-Habitate untersucht, sondern im Rahmen weiterer Studien Vergleichs-Flächen im „trockenen“ Bienwald beprobt wurden.

Im dritten Teil dieser Diskussion wird das Zecken-Vorkommen erläutert, wobei zunächst der absolute Zeckenbefall der Kleinsäuger analysiert und in Beziehung zu wirtssuchenden Zecken der Vegetation gesetzt wird. Im Anschluss werden Vorkommen und Abundanz wirtssuchender Zecken ausgewählter Standorte verglichen.

4.3.1 Zecken auf Kleinsäugetern

In den drei Probejahren wurden 933 Zecken von Kleinsäugetern abgesammelt, im letzten Jahr eine deutlich höhere Anzahl (N=441) als in den beiden vorhergehenden Jahren (N₂₀₁₄=220, N₂₀₁₅=272). Die am häufigsten abgesammelte Zeckenart stellte *I. ricinus* dar, das am häufigsten abgesammelte Stadium war das der Larve. Am Standort PS konnten insgesamt die meisten Zecken abgesammelt werden, in den letzten beiden Jahren wurden hier die höchsten Prävalenzen der Kleinsäugeter beobachtet und im 2016 die höchste Anzahl Zecken in allen Probejahren verzeichnet (N=289). Nur im ersten Probenjahr wurden am Standort EG höhere Prävalenzen beobachtet. Weiterhin fällt der Standort PS dadurch auf, dass in allen Probejahren die höchste Anzahl Nymphen und adulte Weibchen der Art *I. ricinus* auf den Kleinsäugetern zu finden war. Dieser Standort zeichnet sich dadurch aus, dass die Beprobung in einem Gebiet stattfand, das umzäunt war und in dem Rehwild nur selten als Wirt für Zecken zur Verfügung steht. Rehe gelten als Hauptwirte für die adulten Stadien von Zecken, v.a. Zecken der Gattung *Ixodes* (Jaenson et al., 2012, Medlock et al., 2013), da Rehwild und z.B. *I. ricinus* ähnliche Habitatspräferenzen und vergleichbare Aktivitätsphasen zeigen (Tack et al. 2012b). Für Mittel-Deutschland konnten durchschnittliche Zeckenlasten von 64,5 Zecken/Reh festgestellt werden (Kiffner et al., 2010), Nymphen waren das am häufigsten beobachtete Stadium, gefolgt von adulten Weibchen, Larven und adulten Männchen. Muders (2015) stellte für Zecken auf Rehwild im Bienwald fest, dass ausschließlich *I. ricinus* von Wild abgesammelt wurde und der durchschnittliche Befall 6,41 (\pm 21,78) Zecken pro Reh betrug (Muders, 2015), die hauptsächliche Zeckenlast wurde durch adulte Zecken verursacht. Muders schließt aus ihren Beobachtungen, dass Rehwild im Bienwald v.a. für weibliche Zecken einen Hauptwirt darstellt.

Der Ausschluss von Rot- und Rehwild in bestimmten Gebieten konnte in Europa und den USA untersucht werden, er führte zur Reduktion der jeweils endemischen Zeckenart in den Gebieten (Harrison et al., 2010, Hofmeester et al., 2017a, Stafford, 1993). Der Effekt des Ausschlusses von Rehwild auf die Zeckenpopulation in einem entsprechenden Gebiet hängt mit der Fläche zusammen, für die Rehwild-Ausschluss vorgenommen wird. In kleinen Gebieten (<2,5ha) führt die Abwesenheit von Großwild zu einem Anwachsen der Zeckenpopulation, sind die Gebiete größer, lässt sich eine Reduktion der aktiven Zecken beobachten (Perkins et al., 2006). Die Untersuchung der Rodentia-Populationen in kleinen Ausschluss-Gebieten zeigte, dass die Intensität von Nymphen und adulten Weibchen als auch die Rate des

Ko-Feedings höher ausfiel als in Gebieten mit Rehwild, die Larvenaktivität war nicht beeinflusst (Perkins et al. 2006). Diese experimentellen Ergebnisse wurden zum einen für sehr kleine Gebiete (<1ha) (Hofmeister et al., 2017a) sowie in mathematischen Modellen bestätigt (Pugliese und Rosà 2008). Zeckenpopulationen werden also entscheidend von Wirtspopulationen beeinflusst. Die beobachtete hohe Prävalenz der Zecken auf Kleinsäuger am Standort PS lässt sich damit auf die geringe Verfügbarkeit von Rehwild an diesem Standort zurückführen und zeigt die interspezifische Abhängigkeit der Zeckenpopulation von Wirtstieren. Bemerkenswert ist außerdem, dass am Standort PS die meisten Nymphen und adulten Weibchen auf Kleinsäufern gefunden werden konnten, die Stadien, die ansonsten Großwild als Hauptwirt bevorzugen. An diesem Standort konnte also eine Verschiebung der Wirts-Präferenz aufgrund der Wirts-Abundanz beobachtet werden. Im ersten Probenjahr zeigt das Habitat EG (mit hoher Rehwild-Dichte) die höchste Prävalenz von *I. ricinus*-Larven auf Kleinsäufern, Nymphen und adulte Weibchen spielen eine untergeordnete Rolle, während am Standort PS bei geringem Vorkommen von Larven hohe Prävalenzen von Nymphen und adulten Weibchen beobachtet werden. Für dieses Jahr lässt sich der Effekt des Rehwild-Ausschlusses auf Zeckenpopulationen an Kleinsäuger-Wirten klar belegen. Da im Habitat EG Ende 2014 durch Forstarbeiten massive Eingriffe vorgenommen wurden, die sich auf die Kleinsäuger-Populationen auswirkten (siehe Kapitel 2.2.1), ist ein Vergleich dieses Effektes in den beiden Folgejahren nicht möglich. Dennoch zeigt der Standort PS in den letzten beiden Probejahren im Vergleich zu den beiden anderen Standorten den höchsten Befall der Kleinsäuger mit Zecken, im letzten Jahr v.a. einen starken Anstieg im Befall mit *I. ricinus* Larven. Im GAMLSS Modell zu beiden Mäusespezies erweist sich die Variable «Jahr» als signifikant. Da nur zwei Jahre im Modell berücksichtigt wurden, verweist der negative Schätzer für 2015 im Modell auf einen signifikant höheren Larvenbefall beider Mäusearten im Jahr 2016. Larven hängen eher gering von der Abundanz des Großwildes ab, es scheinen in diesem Jahr andere Faktoren für die Entwicklung der Zecken-Population entscheidend gewesen zu sein. Die Tatsache, dass für die Kleinsäuger-Populationen an diesem Standort in diesem Jahr nur eine mittlere Abundanz beobachtet wurde (höchste Abundanz lag im Jahr 2014), wirft die Frage auf, inwieweit Populationsdynamiken von Kleinsäuger-Wirten eine Rolle spielen und wie die Verteilungsmuster von Zecken auf Kleinsäufern aussehen.

Die Verteilung von Ektoparasiten auf Wirten unterliegt keiner Normalverteilung, es lassen sich viele Parasiten auf wenigen Individuen einer Population finden, während viele Wirts-Individuen nur eine geringe Anzahl an Parasiten aufweisen. Diese rechtsschiefe Verteilung (negative Binomialverteilung) konnte experimentell an Igel und Zecken (Jahfari et al., 2017), sowie an Rodentia und *I. ricinus* (Tälleklint und Jaenson 1997, Perkins et al. 2003) und für *Af* und *Mg* im Befall mit *D. reticulatus* (Pfäffle et al., 2015a) nachgewiesen werden. Es lässt sich in mathematischen Modellen bisher keine Variable finden, die diese Aggregation zufriedenstellend erklärt (Brunner und Ostfeld 2008).

Für die ersten beiden Jahre lässt sich diese 20/80-Regel (20% der Wirte tragen 80% der Parasiten) am Standort PS bestätigen. Die Prävalenzen für Rötelmäuse mit Befall durch *I. ricinus* Larven liegen bei 23,53 bzw. 23,08% bei Intensitäten von 2,25 bzw. 2,33. Gelbhalsmäuse zeigen höhere Prävalenzen, im Jahr 2014 37,93%, im Jahr 2015 wurden nur sehr wenige Individuen gefangen, auf denen keine Larven gefunden wurden, ein Vergleich ist damit nicht möglich. Im letzten Jahr steigen die Prävalenzen auf Rötelmäusen deutlich an und liegen bei 55%, die Intensität bei durchschnittlich 8,36 Larven/Maus (Gelbhalsmaus 65% bei 4,65 Larven/Maus). Es lassen sich also mehr Zecken pro Wirt finden, die höhere Anzahl der Larven verteilt sich auf den vorhandenen Wirten. Diesen Effekt konnte auch Littwin in Baden-Württemberg beobachten. Im zweiten Beprobungsjahr, 2013, gab es in drei der vier beprobten Habitats einen drastischen Einbruch der Kleinsäuger-Populationen, die reduzierte Anzahl an Rodentia beherbergte eine deutlich angestiegene Zahl an Larven pro Individuum. Nur am vierten Standort, dem Auwald, an dem die Fluktuationen der Kleinsäuger-Populationen geringer ausfielen, blieben die Befallsraten stabil. Für Littwins Studie und die vorliegende Arbeit ergibt sich also die Frage, inwieweit Zecken-Populationen von der Abundanz der Kleinsäuger abhängen.

Schon in Kapitel 4.1.3. dieser Arbeit konnte aufgezeigt werden, dass die Populationsdynamiken von Rötelmäusen im Gegensatz zu Aktivitätsphasen von *I. ricinus* stehen. Der Vergleich der Befallsraten für den Standort PS in den drei Jahren erhärtet nun die Hypothese, dass Zecken-Populationen sich auch unabhängig von Kleinsäuger-Populationen entwickeln können (Krasnov et al., 2007). Littwin (2016) konnte in ihrer Studie am Standort AW eine Verschiebung der Wirts-Präferenz beobachten. Über den gesamten Zeitraum waren an allen Standorten höhere Prävalenzen im Befall mit *I. ricinus* Larven bei *Af* zu verzeichnen. Im Jahr 2013 brechen am Standort AW zwar die Populationsdichten von *Af* dramatisch zusammen, nicht aber die der anderen Kleinsäuger-Arten. Die Larvenlast pro Individuum nimmt daraufhin nicht nur für *Af* sondern auch für *Mg* zu, ein Hinweis darauf, dass *I. ricinus* Larven auf andere Wirte ausweichen. Da *I. ricinus* als Generalist angesehen wird (Krasnov et al., 2007, Mysterud et al., 2015, Mysterud et al., 2019), der an zahlreichen Wirtsarten parasitiert, scheinen kurzfristige Einbrüche in Wirtspopulationen keinen Einfluss auf die Zecken-Population zu haben. In Einklang dazu stehen die Ergebnisse zur veränderten Wirts-Präferenz der verschiedenen Stadien von *I. ricinus* am Porbelsee: Eine Reduktion der größeren Säugetier-Wirte führt zu einer Verschiebung der Wirts-Präferenz. *I. ricinus* zeigt sich damit als extrem anpassungsfähig Art, die in der Lage ist, stabile Populationen zu erhalten, auch wenn die biotischen Faktoren sich verändern. Dies ist ein entscheidendes Ergebnis meiner Studie und verdeutlicht die besondere ökologische und epidemiologische Bedeutung des Vektors *I. ricinus*.

Der Standort EG zeigt sich in der Anzahl der von Kleinsäugetern abgesammelten Zecken in den drei Probejahren stabil ($N_{2014}=98$, $N_{2015}=80$, $N_{2016}=128$), es treten nur geringe Schwankungen auf. Dafür lassen sich in den letzten beiden Jahren verschiedene Zeckenarten beobachten, neben *I. acuminatus* auch

I. trianguliceps. Die höhere Variabilität im Zeckenbefall lässt sich an diesem Standort auf das Verhältnis der Kleinsäuger-Spezies zurückführen. Während im ersten Jahr überwiegend *Af* (57,8%) gefangen wurden, ist in den beiden folgenden Jahren der Anteil für *Mg* höher (70% bzw. 48,1%), während gleichzeitig der Anteil an *S. minutus* zunimmt. Der Zeckenbefall dieser beiden Arten zeigt sich variabler als der von *Apodemus*-Arten. Die Rötelmaus ist Hauptwirt für *I. trianguliceps* (Korenberg et al., 2015, Kormilitsyna et al., 2016), zum Teil werden höhere Prävalenzen dieser Zeckenart gegenüber *I. ricinus* beobachtet (Cayol et al., 2018). Daneben nehmen Spitzmäuse eine wichtige Rolle als Wirte für *I. trianguliceps* ein (Bown et al., 2011, Kormilitsyna et al., 2016, Tretyakov, 2018). Für *I. acuminatus* zeigt die Studie von Gilot et al., dass eine Wirtspräferenz für Arvicolidae anzunehmen ist (Gilot et al., 1992). Da die beobachtenden Zeckenarten unterschiedliche Vektor-Kapazitäten für humanpathogene Erreger aufweisen, unterstreichen die Beobachtungen am Standort EG, dass eine Betrachtung von Wirts-Populationen und Vektor-Abundanz entscheidend für ökologische und epidemiologische Einschätzungen ist (Perez et al., 2017).

In der vorliegenden Studie weisen *Af* und *Mg* in allen drei Jahren den höchsten Befall mit Zecken auf, ihre Bedeutung als Hauptwirte in mitteleuropäischen Wäldern wird damit bestätigt. In der weiteren Diskussion soll die Saisonalität des Zeckenbefalls dieser beiden Arten analysiert werden.

Die Prävalenz von *I. ricinus* Larven auf Rötelmäusen fällt in allen Jahren und Habitaten geringer aus als die auf Gelbhalsmäusen, auf die Möglichkeit der Resistenzbildung bei *Mg* gegenüber *I. ricinus* wurde bereits hingewiesen. In allen Habitaten zeigt der Befall von *Mg* mit Larven einen Anstieg in den Sommermonaten (Juni- August), Ende des ersten Jahres (Oktober 2014) konnte am EG nochmals ein Anstieg beobachtet werden, im dritten Jahr werden am PS die gleichen Befallsraten für *Mg* wie für *Af* beobachtet. Zeckenaktivität lässt sich in Mitteleuropa das ganze Jahr über beobachten, in milden Wintern auch im Dezember und Januar (Estrada-Peña et al. 2004, Dautel et al. 2008, Petney et al. 2012b). Während in der Literatur häufig bimodale Aktivitätsmuster für Larven beschrieben werden (Nilsson und Lundqvist 1978, Kurtenbach et al. 2006, Herrmann und Gern 2015, Zintl et al. 2017), gibt es zunehmend Studien, in denen unimodale Muster mit Höhepunkten im Juni oder Juli beobachtet werden (Cayol et al., 2017, Chastagner et al., 2016, Estrada-Peña et al., 2004, Schulz et al., 2014; Tagliapietra et al., 2011) oder nur einem schwachen Höhepunkt im August (Maaz et al., 2018). Im Bienwald konnten die höchsten Befallsraten von *Mg* im Juni, Juli oder August (je nach Habitat) beobachtet werden, es liegt vorrangig ein unimodales Muster vor, auch wenn am EG im letzten Jahr ein Absinken im Juli und erneuter Anstieg im August und September erfolgte, die Schwankungen fallen gering aus. Der Standort PS zeigt das unimodale Muster in allen drei Jahren, mit einem Peak im Juli, der im letzten Jahr sehr stark ausfällt. Die Ursache für die Verschiebung hin zu unimodalen Aktivitätsmustern bei Larven wird in der Veränderung klimatischer Bedingungen gesehen, mildere Winter, wärmere Temperaturen im Sommer in Kombination mit höherer Luftfeuchte begünstigen die Entwicklung von *I. ricinus* und

frühere Aktivitätsphasen der Larven (Pfäffle et al., 2013, Randolph et al., 2000, Schulz et al., 2014). Auch für den Befall von *Af* mit Larven lässt sich an den drei Standorten ein unimodales Muster beobachten, ebenfalls mit Aktivitätsmaxima im Juni, Juli oder August. Am Standort PS können im Jahr 2015 keine Larven auf *Af* beobachtet werden. Hier ist zu berücksichtigen, dass nur sehr wenige Individuen gefangen wurden, da sich die Populationsdichten in diesem Jahr an allen beprobten Standorten stark verringerten. Die geringe Anzahl abgesammelter Larven korreliert in diesem Fall mit der geringen Anzahl gefangener Gelbhalsmäuse. Im Jahr darauf steigt die Populationsdichte am PS wieder an und es wird die höchste Befallsrate am PS im gesamten Probenzeitraum beobachtet. In diesem Jahr zeigt sich am PS erneut ein unimodales Aktivitätsmuster, mit einem Höhepunkt im August. Da die Anzahl gefangener *Af* an den anderen beiden Standorten im Vergleich zu den Vorjahren gering ausfiel, lässt sich kein Höhepunkt im Larvenbefall erkennen und es prägt sich kein Muster aus. Auch der Anstieg des Larvenbefalles im EG 2014 und EG und PS 2016 lässt sich auf einen höheren Fangerfolg zurückführen, in beiden Jahren stieg die Anzahl gefangener *Af* auf das Dreifache des Vormonats an.

Die beobachtete Larvenaktivität auf Kleinsäugetieren deutet im Bienwald auf unimodale Aktivitätsmuster hin und zeigt sich eher einheitlich, während Littwin in ihrer Studie alle Varianten von Aktivitätsmustern feststellen konnte, wobei eine große Heterogenität zwischen den Standorten und Jahren zu beobachten war. Das häufigste Muster zeigte eine bimodale Aktivität mit einem Höhepunkt im späten Frühjahr bzw. Frühsommer (Juni) und einem zweiten im Herbst. Daneben konnten zwischen ein bis drei Aktivitätsmaxima in allen Habitaten beobachtet werden, ebenso traten Mischformen zwischen uni- und bimodalen Mustern auf. Littwin führt diese verschiedenen Muster auf Unterschiede in den mikroklimatischen Bedingungen der Habitate zurück.

In der vorliegenden Studie wurde daher der Einfluss von abiotischen Faktoren auf den Larvenbefall (*I. ricinus*) von *Mg* und *Af* überprüft. Für den Larvenbefall von *Af* lassen sich weniger signifikante Korrelationen zu den aufgenommenen Umweltfaktoren feststellen als für *Mg*, die Korrelationen zu den Temperaturwerten (im Habitat aufgenommene als auch durchschnittliche Werte von Wetterstationen) fallen aber bei Signifikanz stets positiv aus, die Korrelationen zu den Luftfeuchtwerten dagegen stets negativ. Für *Mg* lässt darüber hinaus noch feststellen, dass die Summe der Tagesniederschläge signifikant negativ mit der Larvenanzahl korreliert.

Die Temperatur im Mikrohabitat der Zecke spielt eine entscheidende Rolle für den Lebenszyklus (Estrada-Peña, 2015), klimatische Bedingungen können größere Auswirkungen auf die Zeckenaubundanz haben als Wirtspopulationen (Randolph, 2004). Die Temperatur regelt das Einsetzen der Aktivität (Perret et al., 2000), bestimmt den saisonalen Verlauf (Herrmann und Gern 2013) und wirkt sich

auf die Wirtssuche aus, wobei ansteigende Temperaturen positiv mit Larvenaktivität oder Larvenabundanz auf Kleinsäugetern korrelieren (Gray, 1985, Ruiz-Fons et al., 2012). Die beobachteten signifikant positiven Korrelationen der Larvenlast von *I. ricinus* auf beiden Mäuse-Spezies mit den Temperatur-Werten bestätigen den in der Literatur beschriebenen Effekt. Im GAMLSS-Modell zur Larvenlast auf beiden Mäusen korrelierte der Temperatur-Wert am Boden signifikant positiv ($p=0,047$) mit der Larvenlast, im GAMLSS Modell für *Mg* konnte der Einfluss des Temperatur-Wertes am Boden sogar als hochsignifikant ($p<0,001$) nachgewiesen werden. Da in allen drei Beprobungsjahren im Bienwald milde Winter auftraten, lässt sich das beobachtete unimodale Aktivitätsmuster auf die moderaten Durchschnitts-Temperaturen zurückführen. Auch Muders konnte in ihrer Studie zu Zecken auf Reh- und Schwarzwild eine hochsignifikante positive Korrelation zwischen Zeckenlast und Lufttemperatur beobachten (Muders, 2015), der Zusammenhang scheint also auch für adulte Stadien auf großen Säugtieren übertragbar zu sein.

Neben der Temperatur wirkt sich v.a. die relative Luftfeuchte auf *I. ricinus* aus (Estrada-Peña, 2015, Medlock et al., 2013), wobei sich in Experimenten zeigte, dass die Aktivität mit zunehmender Trockenheit abnahm (Randolph und Storey 1999) und das Sättigungsdefizit der Luft (Formel zur Kombination von Temperatur und relativer Luftfeuchte, siehe Kapitel 2.4) negativ mit der Nymphenaktivität korrelierte (Perret et al., 2000). Die in der vorliegenden Studie herausgestellte negative Korrelation zu den Luftfeuchte-Werten erstaunt deshalb zunächst, wurde aber in anderen Studien ebenfalls beobachtet. Boyard et al. (2008) stellten in ihrer Studie zum Befall von Kleinsäugetern fest, dass höhere Larvenlasten in Perioden mit geringerer relativer Luftfeuchte zu verzeichnen waren, worauf auch Kiffner et al. (2011) verweisen, die ebenfalls einen leichten Abfall der Zeckenlast mit ansteigenden Luftfeuchte beobachteten, diesen aber nicht abschließend erklären können. Den gleichen Effekt kann Muders für Zecken auf Großwild im Bienwald beobachten, der durchschnittliche Wert der relativen Luftfeuchte korreliert signifikant negativ mit der Zeckenlast aller Stadien auf Rehwild (Muders, 2015).

Im GAMLSS Modell zur Larvenlast von *I. ricinus* erwies sich der am Boden aufgenommene Wert zur Luftfeuchte ebenfalls als signifikant negativ ($p=0,019$) und zeigt im Vergleich über standardisierte Schätzer die höhere Effektstärke im Vergleich zum Temperaturwert am Boden. Die statistischen Modelle von Tagliapietra et al. (2011) geben Hinweise darauf, dass die relative Luftfeuchte die Zeckena-bundanz nur bis zu einem bestimmten (optimalen) Wert beeinflusst (Tagliapietra et al., 2011).

Der Einfluss von Niederschlägen, wie er für *Mg* in dieser Studie beobachtet wurde, wird auch in anderen Studien herausgestellt. Del Fabbro et al. (2015) entwickeln Modelle zur Zeckenabundanz in Abhängigkeit von Umweltfaktoren, in denen Niederschlagsmengen verschiedener Zeitintervalle die einflussreichsten Variablen darstellen (Del Fabbro et al., 2015). Daneben konnten Zárýbnická et al. (2017) in

Langzeit-Studien einen negativen Einfluss von Regenmengen (auch des Vorjahres) auf Kleinsäuger-Populationen beobachten. Für den Bienwald stellt Muders einen negativen Effekt großer Niederschlagsmengen auf alle Zeckenstadien an Rehwild fest, für weibliche *I. ricinus* konnte dieser als signifikant nachgewiesen werden. In der vorliegenden Studie war der Winter vor dem ersten Probenjahr durch ausgiebige Regenmengen gekennzeichnet, bis weit ins Frühjahr hinein standen ganze Areale des Bienwaldes unter Wasser. Die Kombination des negativen Einflusses der Regenmenge auf Wirte als auch Zeckenabundanz lässt die beobachtete negative Korrelation (Summe Tagesniederschläge) für *Mg* und *I. ricinus* Larven plausibel erscheinen.

Zusammenfassend lässt sich über die Zeckenfauna auf Kleinsäufern festhalten, dass sich trotz geringer Kleinsäuger-Abundanz ähnliche Prävalenzen im Zeckenbefall der Kleinsäuger ergeben wie in Littwins Studie. Da aber das Kleinsäuger-Vorkommen geringer ausfällt, ist auch die absolute Anzahl der Zecken im Bienwald geringer als in den baden-württembergischen Gebieten.

Für den Menschen bedeutet dies, dass die Wahrscheinlichkeit, sich einen Zeckenstich zuzuziehen, geringer ausfällt. Inwieweit sich die geringere absolute Zeckenanzahl auf zeckenübertragene Pathogene auswirkt, wird in Kapitel 4.4 erörtert werden.

Sowohl die Kleinsäuger-Populationen als auch die Zeckenpopulationen unterliegen im Bienwald aber den gleichen Mechanismen wie in anderen Habitaten und zeigen sich in Zusammensetzung, Befallsmustern, Prävalenzen und Korrelationen zu abiotischen Faktoren vergleichbar. Auch für den Bienwald lässt sich schließen, dass die hohe Variabilität zwischen den einzelnen Standorten darauf verweist, dass jeder Standort spezifische ökologische Bedingungen aufweist, die Kleinsäuger-Populationen und Zeckenfauna prägen. Um mögliche Gründe für die geringen Abundanzen im Bienwald zu untersuchen, wird im Folgenden ein Vergleich der wirtssuchenden Zecken in den Kleinsäuger-Habitaten und auf der Vegetation vorgenommen.

4.3.2 Zecken auf der Vegetation

Das Absammeln von Zeckenstadien von Kleinsäuger-Wirten stellt eine indirekte Methode dar, um Zeckenabundanzen und -aktivitäten im Freiland zu erfassen. Eine andere, fest etablierte Methode um die Aktivität und Dichte einer Zeckenpopulation abzuschätzen, stellt das Flaggen (Drag-Sampling) dar (Ginsberg und Ewing 1989, Estrada-Peña et al. 2013, Petney et al. 2013). Da es bisher keine Methodik gibt, die Zeckenabundanzen in ihrer Gänze erfasst, sollen durch das Flaggen die Schätzungen aus dem Absammeln der Kleinsäuger ergänzt werden, um Rückschlüsse auf Vorkommen und Prävalenzen zeckenübertragener Pathogene ziehen zu können. Mittels Flaggen können nur die Stadien exophiler Zecken beobachtet werden (Tack et al. 2012b) und Larvalstadien werden selten aufgenommen (Burri et al., 2011b, Gassner et al., 2013). Dennoch ermöglicht die Methode Aussagen über Zeckenaktivitäten

ohne Abhängigkeiten von Wirtspopulationen zu treffen (Burri et al., 2011b, Pérez et al., 2012). Für die Übertragung humanpathogener Erreger kommt dem Nymphenstadium erhöhte Bedeutung zu, weil es durch seine Mundwerkzeuge in der Lage ist, die menschliche Haut zu penetrieren, in Habitaten meist in größerer Anzahl vorkommt und das Stadium ist, das den Menschen mehrheitlich befällt (Wirtz 2001, Süß und Schrader 2004, Strnad et al., 2020), ohne wegen der geringen Größe sofort entdeckt zu werden.

Dieses Stadium wird mittels Flaggen zuverlässig erfasst, wobei insgesamt nur etwa 10% der aktiven Zecken durch diese Methode auffindig gemacht werden (Randolph, 2004) und die prozentualen Anteile der gefangenen Stadien unterschiedlich ausfallen können (Daniels et al. 2000, Tälleklint-Eisen und Lane 2000, Dantas-Torres et al., 2013). Da die Nymphendichte mit der Larvenlast auf Rodentia ansteigt (Hofmeister et al. 2017b) und wirtssuchende Nymphen mit der Anzahl der Larven auf den Kleinsäu- gern des Vorjahres korrelieren (Perez et al., 2016), erlaubt die Untersuchung der Nymphenabundanz durch das Flaggen auch Aussagen über das Zusammenwirken von Kleinsäuger-Wirten und deren Zeckenbefall im Hinblick auf die Prävalenz humanpathogener Erreger.

4.3.2.1 Geflaggte Zecken in den Habitaten

Die am häufigsten abgesammelte Art stellte *I. ricinus* dar, daneben wurden wenige Nymphen von *I. acuminatus* und ein adultes Stadium von *D. reticulatus* beobachtet.

Da es sich bei *I. ricinus* um eine exophile Art handelt (z.B. Wirtz, 2001, Randolph, 2014, Rizzoli et al., 2014), sind alle Stadien mittels Flaggen zu erfassen, wenn auch die reiferen Stadien, Nymphe und Adultus, überwiegen. Dies entspricht den Ergebnissen dieser Studie, es fanden sich überwiegend Nymphen (N=316) auf der Vegetation, Larven (N=50) sowie Adulte (31 weibliche und 37 männliche) wurden seltener beobachtet. In einer anderen Studie aus Rheinland-Pfalz und dem Saarland konnten ebenfalls überwiegend Nymphen geflaggt werden, bei den adulten Tiere überwog der Anteil der weiblichen Tiere (Mehlhorn et al., 2016).

Bei *I. acuminatus* handelt es sich um eine endophile Art, die aber gelegentlich durch Drag-Sampling erfasst werden kann (Petney et al., 2015), was sich auch in der vorliegenden Studie bestätigt. Von *D. marginatus* werden i.d.R. nur Nymphen oder Adulte durch Flaggen erfasst, da Larven nachtaktiv zu sein scheinen (Masala et al., 2012), Larven und Nymphen der Art *D. reticulatus* sind endophil, so dass nur adulte Individuen mittels Flaggen erfasst werden (Földvári et al., 2016).

Bei der Betrachtung aller Stadien von *I. ricinus* ergibt sich in allen drei Beprobungsjahren ein bimodales Aktivitätsmuster. Im Gegensatz zu Larven zeigen Nymphen in zahlreichen Studien bimodale Aktivitätsmuster (Stanek, 2005a, Tagliapietra et al., 2011, Wilhelmsson et al., 2013a, Sormunen et al., 2016a,

Cayol et al., 2017, Hauser et al., 2018). Littwin (2016) konnte in ihrer Arbeit zeigen, dass die Methode des Drag-Samplings einen besseren Einblick in das Vorkommen von Nymphen gibt als es das Absammeln von Kleinsäugern darstellt. Auf potenziellen Wirten sind Nymphen deutlich weniger zu finden als sie im selben Zeitraum von der Vegetation abgesammelt werden können (Littwin, 2016). Da in der vorliegenden Studie hauptsächlich Nymphen von der Vegetation abgesammelt wurden, wird dieses bimodale Auftreten bestätigt. Das erste Probenjahr zeigt die geringsten Abundanzen von Zecken auf der Vegetation. Das vorangegangene Jahr, v.a. die Herbst- und Wintermonate waren durch hohe Niederschlagsmengen gekennzeichnet, im Jahr 2013 belief sich die Summe der Jahresniederschläge auf 1013,36 l/m², im Jahr 2014 auf 796,64 l/m², 2015 auf 558,59 l/m², im Jahr 2016 stieg die Menge wieder leicht auf 765,08 l/m² an (Quelle: Hydrometeorologische Station Büchelberg, www.am.rlp.de). Die hohe Bodenfeuchte, die sich u.a. durch Staunässe in den Habitaten zeigte, scheint im Jahr 2014 eher ungünstige Bedingungen für die wirtssuchenden Stadien von *I. ricinus* geboten zu haben. Dem Vergleich der Nymphendabundanz auf der Vegetation an trockenen und feuchten Standorten wird im nächsten Kapitel eingehende Betrachtung gewidmet.

Der im zweiten Jahr zu beobachtende Abfall der Nymphenabundanz im August, auf den nur ein schwacher Höhepunkt im September erfolgt, ist offenbar durch die geringen Niederschlagsmengen v.a. in den Sommermonaten zu erklären. *I. ricinus* zeigt sich als exophile Art sensibel gegen Austrocknung (z.B. Randolph und Storey, 1999, Estrada-Peña et al., 2012, Petney et al., 2012b). Die Aktivität aller Stadien nimmt ab, die Zecken ziehen sich in die Laubstreu mit höherer Luftfeuchte zurück (Ostfeld und Brunner, 2015, Hauser et al., 2018) und können dann mittels Flaggen nicht mehr erfasst werden. Im letzten Probenjahr werden die höchsten Abundanzen wirtssuchender *I. ricinus* beobachtet, mit deutlichem Anstieg der Aktivität im Mai und Juni, einem Abfall der Dichte in den Sommermonaten und einem erneuten Anstieg im September, der u.a. durch geflaggte Larven verursacht wird. Eier werden vom Weibchen in Paketen abgelegt (Petney et al., 2011), aus denen dann Larven schlüpfen. Da dieses Stadium eher immobil ist (Gray, 1985), wird beim Durchstreifen eines Larvennestes eine hohe Anzahl Larven mit der Flagge aufgenommen. Das Jahr 2016 zeigt die für Mitteleuropa beobachtet zweigipflige Aktivität von *I. ricinus* im Bienwald am deutlichsten. Dieses Muster konnte auch Littwin in ihrer Studie in Baden-Württemberg für geflaggte Nymphen in allen Habitaten beobachten. Die Phänologie der Nymphenaktivität im Bienwald und Baden-Württemberg unterliegt damit dem in der Literatur für Mitteleuropa beschriebenen Schema.

Während die Betrachtung des ganzen Probenzeitraumes und aller drei Jahre ein recht einheitliches Muster der Zeckenaktivität ergibt, zeigen sich die einzelnen Standorte in den drei Jahren heterogener. Für den Standort EG ergibt sich im Jahr 2015 ein deutliches bimodales Aktivitätsmuster der Nymphen von *I. ricinus*, im Jahr 2014 ist ein Frühjahrs-Peak zu beobachten, das zweite Maximum fällt geringer aus. Im letzten Probenjahr zeigt sich an diesem Standort ein deutlicher Höhepunkt im Juni, danach

erfolgt ein Abfall in der Dichte, im Oktober ist nochmals ein Anstieg zu beobachten. Dieser Standort ist durch eine hohe Rehwilddichte gekennzeichnet, das Wirtsspektrum ist vielfältig und für alle Stadien von *I. ricinus* geeignet, weshalb neben Larven auf den Kleinsäufern auch andere Stadien in ausreichender Anzahl zu finden sind. Das bimodale Muster v.a. der Nymphen-Aktivität zeigt sich an diesem Standort deshalb am deutlichsten. Der Standort VA zeichnet sich dagegen durch eine hohe Wildschweindichte aus. Wildschweine sind als Wirte für *I. ricinus* eher ungeeignet (Muders, 2015), das ausgiebige Wühlen und Graben stellt lang anhaftende Zeckenarten vor besondere Herausforderungen bei der Blutmahlzeit (Dautel und Kahl, 1999). An diesem Standort werden wiederholt (auch witterungsbedingt) gar keine Nymphen geflaggt. Aufgrund der geringen Anzahl der geflaggt Nymphen ist eine Aussage über Aktivitätsmuster für diesen Standort nicht möglich. Der dritte Standort PS zeigt im ersten Jahr ein klares bimodales Muster, im zweiten Jahr zwar ein Maximum im Frühjahr (Mai), dann aber keinen deutlichen Anstieg mehr. Es scheint in einzelnen Jahren auch ein unimodales Muster vorliegen zu können, in Rheinland-Pfalz und dem Saarland wurden in einer zweijährigen Studie zu geflaggt *I. ricinus* ausschließlich unimodale Muster mit einem Höhepunkt in Mai und Juni beobachtet (Mehlhorn et al., 2016). Auch im letzten Jahr ist, ähnlich wie im Habitat EG, ein deutlicher Höhepunkt im Frühjahr zu verzeichnen, die Aktivität sinkt dann aber bis zum Ende des Probenzeitraumes ab. Die durchschnittlichen Temperaturen lagen im September 2015 (14,26°C, 2m Höhe, Quelle: Waldklimastation Schaidt, www.am.rlp.de) unter denen im September 2016 (16,86°C), zusätzlich fiel 2015 im September mehr Niederschlag (68,7mm/m²) gegenüber September 2016 (31,6mm/m²). Die niedrigeren Temperaturen und höhere Niederschlagsmenge ermöglichen im September und Oktober 2015 Nymphenaktivität, die durch das Flaggen erfasst werden kann, im September und Oktober 2016 werden keine Nymphen mehr von der Vegetation abgesammelt. Zusammenfassend zeigen sich die beprobten Standorte in den Aktivitätsmustern von *I. ricinus* Nymphen heterogen, was darauf hindeutet, dass die Bedingungen für Zeckenaktivität je nach Standort sehr unterschiedlich ausfallen können. Bei der Interpretation der Ergebnisse ist zu berücksichtigen, dass die Fallzahlen zum Teil sehr niedrig lagen und sich allein aus der geringen Anzahl kein klares Muster ableiten lässt. Boehnke et al. (2017) weisen außerdem darauf hin, dass die durch Flaggen geschätzte Populationsgröße deutlich von der tatsächlichen abweichen kann und durch weitere Methoden (Zeckenfang in Mikrofallen, Aufstellen von Feldparzellen) ergänzt werden sollte, um eine höhere Aussagekraft zu erzielen (Boehnke et al., 2017).

Die Anzahl der wirtssuchenden Nymphen sollte in der vorliegenden Studie dazu dienen, zur Larvenanzahl auf Kleinsäufern in Beziehung gesetzt zu werden. Die Anzahl der wirtssuchenden Nymphen eines Jahres korreliert signifikant mit der Larvenanzahl auf Kleinsäufern des Vorjahres, Kleinsäuger stellen entscheidende Wirte für die Larven dar (Perez et al., 2016). Darüber hinaus steigt mit der Larvenlast auf Rodentia nicht nur die Nymphendichte sondern auch die Infektionsrate der Nymphen für Pathogene (Hofmeester et al., 2017b). Ein Zusammenhang zwischen Larvenlast und Nymphendichte konnte

für den Standort EG in den Jahren 2014/15 nachgewiesen werden, die hohe Larvenlast auf Kleinsäu-
gern Ende 2014 führt zu zahlreichen wirtssuchenden Nymphen Anfang 2015. In den Folgejahren ergibt
sich kein Zusammenhang, für die beiden anderen Standorte lässt sich während der dreijährigen Bepro-
bung ebenfalls kein Zusammenhang feststellen.

Auch Littwin kann in ihrer Studie keinen erkennbaren Zusammenhang zwischen Larvenlast auf
Kleinsäu-
gern und Nymphenabundanz auf der Vegetation im Folgejahr beobachten. Die Anzahl von Lar-
ven auf Kleinsäu-
gern zeigte sich während ihrer dreijährigen Probennahme trotz großer Schwankungen
in der Wirtsdichte erstaunlich stabil, lediglich die durchschnittliche Anzahl pro Wirtstier variierte, d.h.
eine gegebene Larvenanzahl verteilte sich auf den zur Verfügung stehenden Wirten. Die Anzahl der
wirtssuchenden Nymphen stand in Einklang mit der absoluten Anzahl der Larven, die von Kleinsäu-
gern
abgesammelt wurden, so dass Littwin den Einfluss von Kleinsäu-
ger-Populationen auf die Nymphenan-
zahl folgender Jahre hinterfragt und das Modell, das für den Zusammenhang von Kleinsäu-
ger-Popula-
tionen und Larvenbefall in den USA entwickelt wurde (Ostfeld et al., 2001, Ostfeld et al., 2006), für
Baden-Württemberg nicht bestätigen kann.

Die Tatsache, dass in der vorliegenden Studie für Rheinland-Pfalz ebenfalls keine Muster im Larvenbe-
fall von Kleinsäu-
gern und Nymphendichte des Folgejahres festgestellt werden können, erhärtet die
Hypothese, dass die von Ostfeld beobachteten Mechanismen für Mittel-Europa nicht zutreffen.

4.3.2.2 Vergleich rehwildreicher und rehwildarmer Standorte

Neben dem Einfluss von Kleinsäu-
ger-Wirten spielen v.a. für adulte Zecken-Stadien Rehe eine entschei-
dende Rolle (Jaenson et al., 2012, Kiffner et al., 2010). Die in dieser Studie geflaggt Nymphen wurden
dahingehend untersucht, ob es Unterschiede im Vorkommen in rehwild-reichen und rehwild-armen
Standorten gab. Für den Standort EG konnte in einer anderen Studie (Ebert et al., 2012) nachgewiesen
werden, dass hohe Rehwild-Dichten vorliegen. Am Standort VA zeigten Suhlen das Vorkommen von
Wildschweinen an, die wie bereits erwähnt ungeeignete Wirte für Zecken darstellen. Der dritte Stand-
ort PS diente zum Vergleich, geflaggt wurde hier außerhalb des Gebietes mit Rehwild-Ausschluss. In
der Analyse wurden jeweils geflaggte Nymphen des Waldweges der drei Habitats und geflaggte Nym-
phen der Laubstreu der drei Habitats verglichen. Es konnten weder über drei Jahre noch beim Ver-
gleich einzelner Jahre signifikante Unterschiede zwischen den Standorten festgestellt werden, die
Nymphenabundanz variiert zwischen den Standorten nicht signifikant. Wegen des geringen Stichpro-
benumfangs wurden neben Signifikanz-Tests auch Effektstärkemaße berechnet. Der Vergleich der Ef-
fektstärkemaße über drei Jahre, als auch beim Vergleich einzelner Jahre ergibt für den Standort VA
starke Effekte im Vergleich zu den beiden anderen Standorten, was sich durch die hohe Wildschwein-
dichte erklären lässt. Für den Standort EG dagegen lässt sich keine höhere Abundanz wirtssuchender

Nymphen beobachten. Das führt zu dem Schluss, dass die Rehwild-Populationen im Bienwald keinen entscheidenden Einfluss auf die Populationen von *I. ricinus* ausüben. Im Bienwald kann sich eine stabile Zeckenpopulation trotz unterschiedlicher Abundanz an größeren Wirten etablieren. Diese Zeckenart scheint mit ihrem breiten Wirtsspektrum (Jaenson et al., 1994, Santos-Silva et al., 2011, Petney et al., 2012a) nicht an bestimmte Wirte gebunden und auch reifere Stadien, Nymphen und Adulte, können auf andere Wirte ausweichen. Damit wird die Verschiebung der Wirtspräferenz, wie sie für den Standort PS oben beschrieben wurde, durch die fehlenden Unterschiede in der Nymphenabundanz zwischen den Standorten bestätigt. Darüber hinaus konnte für Zeckenvorkommen auf Inseln gezeigt werden, dass selbst nach Elimination von Wild (Weißwedel-Hirsch, *Odocoileus virginianus*) noch Zecken in reduzierter Anzahl auf der Insel zu finden waren (Rand et al., 2004), Rizzoli et al. weisen darauf hin, dass Rehwild-Abundanzen geringe Rolle für FSME-Inzidenzen spielen und verweisen auf Kleinsäuger als Wirte (Rizzoli et al., 2009), auch für das Borreliose-Risiko konstatieren Levi et al., dass es durch Kleinsäuger stärker beeinflusst wird als durch Hirsche (Levi et al., 2012). Es ergibt sich die Frage, welches Vektorpotenzial die Zeckenfauna im Bienwald aufweist. Diese wird im letzten Teil dieser Diskussion erörtert.

4.3.2.3 Vergleich geflaggter Zecken auf Laubstreu und Waldweg

An den drei Standorten wurden jeweils zwei verschiedene Gebiete, Waldweg und Laubstreu, mittels Flaggen untersucht. Die deskriptive Analyse zeigt, dass über den gesamten Probenzeitraum an allen Standorten mehr Nymphen von der Laubstreu abgesammelt wurden als vom Waldweg. Für den Standort EG lässt sich dies in der analytischen Statistik nicht durch Signifikanzen bestätigen, Standort VA und PS zeigen über den Dreijahres-Zeitraum signifikanten Unterschiede, es werden mehr Nymphen auf der Laubstreu beobachtet. Der Zusammenhang zu abiotischen Faktoren, Luftfeuchte und Temperatur (Boden und 50 cm Höhe) sowie Sättigungsdefizit, wurde mittels Spearman Rangkorrelationen überprüft. Da die Werte nur in den letzten beiden Jahren aufgenommen wurden, erfolgt der Vergleich über zwei Jahre.

Für die Anzahl wirtssuchender Zecken auf der Laubstreu ergibt sich an den einzelnen Standorten kein eindeutiges Bild, während am Standort EG und VA signifikant positive Korrelationen zum Sättigungsdefizit am Boden und in 50 cm Höhe festgestellt wurden, korreliert am Standort VA die Luftfeuchte (Boden und Höhe) negativ mit der Nymphenanzahl, für den Standort PS ergeben sich keine Korrelationen. Das Sättigungsdefizit (SD) wird unter Berücksichtigung von relativer Luftfeuchte (RH) und Temperatur (T) errechnet. Der Quotient $RH/100$ wird von dem Wert 1 abgezogen mit T als Exponent zu e multipliziert, d.h. bei gleichbleibender Temperatur sinkt SD mit steigender Luftfeuchte, bei niedriger

RH ist der Wert für SD groß. Die positive Korrelation zum SD entspricht damit einer negativen Korrelation zu Luftfeuchte-Werten, wie sie für den Standort VA festgestellt werden konnten. Allerdings steht diese Beobachtung in Kontrast zu anderen Studien, in denen RH positiv und SD dementsprechend negativ mit Larven- oder Nymphenabundanz korreliert (Randolph und Storey ,1999, Perret et al., 2000, 2003, Estrada-Peña et al., 2012). Boehnke et al. (2017) verweisen anhand ihrer Forschungsergebnisse darauf, dass die Laubstreu eine eigene Kapazität aufweist, Wasser zu speichern, auch wenn die Luftfeuchte-Werte gering ausfallen und deshalb Interpretationen zu Zeckenaktivität und RH-Werten mit Bedacht interpretiert werden sollten (Boehnke et al., 2017). Hinzukommt in der vorliegenden Studie die an manchen Standorten z.T. sehr geringe Fallzahl geflaggter Nymphen, die die Ermittlung von signifikanten Werten erschwert. Geringe Fallzahl und Abweichung in gemessenen Luftfeuchte-Werten zu tatsächlichem Feuchtigkeits-Gehalt der Laubstreu können dazu führen, dass Korrelationen dieser Studie in Kontrast zu Beobachtungen anderer Studien stehen.

Bei geringer Fallzahl kann die Betrachtung der Korrelationskoeffizienten Hinweise auf den Einfluss der getesteten Faktoren geben. Für das Gebiet Waldweg können am Standort VA mittlere Effektstärken für Temperaturwerte bei negativer Korrelation festgestellt werden. Die geflaggten Waldwege stellen mit einer eher offenen Geländestruktur, wenig Schatten spendenden Bäumen und grasbewachsenen Flächen eher ungünstige Habitate für Zecken dar, da die starke Sonneneinstrahlung zur schnellen Austrocknung der Wege führt (Boyard et al., 2008, Sormunen et al., 2016b). Die beobachtete negative Korrelation zur Temperatur kann also darauf zurückzuführen sein, dass höhere Temperaturen dazu führen, dass Nymphen sich in tiefer gelegene Schichten zurückziehen und mittels Flaggen nicht mehr erfasst werden. Die hohen Effektstärken zu den Luftfeuchte-Werten am PS bei negativer Korrelation stehen allerdings erneut in Kontrast zu anderen Studien.

Für die auf der Laubstreu geflaggten Nymphen von *I. ricinus* zeigen am Standort EG Temperatur und Sättigungsdefizit mittlere Effektstärken bei positiver Korrelation, die höheren Temperaturen resultieren in diesem Mikrohabitat in höherer Aktivität der Zecken, für die positive Korrelation zu SD sei erneut darauf verwiesen, dass gemessene RH-Werte u.U. nicht den Feuchtigkeits-Zustand der Laubstreu repräsentieren (Boehnke et al., 2017). Auch am Standort VA lässt sich über die Effektstärken ermitteln, dass Temperatur (positive Korrelation), Luftfeuchte (negative Korrelation) und Sättigungsdefizit (positive Korrelation) einen Einfluss auf wirtssuchende Nymphen haben, am Standort PS zeigen Temperaturwerte und SD mittlere Effektstärken bei positiver Korrelation. Es lassen sich also keine generellen Tendenzen feststellen, was erneut unterstreicht, dass die mikroklimatischen Bedingungen an den verschiedenen Standorten differieren und Aussagen über Zeckenaktivität und -abundanz individuell für jedes Habitat getätigt werden sollten.

Das GAMLSS-Modell zu geflaggt Nymphen wurde über drei Jahre und alle Standorte errechnet und erzielt damit aufgrund der höheren Fallzahl eine größere Aussagekraft. Die Variable «Temperatur» (Durchschnitt, 50 cm Höhe) und die Variable «Luftfeuchte» (50 cm Höhe) zeigen im Modell einen hochsignifikant positiven Einfluss. Damit bestätigt das errechnete Modell Ergebnisse anderer Studien, in denen sich T und RH als hauptsächliche Wirkungsvariablen für Zeckenaktivität zeigen (Estrada-Peña et al., 2012, Ostfeld und Brunner, 2015, Brugger et al., 2018).

Die beprobten Standorte dieser Studie lagen alle im sogenannten „nassen“ Bienwald, dessen oberflächennahe Lehmschichten durch Grund- und Stauwasser geprägt sind, die ganzjährig eine hohe Bodenfeuchte ermöglichen. Daraus ergibt sich sowohl hinsichtlich Kleinsäuger-Populationen als auch Zeckenabundanz eine besondere Situation im Vergleich zu anderen Habitaten. Es werden deshalb in die Auswertung auch Ergebnisse zu wirtssuchenden Zecken aus dem östlichen, „trockenen“ Teil des Bienwaldes einbezogen, die im Rahmen von Staatsexamens- und Bachelorarbeiten in den Jahren 2015 bis 2017 erhoben wurden. Damit ist zum einen für die Jahre 2015 und 2016 ein direkter Vergleich zu den Ergebnissen der vorliegenden Studie möglich und zum anderen erstreckt sich der Beobachtungszeitraum im trockenen Bienwald über drei Jahre, so dass die Ergebnisse als aussagekräftig betrachtet werden können.

4.3.2.4 Wirtssuchende Zecken trockener und feuchter Standorte im Bienwald

Im zweiten Beprobungsjahr wurden von April bis August 115 Zecken am Standort Sandbuckel (SB) abgesammelt (Marz, 2016). Dieser Standort liegt im „trockenen“ Bienwald und ermöglicht einen Vergleich zu den Habitaten, die im Rahmen meiner Studie im „nassen“ Bienwald beprobt wurden.

Am Standort SB wurden Nymphen sowie adulte Weibchen und Männchen gefunden, der größte Anteil der Art *I. ricinus* (93,8%), außerdem *I. acuminatus* (nur Nymphen) und *D. marginatus* (ein adultes Weibchen), das hauptsächlich abgesammelte Stadium war das der Nymphe. Die Ergebnisse des Flaggens am Sandbuckel decken sich also mit denen aus den anderen Standorten, so dass eine Vergleichbarkeit möglich ist. In den fünf Monaten wurden an den drei Standorten im nassen Bienwald 44 Zecken (32 Nymphen und 12 adulte Zecken) abgesammelt, die Anzahl am Sandbuckel liegt mehr als zweieinhalb-fach so hoch. Die durchschnittliche Anzahl der Zecken pro Monat liegt am SB bei $\bar{x}=23$, in den Standorten im feuchten Bienwald zwischen $\bar{x}= 2,2 - 13,5$.

Die Phänologie der wirtssuchenden Nymphen von *I. ricinus* zeigt am Sandbuckel einen deutlichen Höhepunkt im Mai (N=37), danach fällt die Abundanz drastisch auf nur 2 Exemplare im Juni und eines im August. Da die Datenerhebung im Rahmen der Arbeit im August beendet wurde, lässt sich leider nicht beurteilen, ob ein unimodales oder bimodales Muster der Nymphenaktivität (Tagliapietra et al., 2011,

Wilhelmsson et al., 2013a, Cayol et al., 2017, Hauser et al., 2018) vorlag. Dennoch zeigt sich der typische Höhepunkt der Aktivität im Frühjahr, der starke Rückgang lässt sich auf die geringen Niederschlagsmengen in den Sommermonaten 2015 zurückführen, an den drei Standorten im nassen Bienwald war dieser Rückgang, wie oben bereits diskutiert, ebenfalls zu beobachten. Ein signifikanter Unterschied zu geflaggt Nymphen am Waldweg oder auf der Laubstreu zeigte sich am SB nicht, der Vergleich aller Standorte zeigte einen signifikanten Unterschied zu Standort VA ($p=0,001$), die Berechnung des Effektstärkemaßes ergab einen starken Effekt zwischen SB und VA sowie SB und EG, zwischen SB und PS ein mittlerer Effekt. Obwohl sich, auch wegen geringer Fallzahl, nur ein signifikanter Unterschied in der Analyse zeigt, weist der Vergleich der Effektstärkemaße darauf hin, dass sich SB und die Standorte des nassen Bienwaldes in der Anzahl wirtssuchender Nymphen unterscheiden.

Dieses Ergebnis lässt sich durch weitere Daten aus den Jahren 2016/17 bestätigen. Die Probennahmen erfolgten in diesen Jahren im Rahmen von Bachelor- und Staatsexamens-Arbeiten, die von mir betreut wurden. Sie fanden jeweils in drei Monaten von März bis Mai statt. 2016 konnten in diesen drei Monaten 1188 Zecken ausschließlich der Art *I. ricinus* von der Vegetation abgesammelt werden, 64,9% entfielen auf Nymphen, 31,9% auf Larven, 3,2% auf adulte Zecken (Babian, 2016). Der größte Anteil Nymphen konnte im April (N=339) beobachtet werden, im Mai wurden 302 Nymphen abgesammelt, im März 130 Nymphen. Der beschriebene Höhepunkt der Zeckenaktivität zeigt sich auch an diesem Standort, die Anzahl der wirtssuchenden Nymphen liegt bereits im März sehr hoch. Die durchschnittlichen Temperaturen lagen sowohl im Dezember 2015 als auch in den ersten drei Monaten des Jahres 2016 vergleichsweise hoch, im Januar bei 3,59°C, im Februar und März über 4°C, während sie im Folgejahr im Januar bei -2,08°C lagen (Waldklimastation Schaidt, www.am.rlp.de). Wintertemperaturen zeigen sich in Modellen zur Zeckenaktivität statistisch signifikant (Estrada-Peña et al., 2004), nach milden Wintern mit warmen Frühjahrsmonaten beginnt die Wirtssuche früher (Medlock et al., 2013). Diese Beobachtung konnte auch an den drei Standorten im feuchten Bienwald gemacht werden, die Abundanzen lagen schon zu Beginn der Beprobung recht hoch und erreichen 2016 die höchsten Werte, die für wirtssuchende Nymphen in drei Jahren aufgenommen wurden.

Die Ausnahmestellung des Jahres 2016 zeigt ebenfalls sich im Vergleich zu den Daten aus 2017. In diesem Jahr wurden insgesamt nur 511 Stadien der Art *I. ricinus* abgesammelt, daneben zwei Exemplare *D. reticulatus* (Adulti) und ein Exemplar *I. hexagonus* (Nymphe) (Batmaz, 2017). Die höchste Anzahl wirtssuchender Nymphen von *I. ricinus* (N= 217) lässt sich in diesem Jahr erst im Mai beobachten.

In beiden Arbeiten aus den Jahren 2016/17 lag der Fokus auf dem Vergleich von je vier Standorten im westlichen nassen Bienwald und vier im östlich gelegenen, trockenen Bienwald. In beiden Jahren wurden mehr deutlich mehr Zecken (*I. ricinus*) an den trockenen Standorten (N=1431) geflaggt als an feuchten Standorten (N= 268), auch die höchste Anzahl geflaggt Zecken pro Standort lag an einem

trockenen Standort (T3) und wurde im Jahr 2016 beobachtet. Werden nur die Nymphen in die Analyse einbezogen, erhält man im April 2016 an zwei trockenen Standorten (T2 und T3) die höchsten Abundanzen (N=105). Die Ergebnisse der deskriptiven Analyse werden durch Signifikanz-Tests bestätigt: Trockene und feuchte Standorte unterscheiden sich hochsignifikant ($p < 0,001$) im Vorkommen von wirtssuchenden Nymphen, auch einzeln analysiert zeigen beide Jahre hochsignifikante Werte, werden die Monate bezüglich trockener und feuchter Standorte verglichen ergeben sich für alle Monate signifikante Ergebnisse. Neben geringeren Abundanzen fallen an den feuchten Standorten die Schwankungen zwischen den drei Monaten deutlich geringer aus als an den trockenen Standorten. Die Zeckenpopulationen an den trockenen Standorten scheinen also anderen Dynamiken zu unterliegen als die an feuchten Standorten.

Wegen der geringen Fallzahl in Kombination mit geminderter Aussagekraft bei Betrachtung einzelner Jahre oder einzelner Standorte wird in dieser Diskussion nur auf den Zeitraum beider Jahre (N=48) eingegangen. Die Überprüfung der Korrelationen zu den aufgenommenen abiotischen Faktoren zeigt signifikant negative Korrelationen zu den Luftfeuchte-Werten und signifikant positive Korrelationen zu den Temperatur-Werten und dem Sättigungsdefizit. Dieser Zusammenhang konnte auch für die geflaggt Nymphen in den Habitaten des feuchten Bienwaldes nachgewiesen werden. Für die Zeckenaktivität im Bienwald scheint die Temperatur einen größeren Einfluss zu haben als die relative Luftfeuchte. In einer norwegischen Studie zu wirtssuchenden Zecken verschiedener Höhen zeigte RH nur einen geringen Einfluss auf die Zeckendichte, selbst unter den trockensten Bedingungen, die aufgenommen wurden, die Temperatur dagegen korrelierte signifikant positiv (Qviller et al., 2014). Die Autoren weisen allerdings darauf hin, dass die Habitate (in der Küstenregion) generell hohe Luftfeuchten aufwiesen, so dass RH nicht den limitierenden Faktor darstellt. Beide Faktoren, T und RH, begrenzen die Aktivität des Generalisten *I. ricinus* nur in den Gebieten, in denen extreme Werte vorliegen und die Zecken nicht in der Lage sind, ungünstige Bedingungen zu meiden (Ostfeld und Brunner 2015). Auf den Bienwald übertragen bedeutet dies, dass die Luftfeuchte-Werte keine kritische Grenze für die Zeckenaktivität unterschreiten und damit der Faktor Temperatur ausschlaggebend wird.

Neben dem geringen Einfluss der Luftfeuchte zeigt die vorliegende Studie sehr deutlich, dass Zeckenpopulationen in feuchten Gebieten geringere Abundanzen aufweisen als solche in trockenen Gebieten. Studien aus Nachbarländern, in denen wirtssuchende Zecken von der Vegetation abgesammelt wurden, weisen deutlich höhere Abundanzen auf. Mehlhorn et al. (2016) können in Rheinland-Pfalz an sechs verschiedenen Standorten in zwei Jahren (2011 und 12) von Juni bis Oktober bzw. Mai bis November 1885 Zecken absammeln, was einer durchschnittlichen Anzahl von 46 Zecken pro Probenahme entspricht (Mehlhorn et al., 2016). Ehrmann et al. (2017), die im Rahmen einer Multi-Skala-Studie wirtssuchende Zecken in acht Regionen entlang eines makroklimatischen Gradienten von Süd-

Frankreich bis Mittel-Schweden und Estland untersuchten (Ehrmann et al., 2017), weisen darauf hin, dass Gebiete in West-Deutschland hohe Abundanzen von *I. ricinus* aufweisen (177 Larven, 56 Nymphen, 3 Adulte/100m²). Vergleichbare Abundanzen werden in der vorliegenden Studie nur an Standorten im „trockenen“ Bienwald erreicht, diese Standorte bieten also geeignete Bedingungen für Zecken. Die „feuchten“ Standorte des Bienwaldes, einschließlich der drei Kleinsäuger-Habitate (EG, VA und PS), zeigen dagegen deutlich geringere Abundanzen.

Zecken zeigen sich gegen temporäre Überschwemmung eher unempfindlich, sowohl für Zecken der Gattung *Amblyomma* als auch für *I. ricinus* konnte gezeigt werden, dass Zecken in der Lage sind, Tage bis Monate unter Wasser zu überleben (Bidder et al., 2019, Honzáková, 1971). Eier und Larven der Gattung *Boophilus* überleben unter Wasser sogar besser als adulte Weibchen (Sutherst, 1971), so dass alle Autoren zu dem Schluss kommen, dass gelegentliche Überschwemmungsereignisse die Zeckenpopulation eines bestimmten Gebietes nicht eliminieren würden. Die besondere Situation im Bienwald, die ebenfalls durch jahreszeitlich bedingte Überschwemmungen gekennzeichnet ist (siehe Kapitel 2.1), muss sich also über andere Faktoren auf die Zeckenabundanz auswirken.

Für *I. scapularis* konnte in einer Studie in Wisconsin gezeigt werden, dass sehr hohe Bodenfeuchte negativ mit Zeckenabundanz korreliert (Guerra et al., 2002). Da Zeckenstadien in den oberen Bodenschichten und der Laubstreu überwintern, wirken sich durchnässte Böden negativ auf das Überleben aus. Daneben wird durch hohe Bodenfeuchtigkeit das Wachstum und die Entwicklung von Pilzen und Nematoden begünstigt, auch solcher Arten, die entomophagisch sind (Guerra et al., 2002). Schon in den 1990er Jahren wurden auf *I. ricinus* Pilze nachgewiesen, die durch ihre Pathogenität Einfluss auf Zeckenpopulationen nehmen können (Eilenberg et al., 1991). Spätere europäische Studien zeigen, dass entomophagische Pilze als natürliche Regulatoren für *I. ricinus*-Populationen dienen, im Verlauf eines Jahres nimmt die Infektionsrate v.a. weiblicher Individuen zum Herbst hin deutlich zu (Kalsbeek et al., 1995, Zhioua et al., 1999). Entomophagische Pilze sind in der Lage als Antagonisten Zeckenabundanzen zu regulieren (Hartelt et al., 2008a). Eine weiterführende Fragestellung wäre also, inwieweit die Zeckenfauna im Bienwald von Pilzbefall betroffen ist und ob sich Unterschiede im Befall verschiedener Standorte zeigen würden.

Die deutlichen Unterschiede in den Zecken-Abundanzen der wirtssuchenden Zecken trockener und feuchter Standorte im Bienwald stellen ein zentrales Ergebnis meiner Studie dar. Die hohe Bodenfeuchte scheint sich direkt auf die Zecken-Abundanz auszuwirken und sie negativ zu beeinflussen.

Neben dem geringen Zecken-Vorkommen an feuchten Standorten wurden im Vergleich zur Studie in Baden-Württemberg nur geringe Populationsdichten für Kleinsäuger beobachtet. Auch diese Beobachtung lässt sich offenbar auf die hohe Bodenfeuchte zurückführen. Beide Faktoren zusammen führen

zu einer bemerkenswert geringeren Zeckenabundanz im Vergleich zu den Habitaten in Baden-Württemberg.

Aus meinen Ergebnissen kann der Schluss gezogen werden, dass in Gebieten, in denen die Luftfeuchte kein begrenzender Faktor für Zeckenaktivität ist und eine hohe Bodenfeuchte sich negativ auf Wirts- und Zeckenpopulationen auswirkt, eine geringere Gefahr besteht, einen Zeckenbiss zu erleiden als an Standorten, die durch ausreichende Luftfeuchte und trockene Bodenverhältnisse gute Bedingungen für Wirts- und Zeckenpopulationen bieten. Im letzten Teil der Diskussion wird das Risiko erläutert, das im Bienwald durch zeckenübertragene Pathogene besteht.

4.4 Pathogene in Zecken

Zecken gelten als die Vektoren, die in Europa die meisten Pathogene auf Tiere oder Menschen übertragen und es lässt sich die Tendenz erkennen, dass die durch einen Zeckenstich verursachten Krankheiten in ihrer Prävalenz und ihren ökonomischen Auswirkungen weiter zunehmen werden (Süss et al., 2004a, Estrada-Peña, 2015, Zintl et al. 2017). Das Risiko, sich mit einem zecken-übertragenen Pathogen zu infizieren, kann jahreszeitlich und räumlich (je nach Gebiet) stark variieren (Randolph, 2004). Ein Pathogen kann nur dann auf den Menschen übertragen werden, wenn ein komplexes Zusammenspiel von kompetenten Vektoren, Reservoir-Wirten und Exposition des Menschen gegenüber Zeckenbissen vorliegt (Pfäffle et al., 2013). In der vorliegenden Arbeit wurden die Zecken der Kleinsäuger als auch die Zecken, die von der Vegetation abgesammelt wurden, auf Pathogene untersucht, die für Mensch und Tier zunehmend an Bedeutung gewinnen.

Borrelien als Erreger der Lyme-Borreliose (LB) sind die Bakterien, die in Europa und den USA die größte medizinische Bedeutung einnehmen. LB ist die am häufigsten durch Vektoren übertragene Krankheit der gemäßigten Zonen der nördlichen Hemisphäre, Schätzungen belaufen sich auf 225.000 Krankheitsfälle pro Jahr (Lindgren und Jaenson, 2006, Rudenko et al., 2011). In Mittel-Europa werden die höchsten Infektionsraten verzeichnet und es ist anzunehmen, dass LB ein ernsthaftes Problem des Gesundheitswesens in den kommenden Jahrzehnten darstellen wird (Rauter und Hartung, 2005, Rizzoli et al., 2011, Strnad et al., 2017). Deutschland zählt als Hochendemie-Gebiet, in dem trotz geringer Letalität der Erkrankung von einer hohen Anzahl an Krankheitsfällen ausgegangen werden muss (Poggensee et al., 2008). Eine genaue Häufigkeit der Krankheitsfälle ist für Deutschland nur schwer anzugeben, zum einen ist die Erkrankung nicht in allen Bundesländern meldepflichtig, zum anderen schwankt das Vorkommen von Borrelien in Zecken kleinräumig sehr stark (Robert-Koch-Institut, 2019b). Die Krankheit tritt immer nur dort auf, wo es kompetente Zeckenarten gibt (Randolph, 2001, Rizzoli et al., 2011), *I. ricinus* gilt als Hauptvektor in Europa (z.B. Burri et al., 2014, Duijvendijk et al., 2015, Sormunen et al., 2016a), wobei die Prävalenzen für den *Borrelia burgdorferi* sensu lato-Komplex (Bbsl) zunehmen

(Wójcik-Fatla et al., 2016). Ziel der vorliegenden Arbeit war es, Borrelien-Prävalenzen für den Bienwald anzugeben und zu überprüfen, inwieweit sich diese mit den Angaben aus anderen Studien, v.a. mit der Littwins, decken.

Rickettsiosen zählen zu den ältesten bekannten Krankheiten, die durch Vektoren übertragen werden (Parola et al., 2013) und gewinnen in den letzten drei Jahrzehnten wieder an Bedeutung, da sie zu den Erkrankungen gerechnet werden, die sich zunehmend ausbreiten (Parola und Raoult, 2001, Parola et al., 2005, Brouqui et al., 2007, Schex, 2011). Rickettsien können ernsthafte Krankheiten mit Todesfolge auslösen (Raoult et al., 1998), ihre Biologie ist aber v.a. in Europa bisher wenig erforscht (Merhej und Raoult 2011). Die meisten Rickettsiosen in Europa werden durch Bakterien der SF-Gruppe („spotted fever group“) ausgelöst, für die Zecken eine entscheidende Rolle als Vektoren und Reservoir spielen (Radzijeuskaja et al., 2018). Zecken der Gattung *Ixodes* gelten als Hauptvektoren (Parola et al., 2013, Burri et al., 2014, Gajda et al., 2017), *I. ricinus* wird überwiegend mit *R. helvetica* und *R. monacensis* assoziiert (Radzijeuskaja et al., 2018). In der vorliegenden Studie sollten die abgesammelten Zecken auf Befall mit Rickettsien untersucht und Pathogen-Vektor-Beziehungen für Rickettsien bestimmt werden. Außerdem wird der Befall mit dem der Studie in Baden-Württemberg verglichen.

Die Humane Granulozytäre Anaplasiose (HGA) steht an dritter Stelle der vektorvermittelten Erkrankungen in Europa und den USA und gewinnt in Asien zunehmend an Bedeutung (Dumler, 2012). Obwohl der Erreger, *Anaplasma phagocytophilum*, seit über 70 Jahren bekannt ist, wird erst seit 1994 das Augenmerk auf die Erkrankung beim Menschen gelegt (Woldehiwet, 2010). Die Ergebnisse molekularer Studien wirtssuchender Zecken zeigen, dass das Bakterium überall in Europa vorzukommen scheint (Stuen et al., 2013). Die meisten Studien in Europa wurden an wirtssuchenden Zecken der Art *I. ricinus* durchgeführt, die Prävalenzen für dieses Pathogen variieren sowohl zwischen als auch innerhalb untersuchter Länder (Stuen et al., 2013). Der Hauptvektor in Europa ist *I. ricinus*, auch wenn das Bakterium in anderen Zeckenarten nachgewiesen werden konnte (Strle, 2004, Stuen, 2007). Trotz intensiver Forschung in den letzten Jahrzehnten bleiben viele Aspekte ungeklärt, v.a. wie es sich in natürlichen Zyklen erhält und ausbreitet (Woldehiwet, 2010, Dugat et al., 2015, Svitáľková et al., 2015). Für *A. phagocytophilum* sollen in der vorliegenden Studie Prävalenzen ermittelt und die Rolle von Kleinsäufern als potentielle Reservoir untersucht werden. In der Studie Littwins wurde für dieses Pathogen kein Nachweis geführt.

Die Methodik der vorliegenden Studie, die Pathogene in den Zecken von Kleinsäuger-Wirten als auch in Zecken von der Vegetation zu bestimmen, bietet den Vorteil, dass eine kontinuierliche Untersuchung der Kleinsäuger möglich ist, da sie nicht für Blut-, Gewebe- oder Organproben beeinträchtigt oder getötet werden müssen. Dadurch können Einblicke in den natürlichen Zyklus der Pathogene ge-

wonnen werden (Goodwin et al., 2001). Daneben können über die Prävalenzen der Pathogene in Zecken Einschätzungen getroffen werden, wie das Ansteckungs-Risiko für den Menschen ausfällt. Aus Larven, die an Kleinsäufern saugen, entwickeln sich Nymphen, die das Stadium darstellen, das für den Menschen das gefährlichste bezüglich pathogener Erreger darstellt (Wirtz, 2001, Moutailler et al., 2016, Strnad et al., 2020), da sie häufig am Menschen saugen, wegen ihrer geringen Größe aber seltener entdeckt werden als adulte Stadien.

Insgesamt wurden von Kleinsäufern 926 Zecken aller Stadien und 5 verschiedener Arten (*I. ricinus*, *I. trianguliceps*, *I. acuminatus*, *D. reticulatus* und *D. marginatus*) auf Pathogene untersucht, bei 44,3% aller untersuchten Proben (N= 327) konnten Pathogene nachgewiesen werden.

Für die wirtssuchenden Zecken lag die Gesamt-Prävalenz im Befall mit Pathogenen deutlich höher, in 66,7% der untersuchten Proben konnten Pathogene nachgewiesen werden. Dies ist umso bemerkenswerter, da die geringe Anzahl Kleinsäuger in einer geringen Zecken-Abundanz resultiert. Dennoch scheint die geringe Anzahl an Vektoren die Prävalenz der Pathogene nicht negativ zu beeinflussen.

Für den Bienwald bedeutet es, dass zwar die Gefahr eines Zeckenstiches geringer ist als in anderen Gebieten, das Risiko einer Infektion durch den Zeckenstich aber genauso hoch ausfällt. Im vierten Teil dieser Diskussion werden die Prävalenzen zu den drei Erregern in Zecken von Kleinsäufern und wirtssuchenden Zecken der Vegetation analysiert.

4.4.1 *Borrelia* spp. in Zecken

Borrelien wurden von Kleinsäufern nur in Zecken der Art *I. ricinus* detektiert, die Prävalenzen fallen sehr gering aus (Gesamt-Prävalenz 2,1%). Dabei zeigt sich die Befallsrate in den drei Beprobungsjahren sehr unterschiedlich, die höchste Prävalenz wurde mit 6,4% im ersten Jahr beobachtet, 2015 können keine Borrelien nachgewiesen werden, im letzten Probenjahr liegt die Prävalenz mit 0,7% sehr niedrig. In anderen europäischen Studien werden Prävalenzen von *Bbsl* in Larven von Kleinsäufern mit 0-31% festgestellt (Hanincova et al., 2003, Gassner et al., 2013), wobei höhere Prävalenzen in Larven von Rötelmäusen im Vergleich zu Gelbhalsmäusen nachgewiesen werden, für Nymphen ergibt sich kein Unterschied (Hanincova et al., 2003). Von Kleinsäufern werden als hauptsächliches Stadium Larven abgesammelt. Da die transovarielle Übertragung von *Bbsl* ein eher seltenes Ereignis darstellt (Mejlon und Jaenson, 1993, Lindgren und Jaenson, 2006, Sormunen et al., 2016a, Strnad et al., 2017), steigt die Infektionsrate über transstadiale Transmission in den höheren Entwicklungsstadien an (Mejlon und Jaenson, 1993, Rauter und Hartung, 2005, Kalmár et al., 2013, Wilhelmsson et al., 2013b). Die niedrigen Prävalenzen dieser Studie sind dem Umstand geschuldet, dass überwiegend Larven auf Pathogene

untersucht wurden. Daneben wurde aus den oben bereits diskutierten Gründen nur eine geringe Anzahl an Kleinsäugetern im Bienwald gefangen. Da der Übertragungszyklus für *Bbsl* infektiöse Kleinsäugeterwirte voraussetzt, an denen sich Larven infizieren und die Borrelien transstadial weitergeben (Talleklint und Jaenson, 1994, Humair und Gern, 2000), führt eine geringe Anzahl Kleinsäugeterwirte zu geringeren Infektionsmöglichkeiten für Larven und Nymphen. Weiterhin stellt *I. ricinus* eine Zeckenart mit einem weiten Wirtsspektrum dar (Jaenson et al., 1994, Santos-Silva et al., 2011, Petney et al., 2012a), kann also Blutmahlzeiten auch an nicht-kompetenten Wirten nehmen. Für die Rötelmaus wurde eine effizientere Übertragung von Spirochäten auf *I. ricinus* nachgewiesen als für die Gelbhalsmaus (Hanincova et al., 2003), *Af* weist eine höhere Antikörper-Konzentration gegen Oberflächen-Proteine von *B. burgdorferi* auf als *Mg* (Kurtenbach et al., 1994), welche damit eine höhere Reservoir-Kompetenz besitzt. Diese Bedingungen zusammengenommen erfüllen alle Voraussetzungen für den „dilution effect“ (Pfäffle et al., 2015b), d.h. das reduzierte Transmissions- und Infektionsrisiko bei erhöhter Biodiversität und größerem Vorkommen nicht-kompetenter Wirte. Da die Prävalenzen und die Fallzahlen in der vorliegenden Studie gering ausfielen, erfolgt keine weitergehende Analyse bezüglich Wirtsart oder Wirtseigenschaften (Alter, Geschlecht) im Hinblick auf *Bbsl* in *I. ricinus*.

Littwin kann in Baden-Württemberg Prävalenzen von 0-6,5% in Larven und 0-13,3% in Nymphen von Kleinsäugetern nachweisen, und einen signifikanten Unterschied im Befall von Larven und Nymphen für drei Standorte in den Jahren 2012/13 feststellen, Nymphen weisen höhere Prävalenzen auf. Am vierten Standort lassen sich in allen Jahren keine Borrelien nachweisen. In ihrer Studie zeigt sich die Gesamt-Prävalenz von *Bbsl* zwischen den einzelnen Jahren als auch an den einzelnen Standorten sehr variabel.

Diese Beobachtung lässt sich sowohl für größere Gebiete als auch bezogen auf einzelne Länder oder Standorte machen. In einer Meta-Analyse zu Borrelien-Prävalenzen in *I. ricinus* aus 23 Ländern über sechs Jahre (2010-2016) können die Autoren keinen statistisch signifikanten Trend in der durchschnittlichen Borrelien-Prävalenz verschiedener Länder erkennen (Strnad et al., 2017). Im an Rheinland-Pfalz angrenzenden Elsaß wurde in Nymphen der Art *I. ricinus* eine Gesamtprävalenz von 12% für *Bbsl* ermittelt (Nebbak et al., 2019). In ihrer Fallstudie zu LB-Erkrankungen aus sechs Bundesländern aus den Jahren 2013-17 verweisen Enkelmann et al. (2018) darauf, dass es deutliche regionale Unterschiede gibt, und stellen fünf Regionen mit hohen Inzidenzen (West-Mecklenburg, Erz-Gebirge, Hunsrück/Eifel, Fränkische Alp/Steigerwald sowie Bayerischer Wald) heraus (Enkelmann et al., 2018). In Rheinland-Pfalz liegen dieser Studie zufolge die Inzidenzen 2013 recht hoch (120-160 Fälle/100.000 Einwohner), sinken bis 2016 deutlich (40-80 Fälle/100.000 Einwohner) um im nächsten Jahr, 2017, erneut leicht anzusteigen (Enkelmann et al., 2018).

Hinsichtlich der Analyse von Fallzahlen von LB-Inzidenzen in Deutschland verweisen auch Wilking et al. (2015) auf große regionale Unterschiede (Wilking et al., 2015). Für den Großraum Hannover konnten

Waindok et al. (2017) einen Abfall der *Bbsl*-Prävalenzen in *Ixodes*-Zecken von Menschen von 23.1% (2006) auf 17,1% (2010) feststellen, woraufhin ein signifikanter Anstieg auf 26% (2011) und ein leichter Abfall auf 23,4% (2012) folgte. In einem Vergleich über zehn Jahre (2005-2015) können in der Studie von Blazejak et al. (2018) stabile Prävalenzen in *I. ricinus* Nymphen und Adulten, gesammelt in Hannover, beobachtet werden (Blazejak et al., 2018). Eine Studie aus Sachsen verzeichnet dagegen eine signifikant angestiegene Prävalenz von *Bbsl* in Rodentia von 31% in den Jahren 2012-14 auf 49% in den Jahren 2015-17 (Galfsky et al., 2019). Die Prävalenzen und Inzidenzen im Befall mit *Bbsl* weisen also vor allem regionale Unterschiede auf und können je nach Gebiet schwanken, eine generelle Tendenz lässt sich weder für eine Region noch für einen Standort feststellen.

Dieses Ergebnis konnte sowohl in der Studie Littwins als auch in meiner Studie für die verschiedenen Probenjahre bestätigt werden und verweist darauf, dass für den Erhalt dieses Pathogens sowohl genügend kompetente Wirte als auch eine ausreichende Zeckenabundanz vorhanden sein müssen, um eine dauerhafte Zirkulation von *Bbsl* in *I. ricinus* und Kleinsäugetern zu ermöglichen. Bezüglich der Wirtspopulationen konnte die Studie von Zárbynická et al. (2017) aufzeigen, dass sich die Kleinsäuger-Zusammensetzung in Abhängigkeit des Waldtypus verändert: In jungen Fichte-Kulturen werden artenreichere Gemeinschaften beobachtet als in reifen Buchenwäldern, in denen *A. flavicollis* und *M. glareolus* dominieren (Zárbynická et al., 2017). Sowohl die Studie Littwins als auch die beprobten Gebiete meiner Studie lagen in reifen Laub-Mischwäldern. Da *Mg* Resistenzen gegen *I. ricinus* ausbilden kann, damit kompetente Vektoren für *Bbsl* reduziert werden und in meiner Studie *Mg* in höherer Anzahl gefangen wurde als *Af*, können die niedrigen Prävalenzen für *Bbsl* auf eine reduzierte Kleinsäuger-Vielfalt in den beprobten Gebieten zurückgeführt werden.

Trotz hoher Artenvielfalt des *Bbsl*-Komplexes werden Spirochäten hauptsächlich durch zwei Zeckenarten übertragen, *I. ricinus* und *I. persulcatus* (Kurtenbach et al., 2002), andere Zeckenarten sind für die Transmission von untergeordneter Bedeutung. In der vorliegenden Studie wurden Borrelien nur in *I. ricinus* detektiert, Littwin weist sie ebenfalls überwiegend in *I. ricinus* nach. Die Bedeutung dieser Zeckenart für die Transmissions-Zyklen von Borrelien wird damit durch beide Studien unterstrichen.

In den Bienwald-Zecken von Kleinsäugetern gelang durch Sequenzierung die Bestimmung zweier Genospezies, *B. afzelii* und *B. garinii*, Arten, die in Europa am häufigsten nachgewiesen werden (Estrada-Peña et al., 2018). Für *B. afzelii* wird beobachtet, dass es mit Wirten der Ordnung Rodentia assoziiert ist (Humair et al., 1995, Millins et al., 2018, Pichon et al., 2006, Van Duijvendijk et al., 2016). Ein Grund dafür könnte darin liegen, dass *B. afzelii* nicht durch das Komplementsystem von Rodentia zerstört wird (Etti et al., 2001) und sich deshalb ein stabiles Pathogen-Vektor-System ausbilden kann. Allerdings berichten Etti et al. (2001) auch, dass *B. garinii* durch das Komplementsystem in Rodentia zerstört werden kann. Weiterhin lässt sich *B. garinii* in Europa eher in Vögeln nachweisen (Humair et al., 1998,

Millins et al., 2018, Pichon et al., 2006). In der vorliegenden Studie wurde diese Art in zwei Proben nachgewiesen, die Prävalenz fällt also gering aus (0,6%). Das weist darauf hin, dass Kleinsäuger nicht die hauptsächlichen Reservoirs für *B. garinii* darstellen, aber dennoch Reservoir-Kompetenz besitzen. Deshalb sollte auch dieser Art in Studien zur Einschätzung des Infektionsrisikos für den Menschen Aufmerksamkeit gewidmet werden.

In den wirtssuchenden Zecken der Vegetation konnten Borrelien-Prävalenzen von 16% nachgewiesen werden. Damit bestätigt sich der für *Bbsl* angenommene höhere Befall von Nymphen und Adulten, zudem wird der höchste Anteil in *I. ricinus* gefunden, was die Bedeutung dieser Zeckenart für die Transmission von Borrelien noch einmal unterstreicht. Neben den auch in Kleinsäufern nachgewiesenen Arten *B. afzelii* und *B. garinii* konnte in meiner Arbeit eine weitere Art, *B. miyamotoi*, in geflaggtten *I. ricinus* detektiert werden. Diese Art wurde 1994 in Japan entdeckt und wird in den USA und Europa von mindestens sechs Arten der Gattung *Ixodes* übertragen (Krause et al., 2015). Als Reservoir-Wirte können Kleinsäuger und Vögel auftreten, das Bakterium wurde in *Af* und *Mg* nachgewiesen (Hamšíková et al., 2017). Studien aus Kroatien, der Slowakei und Finnland (Sormunen et al., 2016a, Tadin et al., 2016, Hamšíková et al., 2017) bestätigen, dass sich diese Art mittlerweile in Europa etabliert hat. Für Schweden werden in Zecken, die an Menschen gesaugt hatten, Prävalenzen von 2-4% ermittelt (Wilhelmsson et al., 2013b), in der Slowakei in geflaggtten *I. ricinus* 1% (Subramanian et al., 2012). *B. miyamotoi* lässt sich deutschlandweit in *I. ricinus*, *I. inopinatus* und *D. reticulatus* finden (Hauck et al., 2019, Kohn et al., 2019, Page et al., 2018, Regier et al., 2019), für die Region Konstanz wurden Prävalenzen von 1,8% in geflaggtten und von Menschen abgenommenen Zecken ermittelt (Crowder et al., 2014). Der in dieser Arbeit geführte Nachweis für Rheinland-Pfalz ist nach bisherigem Kenntnisstand ein Erst-Nachweis.

In manchen Regionen tritt diese Art genauso häufig auf wie Babesiose oder HGA, v.a. in den USA in Kalifornien oder Indiana werden Prävalenzen bis 15% beobachtet (Crowder et al., 2014). Da eine Infektion mit dem Bakterium schwere Symptome wie Meningoenzephalitis hervorrufen kann (Krause et al., 2015), sollte diese Art ins epidemiologische Blickfeld gerückt werden.

4.4.2 *Rickettsia* spp. in Zecken

Die Prävalenz für Rickettsien in den Kleinsäuger-Zecken des Bienwaldes liegt deutlich höher als die für Borrelien, die Gesamt-Prävalenz beträgt 24,8%, mit geringsten Prävalenzen im Jahr 2015 (16,7%) und der höchsten Prävalenz im Jahr 2016 (29,4%). Damit deutet meine Studie auf die Zunahme des Rickettsien-Befalls in den letzten Jahren hin. Während zu Beginn des Jahrtausends in Deutschland Prävalenzen von 1,8% bis 8,9% in wirtssuchenden und Zecken von Kleinsäufern festgestellt wurden (Franke et al., 2010, Hartelt et al., 2004), zeigen neuere Studien eine deutlich höhere Belastung in *I. ricinus* von

Kleinsäugern (40,7% für Larven, 28,3% für Nymphen) oder auch in *D. reticulatus* Larven oder Nymphen (Galfsky et al., 2019, Obiegala et al., 2016). Auch Littwin kann in ihrer Studie an den meisten Standorten Prävalenzen über 25% beobachten, an einem Standort (SW) sogar über 45%. Muders kann für die Zecken von Rehwild im Bienwald ebenfalls hohe Prävalenzen feststellen, die durchschnittliche Prävalenz betrug 47,0%, wobei die Prävalenzen in Zecken von Kitzen, Jährlingen und Adulten annähernd gleich hoch waren (Muders, 2015).

Während durch Signifikanz-Tests keine Unterschiede in den Prävalenzen in Bezug auf Geschlecht oder Alter bei *Mg* festgestellt wurden, zeigte sich ein knapp signifikanter Unterschied ($p=0.059$) bei *Af*, männliche Mäuse weisen höhere Rickettsien-Prävalenzen bei *I. ricinus* Larven auf als weibliche, hinsichtlich Alter ergaben sich keine Signifikanzen. Auch der Schätzer im GAMLSS Modell zum Rickettsien-Befall beider Mäuse zeigt, dass die Wahrscheinlichkeit männlicher Mäuse eine mit Rickettsien infizierte Larve oder Nymphe zu tragen, höher ist als die weiblicher, im Modell ist der Wert aber nicht signifikant ($p=0.13$). Da der Befall mit Zecken bei männlichen Tieren generell etwas höher ausfällt als bei weiblichen Tieren, was oben bereits diskutiert wurde, ergibt sich im Modell ebenfalls die höhere Wahrscheinlichkeit für männliche Kleinsäuger.

Rickettsien werden hauptsächlich in *I. ricinus* detektiert, können aber in allen anderen Zeckenarten dieser Studie bis auf *D. reticulatus* nachgewiesen werden. Die Analyse der Prävalenzen in *I. ricinus* zeigt eine höhere Prävalenz in Larven als in Nymphen oder adulten Weibchen. Diese Akkumulation wird auch in anderen Studien berichtet, zum einen steigt die Bakterienlast von Larven über Nymphen bis zu Adulten (Schicht et al., 2012), zum anderen werden höhere Prävalenzen in geflaggt Adulten im Vergleich zu Nymphen beobachtet (Hildebrandt et al., 2010). Für Rickettsien gilt die transovariale Transmission als bewiesen (Brouqui et al., 2007, Biernat et al., 2016, Sormunen et al., 2016b, Gajda et al., 2017) und wird als sehr effektiv eingeschätzt (Burri et al., 2014), Studien der letzten Jahre berichten auch die transstadiale Übertragung (Karbowski et al., 2016b, Gajda et al., 2017). Die Ergebnisse der vorliegenden Studie bestätigen beide Übertragungswege. Die Prävalenzen liegen in Larven sehr hoch, die transovariale Transmission fällt effektiv aus, es können Rickettsien aber auch in Nymphen und an einem Standort (PS) auch in adulten Weibchen nachgewiesen werden. Die geringeren Prävalenzen in den höheren Entwicklungsstadien sind darauf zurückzuführen, dass Nymphen und Adulte nur selten auf Kleinsäugern gefunden werden, da Kleinsäuger hauptsächlich Larven als Wirten dienen.

Hinsichtlich der Vektorarten zeigen sich Rickettsien weniger spezifisch als *Bbsl*. In der vorliegenden Studie werden sie in vier verschiedenen Zeckenarten nachgewiesen, Zecken der Gattung *Ixodes* gelten als hauptsächliche Vektoren (Burri et al., 2014, Gajda et al., 2017, Parola et al., 2013), sie werden außer in *I. ricinus* auch in *D. reticulatus* und *D. marginatus* nachgewiesen (Brouqui et al., 2007, Hartelt et al., 2008b, Pluta et al., 2010, Minichová et al., 2017), ebenso lassen sie sich in *I. hexagonus* finden (Parola

et al., 2013). In der vorliegenden Studie wurden Rickettsien auch in *I. trianguliceps* und *I. acuminatus* nachgewiesen. Auch diese Arten scheinen Vektorpotenzial zu besitzen.

Es ergeben sich bei Rickettsien verschiedene Vektor-Pathogen-Systeme. Die in dieser Studie am häufigsten vorkommende Art stellt *R. helvetica* dar. Sie wird in anderen Studien ebenfalls als dominierende Art in allen Stadien von *I. ricinus* beschrieben (Fischer et al., 2018, Hartelt et al., 2004, Katargina et al., 2015, Minichová et al., 2017, Obiegala et al., 2016), auch in der Studie zu Zecken von Rehen und Wildschweinen, die 2011-2014 im Bienwald durchgeführt wurde (Muders, 2015), und scheint hauptsächlich an diesen Vektor gekoppelt zu sein. Dennoch konnte sie in meiner Studie zweimal in *I. acuminatus* (Standort EG, 2014 und 2016) und viermal in *I. trianguliceps* (EG und VA in 2014 und 2016) nachgewiesen werden. Die geringen Prävalenzen in diesen beiden Arten und das unregelmäßige Vorkommen in den einzelnen Jahren lassen sich dahingehend deuten, dass es sich um ein sporadisches Vorkommen handelt, aber eine Übertragung zwischen *Ixodes*-Arten möglich ist, sofern diese sympatrisch auf Kleinsäugetieren vorkommen (Cayol et al., 2018).

Als weitere Arten wurden *R. monacensis* und *R. raoultii* mittels Sequenzierung ermittelt. Diese Arten sind in Deutschland für verschiedene Regionen, wie Bayern, Baden-Württemberg, Sachsen oder Brandenburg nachgewiesen (Eshoo et al., 2014, Obiegala et al., 2016, Overzier, 2013, Wölfel et al., 2017), nach bisherigem Kenntnisstand handelt es sich für Rheinland-Pfalz um den Erst-Nachweis dieser beiden Arten. Damit gibt die vorliegende Studie nicht nur Hinweise darauf, dass die Prävalenz von Rickettsien zunimmt, die Vektoren übertragen auch andere Rickettsien-Arten. *R. monacensis* wurde im Bienwald nur in *I. ricinus* nachgewiesen, *R. raoultii* trat in *I. ricinus* und *D. marginatus* auf. Diese Rickettsienart wurde bisher hauptsächlich in *D. reticulatus* detektiert (Obiegala et al., 2016, Špitalská et al., 2012), eine Studie berichtet über einen Nachweis in *D. marginatus* (Pluta et al., 2010). Der Nachweis in meiner Studie kann ein weiterer Hinweis darauf sein, dass verschiedene Zeckenarten Vektorkompetenz besitzen und gemeinsames Vorkommen die interspezifische Übertragung begünstigt.

Die Prävalenzen für Rickettsien, die in dieser Arbeit nachgewiesen wurden, liegen im Vergleich zum Anfang des Jahrtausends (Franke et al., 2010, Hartelt et al., 2004) deutlich höher, zeigen sich aber in den drei Probenjahren im Bienwald stabil. Während sich zwischen den einzelnen Probenjahren kein Unterschied in der Rickettsien-Prävalenz ergibt, werden am Standort VA die höchsten Prävalenzen für *Rickettsia* spp. beobachtet. Sie lassen sich durch Signifikanz-Tests über drei Jahre sowie im ersten und zweiten Probenjahr im Vergleich zu einem oder beiden anderen Standorten feststellen. Auch im GAM-LSS Modell, das für *Rickettsia* spp. in Larven und Nymphen berechnet wurde, zeigt der Standort VA eine höhere Wahrscheinlichkeit für Rickettsien-Befall als die anderen Standorte, wenn der Unterschied auch nicht signifikant ausfällt (Schätzer 0.82, $p=0.08$). Im zweiten Jahr fällt weiterhin der Standort EG durch signifikante Unterschiede zu PS auf. Am Standort VA wurden zum einen sehr wenig Kleinsäugetiere gefangen, von denen nur wenig Zecken abgesammelt wurden, zum anderen wurde nur eine geringe

Anzahl wirtssuchender Zecken beobachtet. Am Standort EG fällt die Zahl der gefangenen Kleinsäuger durch die im vorangegangenen Winter durchgeführten Forstmaßnahmen sehr gering aus.

Die Tatsache, dass an diesen beiden Standorten die höchsten Prävalenzen beobachtet werden, wirft die Frage auf, inwieweit Kleinsäuger zum Erhalt dieses Pathogens in natürlichen Zyklen beitragen. Rickettsien können in Rodentia vorkommen, diese entwickeln aber eine geringe Bakteriämie, so dass die Transmission auf Vektoren ineffektiv ausfällt (Gajda et al., 2017). Studien, in denen Zecken und Rodentia auf Rickettsien überprüft wurden, zeigten hohe Prävalenzen in Zecken (31,1%) aber keinen Befall der gefangenen Kleinsäuger (Pluta et al., 2010), so dass andere Autoren zu dem Schluss kommen, dass Kleinsäuger (*Apodemus* spp. und *Mg*) keine Rolle im Transmissions-Zyklus von Rickettsien spielen (Burri et al., 2014, Schex et al., 2010). Vielmehr scheint *I. ricinus* nicht nur als Vektor, sondern gleichzeitig als Reservoir-Wirt für Rickettsien zu fungieren (Dugat et al., 2015, Socolovschi et al., 2009), Kleinsäuger können in Übertragungszyklen eingebunden sein, stellen aber kein Hauptreservoir dar (Mardosaitė-Busaitienė et al., 2018, Minichová et al., 2017). Krawczyk et al. (2020) konnten in einer experimentellen Studie klar herausstellen, dass die Prävalenz mit *R. helvetica* infizierter Nymphen unabhängig von der Dichte der Rodentia-Populationen war (Krawczyk et al., 2020). Die Autoren können *R. helvetica* zwar durch Ohrbiopsien in Rodentia nachweisen und spekulieren, dass dieses Pathogen kurzzeitige, lokal begrenzte Infektionen in der Haut hervorruft, die für eine Übertragung durch Ko-Feeding ausreichen. Aber die signifikant höhere Prävalenz in wirtssuchenden Nymphen als in Rodentia lässt die Autoren schließen, dass Zecken die Wirte sind, in denen sich das Bakterium vermehrt (Krawczyk et al., 2020)

Im GAMLSS Modell meiner Studie konnte herausgestellt werden, dass bei einer höheren Anzahl *I. ricinus* Larven auf den beiden Wirten, *Mg* und *Af*, die Wahrscheinlichkeit für das Vorkommen von *Rickettsia* spp. signifikant erhöht ist. Die Ergebnisse dieser Arbeit bestätigen daher die bisherigen Annahmen, nach denen Kleinsäuger eine eher untergeordnete Rolle für den zoonotischen Zyklus von *Rickettsia* spp. spielen, und Zecken sowohl Vektor als auch Reservoir für die Bakterien darstellen. Einen weiteren Hinweis auf diese Schlussfolgerung liefern die Untersuchungen von Muders, die, wie oben erwähnt, hohe Prävalenzen in Zecken von Rehwild beobachten konnte, deren Auswertung von Organproben der Rehe aber alle negativ in Bezug auf Rickettsien ausfielen (Muders, 2015). Für Rickettsien zeigt sich also eine andere Situation als für Borrelien: Während für Borrelien Kleinsäuger als entscheidende Wirte gelten und Zecken nur als Vektoren fungieren, sind Rickettsien in Zyklen eingebunden, die weitgehend unabhängig von Kleinsäuger-Populationen existieren und in denen Zecken eine Rolle als Wirt und Vektor einnehmen. Daher können im Bienwald trotz geringer Abundanz an Kleinsäufern stabile Prävalenzen dieses Pathogens beobachtet werden.

Die Gesamt-Prävalenz für *Rickettsia* spp. in wirtssuchenden Zecken der Vegetation liegt bei 48,1%. Sie zeigen sich an den drei Standorten vergleichbar, das am stärksten befallene Stadium ist das der Nymphe, in rund einem Drittel lassen sich jeweils Rickettsien nachweisen. Da das Stadium der Nymphe entscheidend für eine Infektion des Menschen ist (Moutailler et al., 2016, Strnad et al., 2020, Wirtz, 2001), liegt das Risiko einer Infektion mit Rickettsien im Bienwald recht hoch. Die maximale Infektionsrate (73,9%) tritt im Jahr 2015 am Standort EG auf, ein weiterer Hinweis darauf, dass der endemische Zyklus dieses Pathogens unabhängig von Kleinsäufern erhalten bleibt. Weiterhin lassen sich hohe Prävalenzen am Standort PS (Rehwild-Ausschluss) beobachtet, bei dem die meisten verschiedenen Stadien auf den Kleinsäufern gefunden wurden. Das Pathogen wird hier effektiv transstadial (Karbowski et al., 2016a, Gajda et al., 2017) übertragen, die Effektivität kann zusätzlich durch Ko-Feeding (Socolovschi et al., 2009) gesteigert werden. Durch Sequenzierung konnten *R. helvetica* (überwiegender Anteil), *R. monacensis* und *R. raoultii* ermittelt werden, die gleichen Arten, die auch in Zecken an Kleinsäufern nachgewiesen wurden. *R. raoultii* wurde auf der Vegetation in *D. reticulatus* nachgewiesen, diese Kombination wird häufig gefunden (Obiegala et al., 2016, Špitalská et al., 2012). Der Befall der verschiedenen Zeckenstadien mit *Rickettsia* spp. zeigt sich über die Jahre und an den Standorten gleichmäßig, signifikante Unterschiede lassen sich nicht ermitteln. Das GAMLSS-Modell verweist nochmals auf die Bedeutung des Nymphenstadiums für die Transmission dieses Pathogens. Der Vergleich der Pathogenlast in Larven auf Kleinsäufern mit Nymphen der Vegetation ergibt für Rickettsien in beiden Stadien ähnliche Muster, d.h. bei sinkender Prävalenz in Larven sinkt die Prävalenz in Nymphen und umgekehrt. Dieses Ergebnis zeigt, dass selbst bei geringem Vorkommen von Kleinsäufern die transovariale und transstadiale Übertragung für *Rickettsia* spp. so effektiv ist, dass sich das Pathogen im Vektor erhält. Am Standort EG wurden im zweiten Jahr nur sehr wenig Kleinsäuger gefangen, die Prävalenzen für Rickettsien liegen in diesem Jahr aber am höchsten. Der Standort VA weist sehr geringe Kleinsäuger-Abundanz auf, hier lassen sich aber die höchsten Rickettsien-Prävalenzen beobachten. Der Vergleich bestätigt also nochmal, dass Zecken in der Lage sind, den endemischen Zyklus von *Rickettsia* spp. ohne Rodentia zu erhalten (Karbowski et al. 2016a). Littwin kann trotz großen Schwankungen in Kleinsäuger-Populationen stetig steigende Prävalenzen für Rickettsien beobachten, zieht aber kein endgültiges Fazit, sondern verweist nur darauf, dass Kleinsäuger eine Rolle spielen können, welche bliebe zu erörtern.

Es sei an dieser Stelle noch erwähnt, dass auch andere Kleinsäuger als Reservoir-Wirte fungieren können, wie z.B. Eichhörnchen oder Igel (Parola et al., 2005, Schex et al., 2010, Speck et al., 2013), die zwar nicht Objekt dieser Studie waren, in den Habitaten im Bienwald aber sicherlich vorkommen.

Zusammenfassend lässt sich im Bienwald beobachten, dass *Rickettsia* spp. unter den gegebenen Bedingungen in der Lage ist, stabile Prävalenzen in Vektoren zu erhalten.

4.4.3 *Anaplasma* spp. in Zecken

Die Übertragung von *Anaplasma* spp. erfolgt im Bienenwald auf den Kleinsäufern durch drei Zeckenarten. Die höchsten Prävalenzen zeigen sich in *I. ricinus*, daneben wird das Bakterium in *I. acuminatus* und *I. trianguliceps* nachgewiesen. In *I. ricinus* werden die höchsten Prävalenzen in Larvalstadien beobachtet. Für *Anaplasma* spp. wird die transovariale Transmission ausgeschlossen (Rar und Golovljova, 2011, Dumler, 2012, Overzier et al., 2013, Silaghi et al., 2017), die transstadiale aber beobachtet (Woldehiwet, 2010). Dieses Bakterium muss also über eine Blutmahlzeit auf die Larve übertragen werden, es sind Reservoir-Wirte nötig, damit das Pathogen zirkulieren kann, die verschiedenen Wirtsarten besitzen aber unterschiedliche Reservoir-Kompetenz und werden durch verschiedene genetische Varianten von *Aph* befallen (Overzier et al., 2013). Das Bakterium wurde zuerst in Ruminantia (Schafen und Ziegen) entdeckt, so dass diese Arten zunächst im epidemiologischen Fokus standen (Woldehiwet, 2006). Für zahlreiche Länder gelang dann der Nachweis in wildlebenden Ruminantia, wie Reh-, Rot- oder Dammwild sowie in Wildschweinen (Woldehiwet, 2006, de la Fuente et al., 2008, Rosef et al., 2009, Michalik et al., 2012, Richter und Matuschka, 2012, Mysterud et al., 2018). Die Rolle von Rodentia als Reservoir-Wirte wird als untergeordnet bewertet, da diese nur eine geringe Bakterämie entwickeln (Franke et al., 2010, Jahfari et al., 2014, Matei et al., 2018, Stuen et al., 2013, Svitáľková et al., 2015, Woldehiwet, 2006).

Im GAMLSS-Modell zur Pathogenlast in *Mg* und *Af* ließ sich ein Einfluss der Standorte nachweisen, die Wahrscheinlichkeit für *Anaplasma*-infizierte Larven und Nymphen war am Standort EG höher als an den beiden anderen Standorten (für VA signifikant). Am Standort EG liegen hohe Rehwild-Dichten vor, so dass die Stadien von *I. ricinus* an Kleinsäuger- und Ruminantia-Wirten saugen können. Die höhere Wahrscheinlichkeit infizierter Larven kann dahin gehend gedeutet werden, dass Ruminantia ein Reservoir bilden, Kleinsäuger aber in den endemischen Zyklus involviert sein können. *A. phagocytophilum* kann über Kleinsäuger-Wirte in der Natur persistieren (Liz et al., 2000), wenn auch *Af* wegen signifikant geringerer Prävalenzen im Vergleich zu *Mg* eine marginale Rolle für den Erhalt von *A. phagocytophilum* zugeschrieben wird (Chastagner et al., 2016, Rosso et al., 2017). Dabei ist *I. ricinus* als Vektor zwar nachgewiesen (Jahfari et al., 2014, Obiegala et al., 2014), aber offenbar nicht ausreichend, um einen zoonotischen Zyklus von *Aph* zu erhalten. Nur wenn *I. trianguliceps* sympatrisch vorkommt, zeigen und erhalten sich hohe Prävalenzen in Rodentia-Wirten (Dugat et al., 2015, Rosso et al., 2017). Das Ergebnis des GAMLSS-Modells, dass die Wahrscheinlichkeit für den Nachweis von *Anaplasma* spp. in Larven von Kleinsäufern abnimmt, wenn Nymphen vorhanden sind, weist auf einen weiteren Übertragungsweg hin: Für *Aph* wurde Transmission durch Ko-Feeding nachgewiesen (Dugat et al., 2015), eine mögliche Interpretation des hier angewandten statistischen Modells.

In der vorliegenden Studie zeigen *I. ricinus* Larven mit bis zu 40% Prävalenz einen recht hohen Befall, außerdem liegen für *Af* in den drei Jahren höhere Prävalenzen vor als für *Mg*, statistisch konnte keine Signifikanz dieses Unterschiedes ermittelt werden. Die Ergebnisse zur Prävalenz beruhen aber fast ausschließlich auf Beobachtungen im ersten Jahr. Im zweiten Jahr konnte *A. phagocytophilum* in keiner Zecke nachgewiesen werden, unabhängig von der Kleinsäuger-Art, im dritten Jahr nur in sehr geringer Prävalenz in Larven von *Af*. Deshalb erweist sich das Jahr 2014 im GAMLSS-Modell als statistisch signifikant im Vergleich zu den beiden anderen Jahren. Diese Schwankungen in der Prävalenz lassen sich dadurch erklären, dass Wirtstiere Resistenzen gegen das Pathogen entwickeln, je nach Wirtsart mehrere Wochen bis über ein Jahr andauernd (Galfsky et al. 2019, Levin und Fish, 2000, Woldehiwet, 2006). Der fehlende Nachweis von *Aph* in *I. ricinus* Larven beider Kleinsäuger-Arten im Jahr 2015 lässt sich auf eine Resistenz-Entwicklung zurückführen, die unterschiedlichen Prävalenzen bei *Mg* und *Af* können dahingehend gedeutet werden, dass *Mg* stabilere Resistenzen als *Af* ausbildet. Diese Annahme sollte allerdings durch Analyse von Blut- und Gewebeproben der beiden Kleinsäuger-Arten überprüft werden und verlangt weitere Untersuchungen, die im Rahmen dieser Arbeit nicht beabsichtigt waren.

Ein weiterer Umstand, der bei der Transmission von *Aph* berücksichtigt werden muss, ist die Rolle der Vektoren. Wie oben bereits beschrieben, gilt *I. ricinus* als vektorkompetent (Dumler et al., 2005, Galfsky et al., 2019, Stuen, 2007, Woldehiwet, 2010), Studien aus dem Vereinigten Königreich (UK) haben aber schon Anfang des Jahrtausends belegt, dass *I. trianguliceps* der Hauptvektor für dieses Pathogen ist (Bown et al., 2003, Bown et al., 2006), auch eine aktuelle Studie kommt zu dem Schluss, dass *Aph* hauptsächlich durch *I. trianguliceps* übertragen wird und Kleinsäuger durch Ausbildung nur kurze Bakteriämien eine untergeordnete Rolle als Reservoir spielen (Perez et al., 2020). Diese Beobachtung wird noch dadurch bestätigt, dass *Aph* auch bei Vorkommen von *I. ricinus* in einem Habitat dennoch durch *I. trianguliceps* erhalten bleibt (Bown et al., 2009), und *I. ricinus* nicht in der Lage ist, dauerhafte Infektionen mit *Aph* zu ermöglichen (Dugat et al., 2015). Vielmehr liegen verschiedene „ecotypes“ von *Aph* vor, die mit unterschiedlichen Wirt-Vektoren-Systemen gekoppelt sind: Ein „ecotype“ erhält sich in Rodentia (*Mg*) und nutzt *I. trianguliceps* als Vektor (Blanarova et al., 2014, Dugat et al., 2015, Karbowski et al., 2016b, Jaarsma et al., 2019), ein anderer nutzt wildlebende Ruminantia als Reservoir und verbreitet sich über *I. ricinus* (Dugat et al., 2015). An zwei Standorten im Bienwald konnte bei Larven, die von *Mg* stammten, das Pathogen neben *I. ricinus* in *I. trianguliceps* nachgewiesen werden, wodurch die Ergebnisse Dugats und Karbowski bestätigt werden. Auf *Af* wurde das Pathogen im Bienwald außerdem in *I. acuminatus* nachgewiesen, eine mögliche Vektorkapazität dieser Art wurden bereits in einer anderen Studie aufgezeigt (Perez et al., 2017). Für beide Zeckenarten handelt es sich nach bisherigem Kenntnisstand um den Erst-Nachweis von *A. phagocytophilum* in Deutschland. Obwohl aber *Aph* auf *Mg* in *I. trianguliceps* nachgewiesen wurde (dem kompetenteren Vektor),

liegen die Prävalenzen in den Zecken von *Mg* niedriger als in denen von *Af*, konträr zu Beobachtungen anderer Studien. In diesem Zusammenhang sei nochmals darauf hingewiesen, dass die Rolle von Kleinsäugetern für die Übertragung von *Aph* kontrovers diskutiert wird, z.T. der Vektor wichtiger eingeschätzt wird als der Reservoir-Wirt (Kowalski et al., 2006) und *Af* und *Mg* als Reservoir-Wirte bereits in Frage gestellt wurden (Obiegala et al., 2014). Ein Muster für die Prävalenzen von *Aph* lässt sich auch in anderen Studien nicht erkennen, es treten sowohl Unterschiede zwischen Standorten, Rodentia-Arten als auch Jahreszeiten auf (Chastagner et al., 2016).

Die Gesamtprävalenz für *Anaplasma* spp. liegt in geflaggtten Zecken der Vegetation bei 39,5% und damit geringfügig unter denen von Rickettsien, ist aber an allen Standorten vergleichbar. Nymphen zeigen einen hohen Befall, an den Standorten VA und PS auch adulte Stadien. Nymphen und Adulte weisen im Allgemeinen höhere Prävalenzen auf als Larven (Jahfari et al., 2014, Ogden et al., 2003, Strle, 2004, Woldehiwet, 2006, Woldehiwet, 2010). Es lassen sich im Jahr 2015 aber weder in Zecken von Kleinsäugetern noch in geflaggtten Zecken Anaplasmen nachweisen (statistisch signifikant), eine Beobachtung, die gegen transstadiale Übertragung (Overzier et al., 2013, Woldehiwet, 2010) sprechen würde. Der größte Anteil wurde in Zecken der Art *I. ricinus* detektiert, eine Art, die nicht als Hauptvektor für dieses Pathogen angesehen wird und die nicht in der Lage ist, dauerhafte Infektionen von *Aph* zu ermöglichen (Bown et al., 2008, Bown et al., 2009, Cayol et al., 2018, Dugat et al., 2015, Rosso et al., 2017). Die stark schwankenden Prävalenzen in den drei Beprobungsjahren, die in meiner Studie beobachtet wurden, bestätigen die geringe Vektorkompetenz von *I. ricinus*. Die Mechanismen, die der fehlenden Vektorkompetenz zugrunde liegen, bleiben aber ungeklärt und verlangen weitergehende Untersuchungen. Der geringe Anteil *I. trianguliceps* als kompetenter Vektor (Bown et al., 2003, Rar und Golovljova, 2011), der im Bienwald beobachtet wurde, scheint nicht auszureichen, um stabile Zyklen des Pathogens zu ermöglichen. Das GAMLSS-Modell zur Prävalenz von *Anaplasma* verweist auf einen Einfluss des Jahres (in diesem Fall des ersten Jahres) sowie einen Einfluss des Standortes, erneut zeigt sich EG durch eine höhere Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Anaplasmen gekennzeichnet als PS. Größere Ruminantia und Wildtiere erweisen sich für Anaplasmen als geeignete Reservoirs (de la Fuente et al., 2008, Michalik et al., 2012, Mysterud et al., 2018, Ogden et al., 2003, Rosef et al., 2009) und da am Standort EG hohe Rehwild-Dichten beobachtet werden, scheint dieser bessere Voraussetzungen zu bieten als der Standort PS.

4.4.4 Pathogenlast in Zecken weiterer Standorte im Bienwald

Das Risiko, sich im Bienwald durch einen Zeckenstich mit Pathogenen zu infizieren, zeigt sich auch in den wirtssuchenden Zecken der Standorte, die zusätzlich zu den drei Habitaten dieser Studie unter-

sucht wurden. Am Sandbuckel (SB) konnten ausschließlich Rickettsien nachgewiesen werden, die Prävalenz lag bei 33,4% der untersuchten Proben, ist also mit der Prävalenz der anderen Standorte vergleichbar. Der Anteil von *R. raoultii* lag am SB sehr hoch (14,6%), daneben konnte *R. helvetica* durch Sequenzierung bestimmt werden. *R. raoultii* wird häufig in *D. reticulatus* nachgewiesen (Obiegala et al., 2016, Špitalská et al., 2012). Die Beobachtung, dass es am SB in *I. ricinus* vorkommt, verweist auf das hohe Vektorpotenzial dieser Zeckenart. Auch am SB sind Nymphen das am stärksten befallene Stadium. In den Zecken der trockenen und feuchten Standorte ergeben sich geringere Gesamt-Prävalenzen, in 40,7% der Proben konnten Pathogene nachgewiesen werden. Die Unterscheidung in trockene und feuchte Standorte ergibt eine höhere Prävalenz an den trockenen (43,1%) als an den feuchten Standorten (29,7%). Wie bereits diskutiert, wirkt sich hohe Bodenfeuchtigkeit negativ auf Zeckenabundanz aus und scheint die Zecken soweit zu beeinträchtigen, dass sie auch in ihrer Vektorkompetenz eingeschränkt werden. Die ermittelten Daten sind aber zu gering, um statistisch haltbare Aussagen zu tätigen und können nur eine Tendenz aufzeigen. Erreger der Gattung *Borrelia* konnten in den Zecken der trockenen und feuchten Standorte nicht nachgewiesen werden. Die Gesamtprävalenz für *Rickettsia* spp. liegt mit 38,4% rund zehn Prozent unter der, die in den Zecken an den Standorten meiner Studie nachgewiesen wurden. Erneut zeigen die Zecken an feuchten Standorten mit 28,1% Rickettsien-Prävalenz geringeren Befall als die an trockenen Standorten (40,7%). Als häufigste Art wird *R. helvetica* nachgewiesen, die über ihren Hauptvektor, *I. ricinus* (Fischer et al., 2018, Katargina et al., 2015, Parola et al., 2013), übertragen wird. *R. raoultii* wird auch an diesen Standorten über *I. ricinus* übertragen, daneben werden zu geringem Prozentsatz *R. monacensis* und *R. rickettsii* in *I. ricinus* detektiert. Es ergibt sich also ein vielfältiger Befall mit Pathogenen. Die Prävalenzen von *Anaplasma* spp. (4,8%) dagegen liegen deutlich unter denen meiner Studie, die Bakterien können nur in einer Probe im Jahr 2017 nachgewiesen werden, der restliche Anteil wird im Jahr 2016 beobachtet. Damit wird das fokale und unregelmäßige Auftreten dieses Pathogens auch an anderen Standorten im Bienwald beobachtet. Ebenso lassen sich in den Zecken der trockenen und feuchten Standorte Doppelinfektionen von *Rickettsia* spp. mit *Aph* nachweisen, eine in anderen Studien (Hildebrandt et al., 2010, Schorn et al., 2011) häufig auftretende Kombination.

Trotz geringer Zecken-Abundanz besteht für Menschen, die im Bienwald von einer wirtssuchenden Zecke befallen werden, ein Risiko, mit zeckenübertragenen Pathogenen infiziert zu werden, wobei dieses nach Art des Erregers unterschiedlich ausfällt. Die geringe Kleinsäuger-Abundanz, die entscheidende Reservoir-Wirte für Borrelien darstellen, da eine transovariale Übertragung im Vektor nicht beobachtet wird, führt zu geringen Prävalenzen dieser Art im Vektor *I. ricinus*. Daraus resultiert in Bezug auf Lyme Borreliose ein geringes Infektionsrisiko für den Menschen. Dagegen weisen die hohen Prävalenzen von Rickettsien in Zecken, die sich unabhängig von den Kleinsäuger-Populationen zu entwickeln und zu erhalten scheinen, darauf hin, dass dieses Infektionsrisiko im Bienwald dauerhaft besteht

und je nach Standort sogar hoch ausfallen kann. Für *A. phagocytophilum* ergibt sich aufgrund der stark schwankenden Prävalenzen nur in manchen Jahren ein Infektionsrisiko im Bienwald, die Prävalenzen sollten also kontinuierlich überwacht werden um Risikowarnungen und Prognosen erstellen zu können. Weiterhin besteht in Gebieten des „feuchten“ Bienwaldes für alle genannten Pathogene ein geringeres Infektionsrisiko des Menschen als in Regionen, die im „trockenen“ Bienwald liegen. Zusätzlich wird die Gefahr, die von Zecken ausgeht, durch Ko-Infektionen verstärkt, weshalb diese im letzten Abschnitt dieser Diskussion analysiert werden.

4.4.5 Ko-Infektionen

Neben genereller Zunahme der Pathogenlast in Zecken nehmen sowohl Ko-Infektionen als auch Dreifachinfektionen zu (Ben und Lozynskyi, 2019, Nebbak et al., 2019, Raulf et al., 2018, Wójcik-Fatla et al., 2016). Die Pathogene in wirtssuchenden Zecken meiner Studie wurden deshalb auf Ko-Infektionen untersucht, in rund einem Drittel (27,2%) lagen Zweifach-Infektionen vor, in 4,9% konnten sogar Dreifach-Infektionen nachgewiesen werden, wodurch der in anderen Studien beobachtete Trend bestätigt wird. Ko-Infektionen können von Zecken auf den Menschen übertragen werden (Raileanu et al., 2017) und sind in Patienten nachgewiesen, eine Meta-Analyse für Europa ergab, dass 4-45% der Patienten mit Lyme-Borreliose weitere Infektionen mit *Aph* (HGA) oder *Babesia* spp. (Babesiose) aufweisen (Swanson et al., 2006). Ein erhöhtes Risiko für Ko-Infektionen mit *Bbsl* und *Aph* ergibt sich außer in Deutschland auch in Belgien, der Tschechischen Republik, Italien, Norwegen, Polen, Slowenien, der Schweiz, Schweden und im Vereinigten Königreich (Swanson et al., 2006). Ko-Infektionen erhöhen die Anfälligkeit für Infektionen mit anderen zeckenübertragenen Pathogenen, erschweren die Krankheitsverläufe beim Menschen und fördern den Erhalt beider Pathogene in der Zecke (Diuk-Wasser et al., 2016, Hansford et al., 2015). Einer Studie in Polen zufolge wiesen Borreliose-Patienten 27% Doppelinfektionen mit *Borrelia* spp. auf, 10,9% mit *Borrelia* spp. und *Aph* (Moniuszko et al., 2014). Diese Kombination tritt auch in Wirbeltier-Reservoiren auf, rund zwei Drittel der untersuchten Wirbeltiere einer Studie aus den USA waren mit *Bb* und *Aph* infiziert (Diuk-Wasser et al., 2016). In geflaggten Zecken finden sich neben Doppelinfektionen verschiedener *Borrelia*-Spezies Ko-Infektionen von *Bbsl* und *Rickettsia* spp (Koetsveld et al., 2016, May et al., 2015, Raileanu et al., 2017), *Bb* und *Aph* (Hutchinson et al., 2015, Klitgaard et al., 2019, May et al., 2015) sowie *Rickettsia* spp. mit *Aph* (Schorn et al., 2011), Nieto und Foley sprechen von einem „remarkable risk of coinfections in ticks“ (Nieto und Foley 2009). Doppelinfektionen zeigen, dass sich Transmissions-Zyklen in Zecken überlappen (Martello et al., 2019), das Auftreten wird durch einen unterbrochenen Saugakt eines Stadiums oder durch Saugen an einem multiinfizierten Wirt erklärt (Hönig et al., 2015, May et al., 2015). Reifere Stadien zeigen aufgrund der erhöhten Anzahl an Blutmahlzeiten höhere Ko-Infektionsraten (Moutailler et al., 2016).

In den wirtssuchenden Zecken der Vegetation konnten in meiner Studie *B. garinii* mit *R. helvetica* nachgewiesen werden, sowie *R. helvetica* mit *Aph*. Die Doppelinfektion von *Bbsl* mit *Rickettsia* spp. zeigt sich mehrfach, *B. garinii* stellt die Borrelien-Art dar, die am häufigsten in Doppelinfektionen auftritt (May et al., 2015, Schicht et al., 2011). In weiterer Kombination wurden *Rickettsia* spp. mit *Anaplasma* spp. sowie das gemeinsame Vorkommen von *Anaplasma* spp. mit verschiedenen Arten des *Bbsl*-Komplexes im Bienwald beobachtet. In zwei Fällen wurden Dreifach-Infektionen, *B. garinii* mit *R. helvetica* und zusätzlich *Anaplasma* spp., beobachtet.

Diese Beobachtungen untermauern noch einmal das Infektions-Risiko, das von Zecken im Bienwald für den Menschen ausgeht, ein Zeckenstich birgt das Potential multipler Infektionen und damit schwerer gesundheitlicher Beeinträchtigung.

5. Fazit und Ausblick

In dieser Studie konnte eine Zusammensetzung von Kleinsäuger-Populationen beobachtet werden, die sich im Hinblick auf Altersstadien, Geschlecht oder jahreszeitlicher Dynamik als typisch für die Arten-Gemeinschaft mitteleuropäischer Wälder zeigt. Die hauptsächlich beobachteten Mäusearten bilden stabile Populationen aus, die aber aufgrund der hohen Bodenfeuchte und saisonaler Überschwemmungen der Gebiete deutlich geringere Abundanzen aufweisen als in einer Vergleichsstudie aus Baden-Württemberg. Dennoch zeigt sich das Verhältnis der beiden hauptsächlich gefangenen Kleinsäugerarten, *M. glareolus* und *A. flavicollis*, im Jahr 2014 identisch zu dem, welches in der Studie in BW beobachtet wurde, so dass davon ausgegangen werden kann, dass sich hier ein stabiles Muster in Kleinsäuger-Populationen für mitteleuropäische Wälder ableiten lässt.

Die in dieser Studie im Bienwald beprobten Standorte bieten für die Rötelmaus bessere Lebensbedingungen als für die Gelbhalsmaus, außerdem zeigt sich *Mg* weniger von Umweltfaktoren abhängig als *Af*.

Der Zeckenbefall beider Arten zeigt sich vielfältig, es werden fünf verschiedene Arten auf den Kleinsäu- gern beobachtet, im Vergleich zu BW fällt ein geringerer Anteil an *Dermacentor*-Zecken auf. *Mg* wird im Vergleich zu *Af* von mehr Zeckenarten befallen und nimmt als Wirt für viele verschiedene Zecken- arten eine entscheidende Rolle im Bienwald ein. Die hauptsächlich an den Kleinsäu- gern parasitierende Art *I. ricinus* zeigt sich als Generalist und kann bei geringer Abundanz von *Af* auf andere Wirte auswei- chen, was auch stadienübergreifend am Standort PS für das Jahr 2014 gezeigt werden konnte.

Die Aktivität wirtssuchender Nymphen von *I. ricinus* zeigt ein für Mitteleuropa typisches bimodales Muster, der Zusammenhang zwischen dem Larvenbefall der Kleinsäuger und der Nymphen-Abundanz im Folgejahr lässt sich für den Bienwald nicht bestätigen, wodurch die Schlussfolgerung Littwins, dass europäische Zeckenpopulationen anderen Mustern unterliegen als den in den USA beobachteten, un- termauert wird. Ein Vergleich des Zeckenvorkommens an den Standorten dieser Studie (im „feuchten“ Bienwald gelegen) mit Daten weiterer Studien aus dem Bienwald, die im „trockenen Bienwald“ durch- geführt wurden, ergab deutliche geringere Abundanzen in den feuchten Gebieten. Daraus kann die Schlussfolgerung gezogen werden, dass in feuchten Gebieten, die ungünstige Bedingungen für Kleinsäuger-Wirte als auch Zecken bieten, das Risiko eines Zeckenstiches für den Menschen geringer ausfällt.

Sowohl die Zecken der Kleinsäuger als auch die wirtssuchenden der Vegetation zeigen sich im Patho- gen-Befall sehr variabel. Für *Borrelia* spp. konnten nur geringe Prävalenzen festgestellt werden, die Prävalenzen für *Rickettsia* spp. lagen dagegen sehr hoch. Meine Studie liefert Anhaltspunkte dafür,

dass sich Rickettsien unabhängig von Kleinsäuger-Populationen in endemischen Zyklen erhalten können und sich verschiedene Vektor-Pathogen-Systeme ausbilden können. Die Situation für *Anaplasma* spp. ist differenzierter, die Prävalenzen zeigten sich sehr schwankend, generelle Muster waren nicht ableitbar. Das Infektionsrisiko für den Menschen ist in jedem Jahr unterschiedlich groß.

Für *Aph* als auch *Bbsl* gelangen in dieser Studie zahlreiche Erst-Nachweise in verschiedenen Zeckenarten, so dass eine hohe Variabilität des Pathogen-Befalls aufgezeigt werden konnte. Gleichzeitig konnten sowohl in Zecken der Kleinsäuger als auch in wirtssuchenden Zecken zahlreiche Ko-Infektionen nachgewiesen werden, die die Gefahr, die von einem Zeckenstich für den Menschen ausgeht, noch verstärken.

Das geringere Risiko eines Zeckenstiches im Bienwald korreliert also nicht mit einem geringeren Infektionsrisiko. Menschen, die sich im Bienwald aufhalten, werden zwar weniger oft der Gefahr eines Stiches ausgesetzt, wenn dieser aber erfolgt, birgt er genau die gleiche Gefahr, eine zeckenübertragene Erkrankung zu erleiden wie in anderen Gebieten mit hohem Zeckenaufkommen.

Auffallend in dieser Studie sind die an den feuchten Standorten deutlich geringeren Abundanzen der Kleinsäuger und der Zecken. Im Rahmen dieser Arbeit konnten dafür nur einige Gründe ausfindig gemacht werden. Diese Beobachtung sollte in weiteren Untersuchungen genauer analysiert werden, zum einen im Hinblick auf die Kleinsäugerfauna, aber vor allem im Hinblick auf das Zeckenvorkommen. Eine Möglichkeit dabei könnte darin bestehen, den Pilzbefall der Zecken zu untersuchen um Rückschlüsse darauf zu ziehen, inwieweit entomophagische Pilze Zeckenpopulationen in der Natur beeinflussen und gegebenenfalls sogar regulieren. Weiterhin sollte die Einbeziehung weiterer abiotischer Faktoren, z.B. Bodenbeschaffenheit – oder Zusammensetzung, dazu dienen, die unterschiedlichen Abundanzen detaillierter erklären zu können. Ebenso wäre ein Vergleich zu anderen Gebieten, die feuchte Bodenverhältnisse aufweisen und durch Überflutung gekennzeichnet sind, wünschenswert, um feststellen zu können, ob sich die in dieser Studie herausgestellten Ergebnisse für andere Standorte bestätigen lassen und sich damit ein generelles Muster ergibt, das Vorhersagen, gerade für Überflutungsgebiete wie Auen oder künstlich errichtete Polder an Flüssen, ermöglicht. In Zusammenhang mit einem gleichzeitigen langjährigen Monitoring der durch Zecken übertragenen Pathogene könnte dann eine tiefergehende Risiko-Abschätzung für zeckenübertragene Krankheiten erfolgen.

6. Literaturverzeichnis

- Alfredsson, M., Olafsson, E., Eydal, M., Unnsteinsdottir, E. R., Hansford, K., Wint, W., Alexander, N. und Medlock, J. M.** (2017). Surveillance of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) in Iceland. *Parasites and Vectors* **10**, 1–11.
- Allan, S. A.** (2014). Tick rearing and in vitro feeding. In *Biology of Ticks. Volume 2* (ed. Sonenshine, D. E. and Roe, R. M.), S. 445–473. Oxford, New York: University Press.
- Alpers, K., Stark, K., Hellenbrand, W. und Ammon, A.** (2004). Zoonotische Infektionen beim Menschen. *Bundesgesundheitsblatt - Gesundheitsforsch. - Gesundheitsschutz* **47**, 622–632.
- Amori, G., Locasciulli, O., Tuccinardi, P. und Riga, F.** (2000). Ecological structure of a population of *Clethrionomys glareolus* in central Italy: an eight-year study. *Polish J. Ecol.* **48**, 125–132.
- Andera, M.** (1999). *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. In *The Atlas of European Mammals* (ed. Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Kryštufek, B., Reijnder, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J. B. M., Vohralik, V., and Zima, J.), S. 42–43. London: Academic Press.
- Anderson, R. M. und Gordon, D. M.** (1982). Process influencing the distribution of parasite numbers within host-populations with special emphasis on parasite-induced host-mortalities. *Parasitology* **85**, 373–398.
- Andersson, M. O., Marga, G., Banu, T., Dobler, G. und Chitimia-Dobler, L.** (2018). Tick-borne pathogens in tick species infesting humans in Sibiu County, central Romania. *Parasitol. Res.* **117**, 1591–1597.
- Apeldoorn, R. C. V., Oostenbrink, W. T., Winden, A. V. und Zee, F. F. Van Der** (1992). Effects of Habitat Fragmentation on the Bank Vole, *Clethrionomys glareolus*, in an Agricultural Landscape. *Oikos* **65**, 265–274.
- Arthur, D. R.** (1963). *British Ticks*. London: Butterworths.
- Babian, J.** (2016). Die Zeckenpopulation in Feuchtgebieten und Trockengebieten des Bienwalds. Bachelorarbeit. KIT, Karlsruhe.
- Bajer, A., Rodo, A., Alsarraf, M., Dwuznik, D., Behnke, J. M. und Mierzejewska, E. J.** (2017). Abundance of the tick *Dermacentor reticulatus* in an ecosystem of abandoned meadows: Experimental intervention and the critical importance of mowing. *Vet. Parasitol.* **246**, 70–75.
- Baláz, I., Jakab, I., Tulis, F. und Ambros, M.** (2016). Spatial density of two sympatric species yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* and bank vole *Clethrionomys glareolus* in different environment. *Folia Oecologica* **43**, 121–128.
- Barrios-Garcia, M. N. und Ballari, S. A.** (2012). Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: A review. *Biol. Invasions* **14**, 2283–2300.
- Bartosik, K., Buczek, A., Buczek, W., Buczek, A. M., Kulina, D. und Koman-Izko, A.** (2019). Host feeding behaviour of *Dermacentor reticulatus* males in relation to the transmission of pathogens. *Ann. Agric. Environ. Med.* **26**, 227–230.
- Barutzki, D., Reule, M., Scheunemann, R. und Heile, C.** (2007). Die Babesiose des Hundes. Eine autochthone Erkrankung in Deutschland. *Dtsch. Tierärzteblatt* **3**, 284–292.
- Batmaz, A.** (2017). Die Dynamik der Zeckenpopulation in feuchten und trockenen Gebieten des Bienwaldes. Wissenschaftliche Arbeit für das Lehramt an Gymnasien. KIT, Karlsruhe.

- Bäumler, W.** (1973). Über einen Zusammenbruch der Gelbhalsmauspopulation im Nationalpark Bayerischer Wald. *Anzeiger für Schädlingskd. Pflanzen- und Umweltschutz verinigt mit Schädlingsbekämpfung* **46**, 161–168.
- Beelitz, P., Wild, D., Wild, S. und Pfister, K.** (2008). Update on *Babesia canis* infections in dogs in Bavaria and Baden-Wuerttemberg, Germany. *Kleintierpraxis* **53**, 88–94.
- Begon, M., Howarth, R. W. und Townsend, C. R.** (2017). *Ökologie*. 3. Auflage. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag.
- Belli, A., Sarr, A., Rais, O., Rego, R. O. M. und Voordouw, M. J.** (2017). Ticks infected via co-feeding transmission can transmit Lyme borreliosis to vertebrate hosts. *Sci. Rep.* **7**, 1–13.
- Belongia, E. A.** (2002). Epidemiology and impact of coinfections acquired from *Ixodes* ticks. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **2**, 265–273.
- Ben, I. und Lozynskyi, I.** (2019). Prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* in *Ixodes ricinus* and *Dermacentor reticulatus* and coinfection with *Borrelia burgdorferi* and tick-borne Encephalitis Virus in Western Ukraine. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **19**, 793–801.
- Benedek, A. M. und Sîrbu, I.** (2016). Influence of habitat, time and host variables on the prevalence of parasitic arthropods in the bank vole, *Myodes glareolus* (Schreber, 1780), in Transsylvania (Romania). *Brukentahl. Acta Musei* **11**, 447–452.
- Bergstedt, B.** (1965). Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in Southern Sweden. *Oikos* **16**, 132–160.
- Bespyatova, L. und Bugmyrin, S. V.** (2015). Ixodid ticks (Parasitiformes: Ixodidae) from small mammals in reforesting boreal habitats of the northern European Russia. *Entomol. Rev.* **95**, 1308–1316.
- Bidder, L. A., Assmusen, K. M., Campbell, S. E., Goffigan, K. A. und Gaff, H. D.** (2019). Assessing the underwater survival of two tick species, *Amblyomma americanum* and *Amblyomma maculatum*. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **10**, 18–22.
- Biernat, B., Stańczak, J., Michalik, J., Sikora, B. und Wierzbicka, A.** (2016). Prevalence of infection with *Rickettsia helvetica* in *Ixodes ricinus* ticks feeding on non-rickettsiemic rodent hosts in sylvatic habitats of west-central Poland. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **7**, 135–141.
- Bingsohn, L., Beckert, A., Zehner, R., Kuch, U., Oehme, R., Kraiczy, P. und Amendt, J.** (2013). Prevalences of tick-borne encephalitis virus and *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* populations of the Rhine-Main region, Germany. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **4**, 207–13.
- Blaňarová, L., Stanko, M., Carpi, G., Miklisová, D., Víchová, B., Mošanský, L., Bona, M. und Derdákóvá, M.** (2014). Distinct *Anaplasma phagocytophilum* genotypes associated with *Ixodes trianguliceps* ticks and rodents in Central Europe. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **5**, 928–938.
- Blatt, C. und Resch, S.** (2019). *kleinsaeuger.at - Internethandbuch über Kleinsäugerarten im mitteleuropäischen Raum: Körpermerkmale, Ökologie und Verbreitung. apodemus* - Priv. Institut f. Wildtierbiologie, Haus im Ennstal.
- Blazejak, K., Raulf, M. K., Janecek, E., Jordan, D., Fingerle, V. und Strube, C.** (2018). Shifts in *Borrelia burgdorferi* (s.l.) geno-species infections in *Ixodes ricinus* over a 10-year surveillance period in the city of Hanover (Germany) and *Borrelia miyamotoi*-specific reverse line blot detection. *Parasites and Vectors* **11**, 1–10.

- Boehnke, D., Gebhardt, R., Petney, T. und Norra, S.** (2017). On the complexity of measuring forests microclimate and interpreting its relevance in habitat ecology: The example of *Ixodes ricinus* ticks. *Parasites and Vectors* **10**, 1-14.
- Bondrup-Nielsen, S.** (1983). Density estimation as a function of live-trapping grid and home range size. *Can. J. Zool.* **61**, 2361–2365.
- Bonnet, S., Jouglin, M., Malandrin, L., Becker, C., Agoulon, A., L’Hostis, M. und Chauvin, A.** (2007). Transstadial and transovarial persistence of *Babesia divergens* DNA in *Ixodes ricinus* ticks fed on infected blood in a new skin-feeding technique. *Parasitology* **134**, 197–207.
- Boonstra, R., Krebs, C. J. und Stenseth, N. C.** (1998). Population cycles in small mammals: The problem of explaining the low phase. *Ecology* **79**, 1479–1488.
- Bordes, F., Blasdell, K. und Morand, S.** (2015). Transmission ecology of rodent-borne diseases: New frontiers. *Integr. Zool.* **10**, 424–435.
- Bown, K. J., Begon, M., Bennett, M., Woldehiwet, Z. und Ogden, N. H.** (2003). Seasonal dynamics of *Anaplasma phagocytophilum* in a rodent-tick (*Ixodes trianguliceps*) system, United Kingdom. *Emerg. Infect. Dis.* **9**, 63–70.
- Bown, K. J., Begon, M., Bennett, M., Birtles, R. J., Burthe, S., Lambin, X., Telfer, S., Woldehiwet, Z. und Ogden, N. H.** (2006). Sympatric *Ixodes trianguliceps* and *Ixodes ricinus* ticks feeding on field voles (*Microtus agrestis*): potential for increased risk of *Anaplasma phagocytophilum* in the United Kingdom? *Vector Borne Zoonotic Dis.* **6**, 404–410.
- Bown, K. J., Lambin, X., Telford, G. R., Ogden, N. H., Telfer, S., Woldehiwet, Z. und Birtles, R. J.** (2008). Relative importance of *Ixodes ricinus* and *Ixodes trianguliceps* as vectors for *Anaplasma phagocytophilum* and *Babesia microti* in field vole (*Microtus agrestis*) populations. *Appl. Environ. Microbiol.* **74**, 7118–7125.
- Bown, K. J., Lambin, X., Ogden, N. H., Begon, M., Telford, G., Woldehiwet, Z. und Birtles, R. J.** (2009). Delineating *Anaplasma phagocytophilum* ecotypes in coexisting, discrete enzootic cycles. *Emerg. Infect. Dis.* **15**, 1948–1954.
- Bown, K. J., Lambin, X., Telford, G., Heyder-Bruckner, D., Ogden, N. H. und Birtles, R. J.** (2011). The common shrew (*Sorex araneus*): a neglected host of tick-borne infections? *Vector Borne Zoonotic Dis.* **11**, 947–953.
- Boyard, C., Vourc’h, G. und Barnouin, J.** (2008). The relationships between *Ixodes ricinus* and small mammal species at the woodland-pasture interface. *Exp. Appl. Acarol.* **44**, 61–76.
- Braun, M. und Dieterlen, F.** (2005). *Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 2: Insektenfresser (Insectivora), Hasentiere (Lagomorpha), Nagetiere (Rodentia), Raubtiere (Carnivora), Paarhufer (Artiodactyla)*. Stuttgart: Eugen Ulmer Verlag.
- Brouqui, P., Parola, P., Fournier, P. E. und Raoult, D.** (2007). Spotted fever rickettsioses in southern and eastern Europe. *FEMS Immunol. Med. Microbiol.* **49**, 2–12.
- Brugger, K., Walter, M., Chitimia-Dobler, L., Dobler, G. und Rubel, F.** (2018). Forecasting next season’s *Ixodes ricinus* nymphal density: the example of southern Germany 2018. *Exp. Appl. Acarol.* **75**, 281–288.
- Brunner, J. L. und Ostfeld, R. S.** (2008). Multiple causes of variable tick burdens on small-mammal hosts. *Ecology* **89**, 2259–2272.
- Buczek, A., Zajac, Z., Woźniak, A., Kulina, D. und Bartosik, K.** (2017). Locomotor activity of adult *Dermacentor reticulatus* ticks (Ixodida: Ixodidae) in natural conditions. *Ann. Agric. Environ. Med.* **24**, 271–275.

- Buesching, C. D., Newman, C., Twell, R. und Macdonald, D. W.** (2008). Reasons for arboreality in wood mice *Apodemus sylvaticus* and Bank voles *Myodes glareolus*. *Mamm. Biol.* **73**, 318–324.
- Burgdorfer, W., Barbour, A. G., Hayes, S. F., Benach, J. L., Grunwaldt, E. und Davis, J. P.** (1982). Lyme Disease - a tick-borne spirochetosis? *Science* **216**, 1317–1319.
- Burkhardt, J. F. und Schlund, W.** (2005). Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). In *Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 2* (ed. Braun, M. und Dieterlen, F.), S. 289-296. Stuttgart: Eugen Ulmer Verlag.
- Burnham, K. P. und Anderson, D. R.** (1998). *Model Selection and Inference*. New York: SpringerVerlag.
- Burri, C., Dupasquier, C., Bastic, V. und Gern, L.** (2011a). Pathogens of emerging tickborne diseases, *Anaplasma phagocytophilum*, *Rickettsia* spp., and *Babesia* spp., in *Ixodes* ticks collected from rodents at four sites in Switzerland (Canton of Bern). *Vector-borne zoonotic Dis.* **11**, 939–944.
- Burri, C., Bastic, V., Maeder, G., Patalas, E. und Gern, L.** (2011b). Microclimate and the zoonotic cycle of tick-borne encephalitis virus in Switzerland. *J. Med. Entomol.* **48**, 615–627.
- Burri, C., Schumann, O., Schumann, C. und Gern, L.** (2014). Are *Apodemus* spp. mice and *Myodes glareolus* reservoirs for *Borrelia miyamotoi*, Candidatus *Neoehrlichia mikurensis*, *Rickettsia helvetica*, *R. monacensis* and *Anaplasma phagocytophilum*? *Ticks Tick. Borne. Dis.* **5**, 245–51.
- Byrkjeland, R.** (2015). The role of small rodents and shrews as hosts for ticks and reservoirs of tick-borne pathogens in a northern coastal forest ecosystem. Master of Science thesis, University of Oslo.
- Caini, S., Szomor, K., Ferenczi, E., Székelyné Gáspár, A., Csohán, A., Krisztalovics, K., Molnár, Z. und Horváth, J. K.** (2012). Tick-borne encephalitis transmitted by unpasteurised cow milk in Western Hungary, September to October 2011. *Eurosurveillance* **17**, 13–17.
- Canova, L.** (1993). Resource partitioning between the bank vole *Clethrionomys glareolus* and the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in woodland habitats. *Ital. J. Zool.* **60**, 193–198.
- Canova, L. und Fasola, M.** (1991). Communities of small mammals in six biotopes of northern Italy. *Acta Theriol. (Warsz)*. **36**, 73–86.
- Capelli, G., Ravagnan, S., Montarsi, F., Ciocchetta, S., Cazzin, S., Porcellato, E., Babiker, A. M., Cassini, R., Salviato, A., Cattoli, G., et al.** (2012). Occurrence and identification of risk areas of *Ixodes ricinus*-borne pathogens: A cost-effectiveness analysis in north-eastern Italy. *Parasites and Vectors* **5**, 1–10.
- Casula, P., Luiselli, L. und Amori, G.** (2019). Which population density affects home ranges of co-occurring rodents? *Basic Appl. Ecol.* **34**, 46–54.
- Cayol, C., Koskela, E., Mappes, T., Siukkola, A. und Kallio, E. R.** (2017). Temporal dynamics of the tick *Ixodes ricinus* in northern Europe: epidemiological implications. *Parasites and Vectors* **10**, 1–11.
- Cayol, C., Jääskeläinen, A., Koskela, E., Kyröläinen, S., Mappes, T., Siukkola, A. und Kallio, E. R.** (2018). Sympatric *Ixodes*-tick species: pattern of distribution and pathogen transmission within wild rodent populations. *Sci. Rep.* **8**, 1–10.
- Chastagner, A., Moinet, M., Perez, G., Roy, E., McCoy, K. D., Plantard, O., Agoulon, A., Bastian, S., Butet, A., Rantier, Y., et al.** (2016). Prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* in small rodents in France. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **7**, 988–991.

- Chisu, V., Foxi, C. und Masala, G.** (2018). First molecular detection of the human pathogen *Rickettsia raoultii* and other spotted fever group *Rickettsiae* in Ixodid ticks from wild and domestic mammals. *Parasitol. Res.* **117**, 3421–3429.
- Chitimia-Dobler, L., Lemhöfer, G., Król, N., Bestehorn, M., Dobler, G. und Pfeffer, M.** (2019). Repeated isolation of tick-borne encephalitis virus from adult *Dermacentor reticulatus* ticks in an endemic area in Germany. *Parasites and Vectors* **12**, 1–8.
- Churchfield, S. und Searle, J. B.** (2008a). Common Shrew *Sorex araneus*. In *Mammals of the British Isles* (ed. Harris, S. and Yalden, D. W.), S. 257–265. Southampton: Mammal Society.
- Churchfield, S. und Searle, J. B.** (2008b). Pygmy shrew *Sorex minutus*. In *Mammals of the British Isles* (ed. Harris, S. and Yalden, D. W.), S. 267–271. Southampton: The Mammal Society.
- Cohen, J.** (1992). A power primer. *Psychol. Bull.* **112**, 155–159.
- Crespin, L., Verhagen, R., Stenseth, N. C., Yoccoz, N. G., Prévot-Julliard, A. C. und Lebreton, J. D.** (2002). Survival in fluctuating bank vole populations: Seasonal and yearly variations. *Oikos* **98**, 467–479.
- Crowder, C. D., Carolan, H. E., Rounds, M. A., Honig, V., Mothes, B., Haag, H., Nolte, O., Luft, B. J., Grubhoffer, L., Ecker, D. J., et al.** (2014). Prevalence of *Borrelia miyamotoi* in *Ixodes* ticks in Europe and the United States. *Emerg. Infect. Dis.* **20**, 1678–1682.
- Cull, B., Vaux, A. G. C., Ottowell, L. J., Gillingham, E. L. und Medlock, J. M.** (2017). Tick infestation of small mammals in an English woodland. *J. Vector Ecol.* **42**, 74–83.
- Daniels, T. J., Falco, R. C. und Fish, D.** (2000). Estimating population size and drag sampling efficiency for the blacklegged tick (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* **37**, 357–363.
- Dantas-Torres, F., Lia, R. P., Capelli, G. und Otranto, D.** (2013). Efficiency of flagging and dragging for tick collection. *Exp. Appl. Acarol.* **61**, 119–127.
- Dautel, H. und Kahl, O.** (1999). Ticks (Acari: Ixodoidea) and their medical importance in the urban environment. *Proc. Third Int. Conf. Urban Pests 19–22 July 1999.* 73–82.
- Dautel, H. und Kahl, O.** (2009). Die Auwaldzecke breitet sich aus. Eine Vektorzecke überträgt Krankheiten vor allem auf Tiere. *Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft aktuell* **73**, 28–29.
- Dautel, H., Dippel, C., Oehme, R., Hartelt, K. und Schettler, E.** (2006). Evidence for an increased geographical distribution of *Dermacentor reticulatus* in Germany and detection of *Rickettsia* sp. RpA4. *Int. J. Med. Microbiol.* **296**, 149–156.
- Dautel, H., Dippel, C., Kämmer, D., Werkhausen, A. und Kahl, O.** (2008). Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin forest. *Int. J. Med. Microbiol.* **298**, 50–54.
- de la Fuente, J., Ruiz-Fons, F., Naranjo, V., Torina, A., Rodríguez, O. und Gortázar, C.** (2008). Evidence of anaplasma infections in European roe deer (*Capreolus capreolus*) from southern Spain. *Res. Vet. Sci.* **84**, 382–386.
- de la Fuente, J., Antunes, S., Bonnet, S., Cabezas-Cruz, A., Domingos, A. G., Estrada-Peña, A., Johnson, N., Kocan, K. M., Mansfield, K. L., Nijhof, A. M., et al.** (2017). Tick-pathogen interactions and vector competence: Identification of molecular drivers for tick-borne diseases. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* **7**, 1–13.
- Del Fabbro, S., Gollino, S., Zuliani, M. und Nazzi, F.** (2015). Investigating the relationship between environmental factors and tick abundance in a small, highly heterogeneous region. *J. Vector Ecol.* **40**, 107–116.
- Delany, M. J.** (1974). The ecology of small mammals. *Stud. Biol.* **51**, 1–60.

- Diakou, A., Norte, A. C., Lopes de Carvalho, I., Nuncio, S., Nováková, M., Kautman, M., Alivizatos, H., Kazantzidis, S., Sychra, O. und Literák, I. (2016). Ticks and tick-borne pathogens in wild birds in Greece. *Parasitol. Res.* **115**, 2011–2016.
- Diuk-Wasser, M. A., Vannier, E. und Krause, P. J. (2016). Coinfection by *Ixodes* tick-borne pathogens : Ecological , epidemiological , and clinical Consequences. *Trends Parasitol.* **32**, 30–42.
- Dizij, A. und Kurtenbach, K. (1995). *Clethrionomys glareolus*, but not *Apodemus flavicollis*, acquires resistance to *Ixodes ricinus* L, the main European vector of *Borrelia burgdorferi*. *Parasite Immunol.* **17**, 177–183.
- Dobler, G., Fingerle, V., Hagedorn, P., Pfeffer, M., Silaghi, C., Tomaso, H., Henning, K. und Niedrig, M. (2014). Gefahren der Übertragung von Krankheitserregern durch Schildzecken in Deutschland. *Bundesgesundheitsblatt. Gesundheitsforschung. Gesundheitsschutz* **57**, 541–48.
- Dugat, T., Lagrée, A.-C., Maillard, R., Boulouis, H.-J. und Haddad, N. (2015). Opening the black box of *Anaplasma phagocytophilum* diversity: current situation and future perspectives. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* **5**, 1–18.
- Duijvendijk, G. V., Sprong, H. und Takken, W. (2015). Multi-trophic interactions driving the transmission cycle of *Borrelia afzelii* between *Ixodes ricinus* and rodents : a review. *Parasit. Vectors* **8**, 1–11.
- Dumler, J. S. (2012). The biological basis of severe outcomes in *Anaplasma phagocytophilum* infection. *FEMS Immunol. Med. Microbiol.* **64**, 13–20.
- Dumler, J. S., Barbet, A. F., Bekker, C. P. J., Dasch, G. A., Palmer, G. H., Ray, S. C., Rikihisa, Y. und Rurangirwa, F. R. (2001). Reorganization of genera in the families Rickettsiaceae and Anaplasmataceae in the order Rickettsiales: Unification of some species of Ehrlichia with Anaplasma, Cowdria with Ehrlichia and Ehrlichia with NeoRickettsia, descriptions of six new species combi. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **51**, 2145–2165.
- Dumler, J. S., Choi, K. S., Garcia-Garcia, J. C., Barat, N. S., Scorpio, D. G., Garyu, J. W., Grab, D. J. und Bakken, J. S. (2005). Human granulocytic anaplasmosis and *Anaplasma phagocytophilum*. *Emerg. Infect. Dis.* **11**, 1828–1834.
- Durden, L. A. (2006). Taxonomy, host associations, life cycles and vectorial importance of ticks parasitizing small mammals. In *Micromammals and Macroparasites* (ed. Morand, S., Krasnov, B., and Poulin, R.), S. 91–102. Tokio: Springer, Japan.
- Durden, L. A. und Beati, L. (2014). Modern Tick Systematics. In *Biology of Ticks* (ed. Sonenshine, D. E. and Roe, R. M.), S. 17-58. Oxford: University Press.
- Dwuźnik, D., Mierzejewska, E. J., Drabik, P., Kloch, A., Alsarraf, M., Behnke, J. M. und Bajer, A. (2019). The role of juvenile *Dermacentor reticulatus* ticks as vectors of microorganisms and the problem of ‘meal contamination.’ *Exp. Appl. Acarol.* **78**, 181–202.
- Ebert, C., Sandrini, J., Spielberger, B., Thiele, B. und Hohmann, U. (2012). Non – invasive genetic approaches for estimation of ungulate population size : a study on roe deer (*Capreolus capreolus*) based on faeces. *Anim. Biodivers. Conserv.* **35**, 267–275.
- Ehrmann, S., Liira, J., Gärtner, S., Hansen, K., Brunet, J., Cousins, S. A. O., Deconchat, M., Decocq, G., De Frenne, P., De Smedt, P., et al. (2017). Environmental drivers of *Ixodes ricinus* abundance in forest fragments of rural European landscapes. *BMC Ecol.* **17**, 1–14.
- Eilenberg, J., Flemming, F., Bresciani, J. und Kalsbeek, V. (1991). Fungal pathogens of *Ixodes ricinus* - the vector of Lyme Borreliosis. *Bull. Scand. Soc. Parasitol.* **1**, 46.

- Enkelmann, J., Böhmer, M., Fingerle, V., Siffczyk, C., Werber, D., Littmann, M., Merbecks, S. S., Helmeke, C., Schroeder, S., Hell, S., et al. (2018). Incidence of notified Lyme borreliosis in Germany, 2013–2017. *Sci. Rep.* **8**, 1–8.
- Eshoo, M. W., Crowder, C. D., Carolan, H. E., Rounds, M. A., Ecker, D. J., Haag, H., Mothes, B. und Nolte, O. (2014). Broad-range survey of tick-borne pathogens in southern Germany reveals a high prevalence of *Babesia microti* and a diversity of other tick-borne pathogens. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **14**, 584–591.
- Essbauer, S. S., Schex, S., Splettstoesser, W., Pfeffer, M., Ulrich, R. G., Seibold, E., Dobler, G., Wölfel, R. und Bäumler, W. (2009). Nagetier-übertragene Zoonosen: Beispiele aus Untersuchungen in Süd- und Westdeutschland. *Mitteilungen Julius-Kühn-Institut* **421**, 37–48.
- Estrada-Peña, A. (2015). Ticks as vectors : taxonomy , biology and ecology. *Rev. Sci. Tech.* **34**, 53–65.
- Estrada-Peña, A. und Jongejan, F. (1999). Ticks feeding on humans: A review of records on human-biting Ixodoidea with special reference to pathogen transmission. *Exp. Appl. Acarol.* **23**, 685–715.
- Estrada-Peña, A., Martinez, J. M., Sanchez Acedo, C., Quilez, J. und Del Cacho, E. (2004). Phenology of the tick, *Ixodes ricinus*, in its southern distribution range (central Spain). *Med. Vet. Entomol.* **18**, 387–397.
- Estrada-Peña, A., Venzal, J. M. und Sánchez Acedo, C. (2006). The tick *Ixodes ricinus*: distribution and climate preferences in the western Palaearctic. *Med. Vet. Entomol.* **20**, 189–197.
- Estrada-Peña, A., Ayllón, N. und de la Fuente, J. (2012). Impact of climate trends on tick-borne pathogen transmission. *Front. Physiol.* **3**, 1-12.
- Estrada-Peña, A., Gray, J. S., Kahl, O., Lane, R. S. und Nijhof, A. M. (2013). Research on the ecology of ticks and tick-borne pathogens-methodological principles and caveats. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* **3**, 1-12.
- Estrada-Peña, A., Nava, S. und Petney, T. (2014). Description of all the stages of *Ixodes inopinatus* n. sp. (Acari: Ixodidae). *Ticks Tick. Borne. Dis.* **5**, 734–743.
- Estrada-Peña, A., Pfäffle, M., Baneth, G., Kleinerman, G. und Petney, T. N. (2017). Ixodoidea of the Western Palaearctic: A review of available literature for identification of species. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **8**, 512–525.
- Estrada-Peña, A., Cutler, S., Potkonjak, A., Vassier-Tussaut, M., Bortel, W., Zeller, H., Fernández-Ruiz, N. und Mihalca, A. D. (2018). An updated meta-analysis of the distribution and prevalence of *Borrelia burgdorferi* s.l. in ticks in Europe. *Int. J. Health Geogr.* **17**, 1–16.
- Etti, S., Hails, R., Collares-pereira, M., Scha, S. M., Labuda, M., Santos-Reis, M., Bormane, A. und Donaghy, M. (2001). Distinct combinations of *Borrelia burgdorferi* sensu lato genospecies found in individual questing ticks from Europe. *Microbiology* **67**, 4926–4929.
- Fasola, M. und Canova, L. (2000). Asymmetrical competition between the bank vole and the wood mouse, a removal experiment. *Acta Theriol. (Warsz)*. **45**, 353–365.
- Faulde, M. und Hoffmann, G. (2001). Vorkommen und Verhütung vektorassoziierter Erkrankungen des Menschen in Deutschland unter Berücksichtigung zoonotischer Aspekte. *Bundesgesundheitsblatt - Gesundheitsforsch. - Gesundheitsschutz* **44**, 116–136.
- Fingerle, V., Schulte-Spechtel, U. C., Ruzic-Sabljic, E., Leonhard, S., Hofmann, H., Weber, K., Pfister, K., Strle, F. und Wilske, B. (2008). Epidemiological aspects and molecular characterization of *Borrelia burgdorferi* s.l. from southern Germany with special respect to the new species *Borrelia spielmanii* sp. nov. *Int. J. Med. Microbiol.* **298**, 279–290.

- Fischer, S., Spierling, N. G., Heuser, E., Kling, C., Schmidt, S., Rosenfeld, U. M., Reil, D., Imholt, C., Jacob, J., Ulrich, R. G., et al. (2018). High prevalence of *Rickettsia helvetica* in wild small mammal populations in Germany. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **9**, 500–505.
- Flowerdew, J. R. und Ellwood, S. A. (2001). Impacts of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry* **74**, 277–287.
- Focardi, S., Capizzi, D. und Monetti, D. (2000). Competition for acorns among wild boar (*Sus scrofa*) and small mammals in a Mediterranean woodland. *J. Zool.* **250**, 329–334.
- Földvári, G., Rigó, K., Jablonszky, M., Biró, N., Majoros, G., Molnár, V. und Tóth, M. (2011). Ticks and the city: Ectoparasites of the Northern white-breasted hedgehog (*Erinaceus roumanicus*) in an urban park. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **2**, 231–234.
- Földvári, G., Pavel, Š., Szekeres, S., Majoros, G. und Sprong, H. (2016). *Dermacentor reticulatus* : a vector on the rise. *Parasites and Vectors* 1–29.
- Fourie, J. J., Evans, A., Labuschagne, M., Crafford, D., Madder, M., Pollmeier, M. und Schunack, B. (2019). Transmission of *Anaplasma phagocytophilum* (Foggie, 1949) by *Ixodes ricinus* (Linnaeus, 1758) ticks feeding on dogs and artificial membranes. *Parasites and Vectors* **12**, 1–10.
- Fournier, P. E. und Raoult, D. (2009). Current knowledge on phylogeny and taxonomy of *Rickettsia* spp. In *Rickettsiology and Rickettsial Diseases. 5th International Conference.* (ed. Hechemmy, K. E., Brouqui, P., Samuel, J. E., and Raoult, D.), S. 1–11. Boston, Massachusetts: New York Academie of Science.
- Frank, C., Faber, M., Hellenbrand, W., Wilking, H. und Stark, K. (2014). Wichtige, durch Vektoren übertragene Infektionskrankheiten beim Menschen in Deutschland. *Bundesgesundheitsblatt* **57**, 557–567.
- Franke, J., Fritsch, J., Tomaso, H., Straube, E., Dorn, W. und Hildebrandt, A. (2010). Coexistence of pathogens in host-seeking and feeding ticks within a single natural habitat in central Germany. *Appl. Environ. Microbiol.* **76**, 6829–6836.
- Gajda, E., Hildebrand, J., Sprong, H., Buńkowska-Gawlik, K., Perek-Matysiak, A. und Coipan, E. C. (2017). Spotted fever Rickettsiae in wild-living rodents from south-western Poland. *Parasites and Vectors* **112**, 295–305.
- Galfsky, D., Król, N., Pfeffer, M. und Obiegala, A. (2019). Long-term trends of tick-borne pathogens in regard to small mammal and tick populations from Saxony, Germany. *Parasites and Vectors* **12**, 1–14.
- Gasperini, S., Mortelliti, A., Bartolommei, P., Bonacchi, A., Manzo, E. und Cozzolino, R. (2016). Effects of forest management on density and survival in three forest rodent species. *For. Ecol. Manage.* **382**, 151–160.
- Gasperini, S., Bonacchi, A., Bartolommei, P., Manzo, E. und Cozzolino, R. (2018). Seasonal cravings: plant food preferences of syntopic small mammals. *Ethol. Ecol. Evol.* **30**, 12–25.
- Gassner, F., Takken, W., Plas, C. L. Der, Kastelein, P., Hoetmer, A. J., Holdinga, M. und van Overbeek, L. S. (2013). Rodent species as natural reservoirs of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in different habitats of *Ixodes ricinus* in the Netherlands. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **4**, 452–58.
- Gebczynska, Z. (1983). Feeding habits. In *Ecology of the bank vole. Acta Theriologica 28* (ed. Petruszewicz, K.), S. 40–48.
- Genov, P. und Massei, G. (2004). The environmental impact of wild boar. *Galemys* **16**, 135–145.

- Gern, L., Estrada-Peña, A., Frandsen, F., Gray, J. S., Jaenson, T. G. T., Jongejan, F., Kahl, O., Korenberg, E., Mehl, R. und Nuttall, P. A.** (1998). European reservoir hosts of *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Zentralblatt für Bakteriologie*. **287**, 196–204.
- Gilbert, R. O.** (1973). Approximations of the Bias in the Jolly-Seber Capture-Recapture Model. *Biometrics* **29**, 501–526.
- Gilot, B., Couatarmanach, H., Guiguen, C. und Beaucournu, J. C.** (1992). Bio-écologie d'*Ixodes acuminatus* Neumann, 1901. Hôtes et répartition spatio-temporelle de l'espèce en France. *Ann. Parasitol. Hum. Comparée* **67**, 19–25.
- Gimenez, O., Lebreton, J. D., Choquet, R. und Pradel, R.** (2018). R2ucare: An r package to perform goodness-of-fit tests for capture–recapture models. *Methods Ecol. Evol.* **9**, 1749–1754.
- Ginsberg, H. S. und Ewing, C. P.** (1989). Comparison of flagging, walking, trapping, and collecting from hosts as sampling methods for northern deer ticks, *Ixodes dammini*, and lone-star ticks, *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae). *Exp. Appl. Acarol.* **7**, 313–322.
- Gliwicz, J.** (1981). Competitive Interactions within a forest rodent community in Central Poland. *Oikos* **37**, 353–362.
- Goodwin, B. J., Ostfeld, R. S. und Schaubert, E. M.** (2001). Spatiotemporal variation in a Lyme Disease host and vector: Black-legged ticks on white-footed mice. *Vector-borne zoonotic Dis.* **1**, 129–138.
- Gray, J. S.** (1985). Studies on the larval activity of the tick *Ixodes ricinus* L. in Co. Wicklow, Ireland. *Exp. Appl. Acarol.* **1**, 307–316.
- Grimmberger, E.** (2014). *Die Säugetiere Deutschlands*. 1. Auflage. Wiebelsheim: Quelle & Meyer.
- Grzybek, M., Alsarraf, M., Tołkacz, K., Behnke-Borowczyk, J., Biernat, B., Stańczak, J., Strachecka, A., Guz, L., Szczepaniak, K., Paleolog, J., et al.** (2018). Seroprevalence of TBEV in bank voles from Poland—a long-term approach. *Emerg. Microbes Infect.* **7**, 1–8.
- Guerra, M., Walker, E., Jones, C., Paskewitz, S., Cortinas, R. M., Stancil, A., Beck, L., Bobo, M. und Kitron, U.** (2002). Predicting the risk of Lyme disease: Habitat suitability for *Ixodes scapularis* in the north central United States. *Emerg. Infect. Dis.* **8**, 289–297.
- Guglielmone, A. A., Robbins, R. G., Apanaskevich, D. A., Petney, T. N., Estrada-Peña, A., Horak, I. G., Shao, R. und Barker, S. C.** (2010). The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names. *Zootaxa* **2528**, 1–28.
- Haferkorn, J.** (1996). Dynamik von Kleinnagern und deren Beeinflussung durch Hochwasser in mitteldeutschen Auwäldern. *Arch. für Hydrobiol. - Suppl.* **101 Large Rivers**, 309–313.
- Haitlinger, R.** (1983). Invertebrates associated with the bank vole. Arthropod communities. [In: Ecology of the bank vole. Petruszewicz K., ed]. *Acta Theriol. (Warsz)*. **28**, 55–68.
- Halos, L., Bord, S., Cotté, V., Gasqui, P., Abrial, D., Barnouin, J., Boulouis, H. J., Vayssier-Taussat, M. und Vourc'H, G.** (2010). Ecological factors characterizing the prevalence of bacterial tick-borne pathogens in *Ixodes ricinus* ticks in pastures and woodlands. *Appl. Environ. Microbiol.* **76**, 4413–4420.
- Hamšíková, Z., Coipan, C., Mahríková, L., Minichová, L., Sprong, H. und Kazimírová, M.** (2017). *Borrelia miyamotoi* and co-infection with *Borrelia afzelii* in *Ixodes ricinus* ticks and rodents from Slovakia. *Microb. Ecol.* **73**, 1000–1008.

- Hanincova, K., Schäfer, S. M., Etti, S., Sewell, H. S., Taragelová, V., Ziak, D., Labuda, M. und Kurtenbach, K. (2003). Association of *Borrelia afzelii* with rodents in Europe. *Parasitology* **126**, 11–20.
- Hansford, K. M., Fonville, M., Jahfari, S., Sprong, H. und Medlock, J. M. (2015). *Borrelia miyamotoi* in host-seeking *Ixodes ricinus* ticks in England. *Epidemiol. Infect.* **143**, 1079–1087.
- Hansson, L. (1978). Small mammal abundance in relation to environmental variables in three Swedish forest phases. *Stud. For. Suec.* **147**, 1–40.
- Harrison, A. und Bennett, N. C. (2012). The importance of the aggregation of ticks on small mammal hosts for the establishment and persistence of tick-borne pathogens: An investigation using the R0 model. *Parasitology* **139**, 1605–1613.
- Harrison, A., Scantlebury, M. und Montgomery, W. I. (2010). Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* **119**, 1099–1104.
- Hartelt, K., Oehme, R., Frank, H., Brockmann, S. O., Hassler, D. und Kimmig, P. (2004). Pathogens and symbionts in ticks: Prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* (Ehrlichia sp.), *Wolbachia* sp., *Rickettsia* sp., and *Babesia* sp. in Southern Germany. *Int. J. Med. Microbiol. Suppl.* **293**, 86–92.
- Hartelt, K., Wurst, E., Collatz, J., Zimmermann, G., Kleespies, R. G., Oehme, R. M., Kimmig, P., Steidle, J. L. . M. und Mackenstedt, U. (2008a). Biological control of the tick *Ixodes ricinus* with entomopathogenic fungi and nematodes: Preliminary results from laboratory experiments. *Int. J. Med. Microbiol.* **298**, 314–320.
- Hartelt, K., Pluta, S., Oehme, R. und Kimmig, P. (2008b). Spread of ticks and tick-borne diseases in Germany due to global warming. *Parasitol. Res.* **103 Suppl.**, 109–116.
- Hassler, D., Oehme, R., Kimmig, P. und Dobler, G. (2003). Eyach virus: relative of the Colorado tick fever virus rediscovered in Baden-Württemberg. *Dtsch. Medizinische Wochenschrift* **128**, 1874.
- Hauck, D., Springer, A., Pachnicke, S., Schunack, B., Fingerle, V. und Strube, C. (2019). *Ixodes inopinatus* in northern Germany: occurrence and potential vector role for *Borrelia* spp., *Rickettsia* spp., and *Anaplasma phagocytophilum* in comparison with *Ixodes ricinus*. *Parasitol. Res.* **118**, 3205–3216.
- Hauser, G., Rais, O., Morán Cadenas, F., Gonseth, Y., Bouzelboudjen, M. und Gern, L. (2018). Influence of climatic factors on *Ixodes ricinus* nymph abundance and phenology over a long-term monthly observation in Switzerland (2000–2014). *Parasites and Vectors* **11**, 1–12.
- Herrmann, C. und Gern, L. (2010). Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) under challenging conditions of temperature and humidity is influenced by *Borrelia burgdorferi* sensu lato infection. *J. Med. Entomol.* **47**, 1196–1204.
- Herrmann, C. und Gern, L. (2013). Survival of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) nymphs under cold conditions is negatively influenced by frequent temperature variations. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **4**, 445–451.
- Herrmann, C. und Gern, L. (2015). Search for blood or water is influenced by *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus*. *Parasites and Vectors* **8**, 1–8.
- Heusner, A. A. (1991). Size and Power in Mammals. *J. Exp. Biol.* **160**, 25–54.
- Hightower, J. E. und Gilbert, R. J. (1984). Using the Jolly-Seber Model to estimate population size, mortality, and recruitment for a reservoir fish population. *Trans. Am. Fish. Soc.* **113**, 633–641.

- Hildebrandt, A., Krämer, A., Sachse, S. und Straube, E.** (2010). Detection of *Rickettsia* spp. and *Anaplasma phagocytophilum* in *Ixodes ricinus* ticks in a region of Middle Germany (Thuringia). *Ticks Tick. Borne. Dis.* **1**, 52–56.
- Hildebrandt, A., Fritsch, J., Franke, J., Sachse, S., Dorn, W. und Straube, E.** (2011). Co-circulation of emerging tick-borne pathogens in Middle Germany. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **11**, 533–537.
- Hillyard, P. D.** (1996). *Ticks of North-West Europe*. 52nd ed. (eds. Barnes, R. and Crothers, J.) Synopses of the British Fauna (New Series). Field Studies Council, Shrewsbury.
- Hoffmeyer, I.** (1973). Interaction and habitat selection in the mice *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus*. *Oikos* **24**, 108–116.
- Hofmeester, T. R., Prins, H. H. T., Coipan, E. C., Sprong, H., van Wieren, S. E. und Takken, W.** (2016). Few vertebrate species dominate the *Borrelia burgdorferi* s.l. life cycle. *Environ. Res. Lett.* **11**, 1–16.
- Hofmeester, T. R., Sprong, H., Jansen, P. A., Prins, H. H. T. und Van Wieren, S. E.** (2017a). Deer presence rather than abundance determines the population density of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Dutch forests. *Parasites and Vectors* **10**, 1–8.
- Hofmeester, T. R., Jansen, P. A., Wijnen, H. J., Coipan, E. C., Fonville, M., Prins, H. H. T., Sprong, H. und Wieren, S. E. Van** (2017b). Cascading effects of predator activity on tick-borne disease risk. *Proc. R. Soc. B* **284**, 1–8.
- Holzmann, H., Aberle, S. W., Stiasny, K., Werner, P., Mischak, A., Zainer, B., Netzer, M., Koppi, S., Bechter, E. und Heinz, F. X.** (2009). Tick-borne encephalitis from eating goat cheese in a mountain region of Austria. *Emerg. Infect. Dis.* **15**, 1671–1673.
- Hönig, V., Svec, P., Halas, P., Vavruskova, Z., Tykalova, H., Kilian, P., Vetiskova, V., Dornakova, V., Sterbova, J., Simonova, Z., et al.** (2015). Ticks and tick-borne pathogens in South Bohemia (Czech Republic)--Spatial variability in *Ixodes ricinus* abundance, *Borrelia burgdorferi* and tick-borne encephalitis virus prevalence. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **6**, 559–67.
- Honzáková, E.** (1971). Survival of some Ixodid tick species submerged in water in laboratory experiments. *Folia Parasitol. (Praha)*. **18**, 155–159.
- Horváth, G. F. und Tóth, D.** (2018). Abundance of bank vole (*Myodes glareolus* Schreb.) as an indicative factor of different forest structure and management in the Drava plain region. Brojnost šumske voluharice (*Myodes glareolus* Schreb.) kao indikativni faktor strukture šuma i utjecaja š. *Šumarski List* **142**, 170–170.
- Hudopisk, N., Korva, M., Janet, E., Simetinger, M., Grgic-Vitek, M., Gubenšek, J., Natek, V., Kraigher, A., Strle, F. und Avsic-Zupanc, T.** (2013). Tick-borne encephalitis associated with consumption of raw goat milk, Slovenia, 2012. *Emerg. Infect. Dis.* **19**, 806–808.
- Hughes, V. L. und Randolph, S. E.** (2001). Testosterone depresses innate and acquired resistance to ticks in natural rodent hosts : A force for aggregated distributions of parasites. *J. Parasitol.* **87**, 49–54.
- Humair, P. F. und Gern, L.** (2000). The wild hidden face of Lyme borreliosis in Europe. *Microbes Infect.* **2**, 915–922.
- Humair, P. F., Peter, O., Wallich, R. und Gern, L.** (1995). Strain variation of Lyme disease spirochetes isolated from *Ixodes ricinus* ticks and rodents collected in two endemic areas in Switzerland. *J. Med. Entomol.* **32**, 433–438.
- Humair, P. F., Postic, D., Wallich, R. und Gern, L.** (1998). An avian reservoir (*Turdus merula*) of the Lyme Borreliosis Spirochetes. *Zentralblatt für Bakteriologie*. **287**, 521–538.

- Humair, P. F., Rais, O. und Gern, L.** (1999). Transmission of *Borrelia afzelii* from *Apodemus* mice and *Clethrionomys* voles to *Ixodes ricinus* ticks: Differential transmission pattern and overwintering maintenance. *Parasitology* **118**, 33–42.
- Hutchinson, M. L., Strohecker, M. D., Simmons, T. W., Kyle, A. D. und Helwig, M. W.** (2015). Prevalence rates of *Borrelia burgdorferi* (Spirochaetales: Spirochaetaceae), *Anaplasma phagocytophilum* (Rickettsiales: Anaplasmataceae), and *Babesia microti* (Piroplasmida: Babesiidae) in host-seeking *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) from Pennsylvania. *J. Med. Entomol.* **52**, 693–698.
- Huttrer, R.** (1990). *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 - Zwergspitzmaus. In *Handbuch der Säugetiere Europas: Insektenfresser, Herrentiere. Band 3/I* (ed. Niethammer, J. and Krapp, F.), S. 183–206. Wiesbaden: Aula Verlag.
- Huttrer, R.** (1999). *Sorex minutus*. In *The Atlas of European Mammals* (ed. Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Kryštufek, B., Reijnder, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J. B. M., Vohralik, V., and Zima, J.), S. 54–55. London: Academic Press.
- Imholt, C., Reil, D., Plašil, P., Rödiger, K. und Jacob, J.** (2017). Long-term population patterns of rodents and associated damage in German forestry. *Pest Manag. Sci.* **73**, 332–340.
- Immler, R. M.** (1973). Untersuchungen zur Biologie und Ökologie der Zecke *Dermacentor reticulatus* (Fabricius, 1794) (Ixodidae) in einem endemischen Vorkommensgebiet. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomol. Gesellschaft* **46**, 1–70.
- Jaarsma, R. I., Sprong, H., Takumi, K., Kazimirova, M., Silaghi, C., Mysterud, A., Rudolf, I., Beck, R., Földvári, G., Tomassone, L., et al.** (2019). *Anaplasma phagocytophilum* evolves in geographical and biotic niches of vertebrates and ticks. *Parasites and Vectors* **12**, 1–17.
- Jaenson, T. G. T., Tälleklint, L., Lundqvist, L., Olsen, B., Chirico, J. und Mejlon, H.** (1994). Geographical distribution, host associations, and vector roles of ticks (Acari: Ixodidae, Argasidae) in Sweden. *J. Med. Entomol.* **31**, 240–256.
- Jaenson, T. G. T., Jaenson, D., Eisen, L., Petersson, E. und Lindgren, E.** (2012). Changes in the geographical distribution and abundance of the tick *Ixodes ricinus* during the past 30 years in Sweden. *Parasit. Vectors* **5**, 1-15.
- Jahfari, S. und Sprong, H.** (2016). Emerging tick-borne pathogens: ticking on Pandora's box. In *Ecology and prevention of Lyme borreliosis* (ed. Marieta A.H. Braks, Sipke E. van Wieren, W. T. and H. S.), S. 127–147. Wageningen: Wageningen Academic Publishers.
- Jahfari, S., Coipan, E. C., Fonville, M., Van Leeuwen, A. D., Hengeveld, P., Heylen, D., Heyman, P., Van Maanen, C., Butler, C. M., Földvári, G., et al.** (2014). Circulation of four *Anaplasma phagocytophilum* ecotypes in Europe. *Parasites and Vectors* **7**, 1–11.
- Jahfari, S., Ruyts, S. C., Frazer-Mendelewska, E., Jaarsma, R., Verheyen, K. und Sprong, H.** (2017). Melting pot of tick-borne zoonoses: the European hedgehog contributes to the maintenance of various tick-borne diseases in natural cycles urban and suburban areas. *Parasit. Vectors* **10**, 1–9.
- Jameson, L. J. und Medlock, M. J.** (2011). Tick surveillance in Great Britain. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **11**, 403-412.
- Jerabek, M. und Reiter, G.** (2003a). Populationsbiologie der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Rodentia: Arvicolidae) im Karwendel (Tirol, Österreich). *Naturwissenschaftlich-medizinischer Verein, Innsbruck* **90**, 261–276.

- Jerabek, M. und Reiter, G.** (2003b). Die Kleinsäugerfauna von Bergwäldern im Karwendel (Österreich): Verbreitung, Habitatwahl und Populationsentwicklung. *Naturwissenschaftlich-medizinischer Verein, Innsbruck* **90**, 231–259.
- Jolly, G. M.** (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* **52**, 225–247.
- Jones, C., McShea, J., Conroy, M. J. und Kunz, T. H.** (1996). Capturing Mammals. In *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals*. (ed. Wilson, D. E., Cole, F. R., Nichols, J. D., Rudran, R., and Foster, M. S.), S. 115–155. Washington: Smithsonian Press.
- Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L. und Daszak, P.** (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* **451**, 990–993.
- Jones, C. R., Brunner, J. L., Scoles, G. A. und Owen, J. P.** (2015). Factors affecting larval tick feeding success: Host, density and time. *Parasites and Vectors* **8**, 1–10.
- Jongejan, F. und Uilenberg, G.** (2004). The global importance of ticks. *Parasitology* **129**, S3-14.
- Kahl, O.** (1989). Investigations on the water balance of ticks (Acari: Ixodoidea) in the course of their postembryonic development with special reference to active water vapour uptake of the engorged phases. Dissertation, Freie Universität Berlin, Deutschland.
- Kahl, O. und Petney, T. N.** (2019). Biologie und Ökologie des wichtigsten FSME-Überträgers in Mitteleuropa, der Zecke *Ixodes ricinus*. In *FSME in Deutschland* (ed. Rubel, F. and Schiffner-Rohde, J.), S. 23-38. Baden Baden: Deutscher Wissenschaftsverlag.
- Kahl, O., Gern, L., Eisen, L. und Lane, R. S.** (2002). Ecological research on *Borrelia burgdorferi* sensu lato: Terminology and some methodological pitfalls. In *Lyme Borreliosis: Biology, Epidemiology, and Control* (ed. Gray, J., Kahl, O., Lane, R. S., A. and Stanek, G.), p. 480. Oxon, New York.: CABI Publishing.
- Kalmár, Z., Mihalca, A. D., Dumitrache, M. O., Gherman, C. M., Magdaş, C., Mircean, V., Oltean, M., Domşa, C., Matei, I. A., Mărcuţan, D. I., et al.** (2013). Geographical distribution and prevalence of *Borrelia burgdorferi* genospecies in questing *Ixodes ricinus* from Romania: A countrywide study. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **4**, 403–408.
- Kalsbeek, V., Frandsen, F. und Steenberg, T.** (1995). Entomopathogenic fungi associated with *Ixodes ricinus* ticks. *Exp. Appl. Acarol.* **19**, 45–51.
- Kar, S., Yilmazer, N., Akyıldız, G. und Gargılı, A.** (2017). The human infesting ticks in the city of Istanbul and its vicinity with reference to a new species for Turkey. *Syst. Appl. Acarol.* **22**, 2245–2255.
- Karami, A., Sarshar, M., Ranjbar, R. und Zanjani, R. S.** (2014). The phylum Spirochaetaceae. In *The Prokaryotes* (ed. Rosenberg, E., DeLong, E. F., Lory, S., E., S), and Thompson, F.), S. 915–929. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Karbowiak, G.** (2014). The occurrence of the *Dermacentor reticulatus* tick – its expansion to new areas and possible causes. *Ann. Parasitol.* **60**, 37–47.
- Karbowiak, G., Biernat, B., Stańczak, J., Szewczyk, T. und Werszko, J.** (2016a). The role of particular tick developmental stages in the circulation of tick-borne pathogens affecting humans in Central Europe. 3. *Rickettsiae*. *Ann. Parasitol.* **62**, 89–100.
- Karbowiak, G., Biernat, B., Stańczak, J., Werszko, J., Wróblewski, P., Szewczyk, T. und Sytykiewicz, H.** (2016b). The role of particular ticks developmental stages in the circulation of tick-borne pathogens in Central Europe. 4. *Anaplasmatataceae*. *Ann. Parasitol.* **62**, 267–284.

- Karbowiak, G., Miklisová, D., Stanko, M., Werszko, J., Hajdul-Marwicz, M., Szewczyk, T. und Rychlik, L. (2018). The Competition between Immatures of *Ixodes ricinus* and *Dermacentor reticulatus* (Ixodida: Ixodidae) ticks for rodent hosts. *J. Med. Entomol.* **56**, 448–452.
- Katargina, O., Geller, J., Ivanova, A., Värvi, K., Tefanova, V., Vene, S., Lundkvist, Å. und Golovljova, I. (2015). Detection and identification of *Rickettsia* species in *Ixodes* tick populations from Estonia. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **6**, 689–694.
- Kerbo, N., Donchenko, I. und Kutsar, K. (2005). Tick borne encephalitis outbreak in Estonia linked to raw goat milk, May–June 2005. *Euro Surveill Wkly* **10**, E 050623.2.
- Keten, A., Beskardes, V., Makineci, E., Kumbasli, M. und Anderson, J. T. (2016). Abundance of *Apodemus* spp. varies by stand age in coppice-originated oak forest, Thrace, Turkey. *Bosque (Valdivia)* **37**, 425–429.
- Kiffner, C., Lödige, C., Alings, M., Vor, T. und Rühle, F. (2010). Abundance estimation of *Ixodes* ticks (Acari: Ixodidae) on roe deer (*Capreolus capreolus*). *Exp. Appl. Acarol.* **52**, 73–84.
- Kiffner, C., Vor, T., Hagedorn, P., Niedrig, M. und Rühle, F. (2011). Factors affecting patterns of tick parasitism on forest rodents in tick-borne encephalitis risk areas, Germany. *Parasitol. Res.* **108**, 323–35.
- Kirkland, G. L. J. (1985). Small mammal communities in temperate North American forests. *Aust. Mammal.* **8**, 137–144.
- Kjær, L. J., Soleng, A., Skarsfjord Edgar, K., Lindstedt, H. E. H., Paulsen, K. M., Andreassen, Å. K., Korslund, L., Kjelland, V., Slettan, A., Stuen, S., et al. (2019). A large-scale screening for the taiga tick, *Ixodes persulcatus*, and the meadow tick, *Dermacentor reticulatus*, in southern Scandinavia, 2016. *Parasites and Vectors* **12**, 17–20.
- Klitgaard, K., Kjær, L. J., Isbrand, A., Hansen, M. F. und Bødker, R. (2019). Multiple infections in questing nymphs and adult female *Ixodes ricinus* ticks collected in a recreational forest in Denmark. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **10**, 1060–1065.
- Kloch, A., Mierzejewska, E. J., Karbowiak, G., Slivinska, K., Alsarraf, M., Rodo, A., Kowalec, M., Dwużnik, D., Didyk, Y. M. und Bajer, A. (2017). Origins of recently emerged foci of the tick *Dermacentor reticulatus* in central Europe inferred from molecular markers. *Vet. Parasitol.* **237**, 63–69.
- Koetsveld, J., Tijssen-Klasen, E., Herremans, T., Hovius, J. W. R. und Sprong, H. (2016). Serological and molecular evidence for spotted fever group *Rickettsia* and *Borrelia burgdorferi* sensu lato co-infections in The Netherlands. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **7**, 371–377.
- Kohn, M., Krücken, J., McKay-Demeler, J., Pachnicke, S., Krieger, K. und von Samson-Himmelstjerna, G. (2019). *Dermacentor reticulatus* in Berlin/Brandenburg (Germany): Activity patterns and associated pathogens. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **10**, 191–206.
- Kolakowski, M., Jancewicz, E. und Kielan, F. (2018). Temporal and spatial activity of bank vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* and yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in an oak-hornbeam habitat of the Bialowieza Forest. *Sylvan* **162**, 1029–1037.
- Korenberg, E. I., Kovalevskii, Y. V., Gorelova, N. B. und Nefedova, V. V. (2015). Comparative analysis of the roles of *Ixodes persulcatus* and *I. trianguliceps* ticks in natural foci of ixodid tick-borne borrelioses in the Middle Urals, Russia. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **6**, 316–321.
- Kormilitsyna, M. I., Korenberg, E. I., Kovalevskii, Y. V. und Meshcheryakova, I. S. (2016). The first molecular genetic identification of the tularemia pathogen in *Ixodes trianguliceps* Bir. ticks in Russia. *Mol. Genet. Microbiol. Virol.* **31**, 82–86.

- Kovalevskii, Y. V., Korenberg, E. I., Gorelova, N. B. und Nefedova, V. V.** (2013). The ecology of *Ixodes trianguliceps* ticks and their role in the natural foci of ixodid tick-borne borrelioses in the Middle Urals. *Entomol. Rev.* **93**, 1073–1083.
- Kowalec, M., Szewczyk, T., Welc-Falęciak, R., Siński, E., Karbowski, G. und Bajer, A.** (2019). *Rickettsiales* occurrence and co-occurrence in *Ixodes ricinus* ticks in natural and urban areas. *Microb. Ecol.* **77**, 890–904.
- Kowalski, J., Hopfenmüller, W., Fingerle, V., Malberg, H., Eisenblätter, M., Wagner, J., Miksits, K., Hahn, H. und Ignatius, R.** (2006). Seroprevalence of human granulocytic anaplasmosis in Berlin/Brandenburg, Germany: An 8-year survey. *Clin. Microbiol. Infect.* **12**, 924–927.
- Kozuch, O., Chunikhin, S. P., Gresikova, M., Nosek, J., Kurenkov, V. B. und Lysy, J.** (1981). Experimental characteristics of viraemia caused by two strains of tick-borne encephalitis virus in small rodents. *Acta Virol.* **25**, 219–224.
- Kozuch, O., Labuda, M., Lysy, J., Wiesmann, P. und Krippel, E.** (1990). Longitudinal study of natural foci of Central European encephalitis virus in West Slovakia. *Acta Virol.* **34**, 537–544.
- Kraft, R.** (2008). *Mäuse und Spitzmäuse in Bayern*. Stuttgart: Eugen Ullmer.
- Krasnov, B. R., Stanko, M. und Morand, S.** (2007). Host community structure and infestation by ixodid ticks: Repeatability, dilution effect and ecological specialization. *Oecologia* **154**, 185–194.
- Kratzer, L.** (2010). Die Verbreitung der Zecke *Dermacentor reticulatus* im Oberrheingebiet. Bachelorarbeit, KIT, Karlsruhe.
- Krause, P. J., Fish, D., Narasimhan, S. und Barbour, A. G.** (2015). *Borrelia miyamotoi* infection in nature and in humans. *Clin. Microbiol. Infect.* **21**, 631–639.
- Krauss, H., Weber, A., Appel, B., Enders, M., von Graevenitz, A., Isenberg, H., Schiefer, H. and G., Slenczka, W. und Zahner, H.** (2004). *Zoonosen: Von Tier zu Mensch übertragbare Infektionskrankheiten*. 3. vollst. überarb. u. erw. Auflage. Köln: Deutscher Ärzte-Verlag.
- Krawczyk, A. I., van Duijvendijk, G. L. A., Swart, A., Heylen, D., Jaarsma, R. I., Jacobs, F. H. H., Fonville, M., Sprong, H. und Takken, W.** (2020). Effect of rodent density on tick and tick-borne pathogen populations: consequences for infectious disease risk. *Parasit. Vectors* **13**, 1–17.
- Krčmar, S.** (2019). Diversity, ecology, and seasonality of hard ticks (Acari: Ixodidae) in eastern Croatia. *J. Vector Ecol.* **44**, 18–29.
- Krebs, C. J.** (2013). *Population fluctuations in rodents*. Chicago und London: The University of Chicago Press.
- Krücken, J., Schreiber, C., Maaz, D., Kohn, M., Demeler, J., Beck, S., Schein, E., Olias, P., Richter, D., Matuschka, F. R., et al.** (2013). A novel high-resolution melt PCR assay discriminates *Anaplasma phagocytophilum* and “Candidatus Neoehrlichia mikurensis.” *J. Clin. Microbiol.* **51**, 1958–1961.
- Kubiak, K., Sielawa, H., Dziekońska-Rynko, J., Kubiak, D., Rydzewska, M. und Dzika, E.** (2018). *Dermacentor reticulatus* ticks (Acari: Ixodidae) distribution in north-eastern Poland: an endemic area of tick-borne diseases. *Exp. Appl. Acarol.* **75**, 289–298.
- Kunz, T. H., Wemmer, C. und Hayssen, V.** (1996). Sex, age, and reproductive condition of mammals. In *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals*. (ed. Wilson, D. E., Cole, F. R., Nichols, J. D., Rudran, R., and Foster, M. S.), S. 279–290.

- Kurtenbach, K., Dizij, A., Seitz, H. M., Margos, G., Moter, S. E., Kramer, M. D., Wallich, R., Schaible, U. E. und Simon, M. M. (1994). Differential immune responses to *Borrelia burgdorferi* in European wild rodent species influence spirochete transmission to *Ixodes ricinus* L. (Acari: Ixodidae). *Infect. Immun.* **62**, 5344–5352.
- Kurtenbach, K., De Michelis, S., Etti, S., Schäfer, S. M., Sewell, H.-S., Brade, V. und Kraiczy, P. (2002). Host association of *Borrelia burgdorferi* sensu lato – the key role of host complement. *Trends Microbiol.* **10**, 74–79.
- Kurtenbach, K., Hanincová, K., Tsao, J. I., Margos, G., Fish, D. und Ogden, N. H. (2006). Fundamental processes in the evolutionary ecology of Lyme borreliosis. *Nat. Rev. Microbiol.* **4**, 660–669.
- Laake, J. L., Johnson, D. S. und Conn, P. B. (2013). marked : an R package for maximum likelihood and Markov Chain Monte Carlo analysis of capture – recapture data. *Methods Ecol. Evol.* **4**, 885–890.
- Labuda, M. und Nuttall, P. A. (2004). Tick-borne viruses. *Parasitology* **129**, 221–245.
- Lauterbach, R., Wells, K., O’Hara, R. B., Kalko, E. K. V. und Renner, S. C. (2013). Variable strength of forest stand attributes and weather conditions on the questing activity of *Ixodes ricinus* ticks over years in managed forests. *PLoS One* **8**, 1–7.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J. und Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals : A unified approach with case studies. *Ecol. Monogr.* **62**, 67–118.
- Leibl, F. (1988). Ökologisch-faunistische Untersuchungen an Kleinsäugetern im Nationalpark Bayerischer Wald unter besonderer Berücksichtigung von Windwurfflächen. *Schriftenr. Bayer. Landesamt für Umweltschutz* **81**, 17–51.
- Lejal, E., Moutailler, S., Šimo, L., Vayssier-Taussat, M. und Pollet, T. (2019). Tick-borne pathogen detection in midgut and salivary glands of adult *Ixodes ricinus*. *Parasites and Vectors* **12**, 1–8.
- Leonhard, S. (2005). Untersuchungen zur Häufigkeit von *Borrelia burgdorferi* sensu lato, *Anaplasma phagocytophilum* und *Babesia* spp. in *Ixodes ricinus* aus Bayern und Baden-Württemberg. Dissertation. Ludwigs-Maximilians-Universität, München.
- Levi, T., Kilpatrick, A. M., Mangel, M. und Wilmers, C. C. (2012). Deer, predators, and the emergence of Lyme disease. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **109**, 10942–10947.
- Levin, M. L. und Fish, D. (2000). Immunity reduces reservoir host competence of *Peromyscus leucopus* for *Ehrlichia phagocytophila*. *Infect. Immun.* **68**, 1514–1518.
- Lindgren, E. und Jaenson, T. G. T. (2006). Lyme borreliosis in Europe: influences of climate and climate change, epidemiology, ecology and adaptation measures. *World Heal. Organ. Publ.* 1–35.
- Littwin, N. (2016). Of Ticks, Mice and Men, shaping the ecology of tick-borne pathogens in Baden-Württemberg. Dissertation, KIT, Karlsruhe.
- Littwin, N., Pfäffle, M., Sebastian, P., Oehme, R., Taraschewski, H. und Petney, T. N. (2013). The role of small mammal hosts in the ecology of ticks and tick-borne diseases in Baden-Württemberg. In *Proceedings of 12th International Jena Symposium on Tick-borne diseases*.
- Liz, J. S., Anderes, L., Sumner, J. W., Massung, R. F., Gern, L., Rutti, B. und Brossard, M. (2000). PCR detection of granulocytic ehrlichiae in *Ixodes ricinus* ticks and wild small mammals in Western Switzerland. *J. Clin. Microbiol.* **38**, 1002–1007.

- Maaz, D., Krücken, J., Blümke, J., Richter, D., McKay-Demeler, J., Matuschka, F. R., Hartmann, S. und Von Samson-Himmelstjerna, G.** (2018). Factors associated with diversity, quantity and zoonotic potential of ectoparasites on urban mice and voles. *PLoSOne* **13**, 1-32.
- Maier, W., Grunewald, J., Habedank, B., Hartelt, K., Kampen, H., Kimmig, P., Naucke, T., Oehme, R., Vollmer, A., Schöler, A., et al.** (2003). Mögliche Auswirkungen von Klimaveränderungen auf die Ausbreitung von primär humanmedizinisch relevanten Krankheitserregern über tierische Vektoren sowie auf die wichtigen Humanparasiten in Deutschland. *UBA Forschungsbericht 200 61 218/11*. Institut für Medizinische Parasitologie, Universität Bonn, Deutschland.
- Manilla, G.** (1998). *Fauna d'Italia. Acari Ixodida*. Bologna: Edizioni Calderini Bologna.
- Mardosaitė-Busaitienė, D., Radzijeuskaja, J., Balčiauskas, L. und Paulauskas, A.** (2018). First detection of *Rickettsia helvetica* in small mammals in Lithuania. *New Microbes New Infect.* **22**, 19–23.
- Marsh, A. C. W. und Montgomery, W. I.** (2008). Yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. In *Mammals of the British Isles* (ed. Harris, S. and Yalden, D. W.), S. 137–141. London: Mammal Society.
- Martello, E., Mannelli, A., Grego, E., Ceballos, L. A., Ragagli, C., Stella, M. C. und Tomassone, L.** (2019). *Borrelia burgdorferi* sensu lato and spotted fever group Rickettsiae in small rodents and attached ticks in the Northern Apennines, Italy. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **10**, 862–867.
- Marz, M.** (2016). Untersuchungen zum Zeckenvorkommen auf Kleinsäugetern im Bienwald, Rheinland-Pfalz. Wissenschaftliche Arbeit für das Lehramt an Gymnasien. KIT, Karlsruhe.
- Masala, G., Chisu, V., Satta, G., Socolovschi, C., Raoult, D. und Parola, P.** (2012). *Rickettsia slovaca* from *Dermacentor marginatus* ticks in Sardinia, Italy. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **3**, 392–394.
- Matei, I. A., D'Amico, G., Ionică, A. M., Kalmár, Z., Corduneanu, A., Sándor, A. D., Fiț, N., Bogdan, L., Gherman, C. M. und Mihalca, A. D.** (2018). New records for *Anaplasma phagocytophilum* infection in small mammal species. *Parasites and Vectors* **11**, 1–6.
- Matuschka, F. R., Lange, R., Spielman, A., Richter, D. und Fischer, R.** (1990). Subadult *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on rodents in Berlin, West Germany. *J. Med. Entomol.* **27**, 385–390.
- Matuschka, F. R., Fischer, P., Musgrave, K., Richter, D. und Spielman, A.** (1991). Hosts on which nymphal *Ixodes ricinus* most abundantly feed. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **44**, 100–107.
- May, K., Jordan, D., Fingerle, V. und Strube, C.** (2015). *Borrelia burgdorferi* sensu lato and co-infections with *Anaplasma phagocytophilum* and *Rickettsia* spp. in *Ixodes ricinus* in Hamburg, Germany. *Med. Vet. Entomol.* **29**, 425–9.
- Mazurkiewicz, M.** (1994). Factors influencing the distribution of the bank vole in forest habitats. *Acta Theriol. (Warsz)*. **39**, 113–126.
- Medlock, J. M., Hansford, K. M., Bormane, A., Derdakova, M., Estrada-Peña, A., George, J.-C., Golovljova, I., Jaenson, T. G. T., Jensen, J.-K., Jensen, P. M., et al.** (2013). Driving forces for changes in geographical distribution of *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Parasit. Vectors* **6**, 1-11.
- Medlock, J. M., Hansford, K. M., Vaux, A. G. C., Cull, B., Abdullah, S., Pietzsch, M. E., Wall, R., Johnson, N. und Phipps, L. P.** (2017). Distribution of the tick *Dermacentor reticulatus* in the United Kingdom. *Med. Vet. Entomol.* **31**, 281–288.
- Mehlhorn, H.** (2012). *Die Parasiten des Menschen*. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag.

- Mehlhorn, H., Mehlhorn, T., Müller, M., Vogt, M. und Rissland, J. (2016). Tick survey for prevalent pathogens in peri-urban recreation sites in Saarland and Rhineland-Palatinate (Germany). *Parasitol. Res.* **115**, 1167–1172.
- Mejlon, H. A. und Jaenson, T. G. T. (1993). Seasonal prevalence of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus* in different vegetation types in Sweden. *Scand. J. Infect. Dis.* **25**, 449–456.
- Mejlon, H. A. und Jaenson, T. G. T. (1997). Questing behaviour of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). *Exp. Appl. Acarol.* **21**, 747–754.
- Merhej, V. und Raoult, D. (2011). Rickettsial evolution in the light of comparative genomics. *Biol. Rev.* **86**, 379–405.
- Merritt, J. F. (2010). *The Biology of Small Mammals*. Baltimore Maryland: John Hopkins UP.
- Michalik, J., Stańczyk, J., Cieniuch, S., Racewicz, M., Sikora, B. und Dabert, M. (2012). Wild Boars as Hosts of Human- Pathogenic Variants. *Emerg. Infect. Dis.* **18**, 998–1001.
- Mierzejewska, E. J., Welc-Faleciak, R., Karbowski, G., Kowalec, M., Behnke, J. M. und Bajer, A. (2015). Dominance of *Dermacentor reticulatus* over *Ixodes ricinus* (Ixodidae) on livestock, companion animals and wild ruminants in eastern and central Poland. *Exp. Appl. Acarol.* **66**, 83–101.
- Mihalca, A. D. und Sándor, A. D. (2013). The role of rodents in the ecology of *Ixodes ricinus* and associated pathogens in Central and Eastern Europe. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* **3**, 1-3.
- Millins, C., Dickinson, E. R., Isakovic, P., Gilbert, L., Wojciechowska, A., Paterson, V., Tao, F., Jahn, M., Kilbride, E., Birtles, R., et al. (2018). Landscape structure affects the prevalence and distribution of a tick-borne zoonotic pathogen. *Parasites and Vectors* **11**, 1–11.
- Minichová, L., Hamšíková, Z., Mahríková, L., Slovák, M., Kocianová, E., Kazimírová, M., Škultéty, L., Štefanidesová, K. und Špitalská, E. (2017). Molecular evidence of *Rickettsia* spp. in ixodid ticks and rodents in suburban, natural and rural habitats in Slovakia. *Parasites and Vectors* **10**, 1-12.
- Ministry of Environment Lands and Parks (1998). *Inventory methods for small mammals: shrews, voles, mice & rats*. Standards for components of British Columbia's biodiversity No. 31. Resources Inventory Branch, Resources Inventory Committee.
- Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Kryštufek, B., Reijnder, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thiessen, J. B. M., Vohralik, V. und Zima, J. (1999). *The Atlas of European Mammals*. London, New York: Academic Press.
- Moniuszko, A., Dunaj, J., Świącicka, I., Zambrowski, G., Chmielewska-Badora, J., Żukiewicz-Sobczak, W., Zajkowska, J., Czupryna, P., Kondrusik, M., Grygorczuk, S., et al. (2014). Co-infections with *Borrelia* species, *Anaplasma phagocytophilum* and *Babesia* spp. in patients with tick-borne encephalitis. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* **33**, 1835–1841.
- Montgomery, W. I. (1999). *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). In *The Atlas of European Mammals* (ed. Mitchell-Jones, A. J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Kryštufek, B., Reijnder, P. J. H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thiessen, J. B. M., Vohralik, V., and Zima, J.), S. 270-271. London: T&AD Poyser.
- Morand, S., Goüy De Bellocq, J., Stanko, M. und Miklisová, D. (2004). Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of Central Europe? *Parasitology* **129**, 505–510.
- Moutailler, S., Valiente Moro, C., Vaumourin, E., Michelet, L., Tran, F. H., Devillers, E., Cosson, J. F., Gasqui, P., Tran Van, V., Mavingui, P., et al. (2016). Co-infection of ticks: The rule rather than the exception. *PLoS Negl. Trop. Dis.* **10**, 1–17.

- Muders, S. V.** (2015). The role of European big game (*Capreolus capreolus* and *Sus scrofa*) as hosts for ticks and in the epidemiological life cycle of tick-borne diseases. Dissertation, KIT, Karlsruhe.
- Mysterud, A., Byrkjeland, R., Qviller, L. und Viljugrein, H.** (2015). The generalist tick *Ixodes ricinus* and the specialist tick *Ixodes trianguliceps* on shrews and rodents in a northern forest ecosystem- a role of body size even among small hosts. *Parasites and Vectors* **8**, 1–10.
- Mysterud, A., Stigum, V. M., Vikingsdal Seland, I., Herland, A., Easterday, W. R., Jore, S., Østerås, O. und Viljugrein, H.** (2018). Tick abundance, pathogen prevalence, and disease incidence in two contrasting regions at the northern distribution range of Europe. *Parasites and Vectors* **11**, 1–11.
- Mysterud, A., Stigum, V. M., Linløkken, H., Herland, A. und Viljugrein, H.** (2019). How general are generalist parasites? The small mammal part of the Lyme disease transmission cycle in two ecosystems in northern Europe. *Oecologia* **190**, 115–126.
- Nagel, A. und Nagel, R.** (2005). Zwergspitzmaus *Sorex minutus* Linnaeus, 1766. In *Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 2* (ed. Braun, M. und Dieterlen, F.), S. 42–47. Stuttgart: Eugen Ulmer.
- Nava, S., Guglielmo, A. A. und Mangold, A.** (2009). An overview of systematics and evolution of ticks. *Front. Biosci.* **14**, 2857–2877.
- Nebbak, A., Dahmana, H., Almeras, L., Raoult, D., Boulanger, N., Jaulhac, B., Mediannikov, O. und Parola, P.** (2019). Co-infection of bacteria and protozoan parasites in *Ixodes ricinus* nymphs collected in the Alsace region, France. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **10**, 101241.
- Nichols, J. D. und Conroy, M. J.** (1996). Estimation of species richness. In *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Mammals.*, S. 226–228.
- Nichols, J. D., Noon, B. R., Stokes, S. L. und Hines, J. E.** (1981). Remarks on the use of mark-recapture methodology in estimating avian population size. *Stud. Avian Biol.* **6**, 121–136.
- Niethammer, J.** (1982). *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) - Gelbhalsmaus. In *Handbuch der Säugetiere Europas* (ed. Niethammer, J. and Krapp, F.), S. 325–336. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.
- Nieto, N. C. und Foley, J. E.** (2009). Meta-analysis of coinfection and coexposure with *Borrelia burgdorferi* and *Anaplasma phagocytophilum* in humans, domestic animals, wildlife and *Ixodes ricinus*-complex ticks. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **9**, 93–101.
- Nilsson, A.** (1974). Distribution, host relations, and seasonal occurrence of *Ixodes trianguliceps* Birula (Acari) in Fennoscandia. *Folia Parasitol. (Praha)*. **21**, 233–241.
- Nilsson, A. und Lundqvist, L.** (1978). Host selection and movements of *Ixodes ricinus* (Acari) larvae on small mammals. *Oikos* **31**, 313–322.
- Nilsson, K., Lindquist, O., Liu, A. J., Jaenson, T. G. T., Friman, G. und Pålsson, C.** (1999). *Rickettsia helvetica* in *Ixodes ricinus* ticks in Sweden. *J. Clin. Microbiol.* **37**, 400–403.
- Norte, A. C., Da Silva, L. P., Tenreiro, P. J. Q., Felgueiras, M. S., Araújo, P. M., Lopes, P. B., Matos, C., Rosa, A., Ferreira, P. J. S. G., Encarnação, P., et al.** (2015). Patterns of tick infestation and their *Borrelia burgdorferi* s.l. infection in wild birds in Portugal. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **6**, 743–750.
- Nowak-Chmura, M. und Siuda, K.** (2012). Ticks of Poland. Review of contemporary issues and latest research. *Ann. Parasitol.* **58**, 125–155.
- Nuttall, P. A., Paesen, G. C., Lawrie, C. H. und Wang, H.** (2000). Vector-host interactions in disease transmission. *J. Mol. Microbiol. Biotechnol* **2**, 381–386.

- Obiegala, A., Pfeffer, M., Pfister, K., Tiedemann, T., Thiel, C., Balling, A., Karnath, C., Woll, D. und Silaghi, C.** (2014). Candidatus *Neoehrlichia mikurensis* and *Anaplasma phagocytophilum* : prevalences and investigations on a new transmission path in small mammals and ixodid ticks. *Parasit. Vectors* **7**, 1-10.
- Obiegala, A., Pfeffer, M., Pfister, K., Karnath, C. und Silaghi, C.** (2015). Molecular examinations of *Babesia microti* in rodents and rodent-attached ticks from urban and sylvatic habitats in Germany. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **6**, 445–449.
- Obiegala, A., Oltersdorf, C., Silaghi, C., Kiefer, D., Kiefer, M., Woll, D. und Pfeffer, M.** (2016). *Rickettsia* spp. in small mammals and their parasitizing ectoparasites from Saxony, Germany. *Vet. Parasitol. Reg. Stud. Reports* **5**, 19–24.
- Obiegala, A., Jeske, K., Augustin, M., Król, N., Fischer, S., Mertens-Scholz, K., Imholt, C., Suchomel, J., Heroldova, M., Tomaso, H., et al.** (2019). Highly prevalent bartonellae and other vector-borne pathogens in small mammal species from the Czech Republic and Germany. *Parasit. Vectors* **12**, 1–8.
- Oehme, R., Hartelt, K., Backe, H., Brockmann, S. und Kimmig, P.** (2002). Foci of tick-borne diseases in Southwest Germany. *Int. J. Med. Microbiol.* **291**, 22–29.
- Ogden, N. H., Casey, A. N. J., Woldehiwet, Z. und French, N. P.** (2003). Transmission of *Anaplasma phagocytophilum* to *Ixodes ricinus* ticks from sheep in the acute and post-acute phases of infection. *Infect. Immun.* **71**, 2071–2078.
- Oliver, J. H.** (1989). Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodida). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**, 397–430.
- Olivieri, E., Gazzonis, A. L., Zanzani, S. A., Veronesi, F. und Manfredi, M. T.** (2017). Seasonal dynamics of adult *Dermacentor reticulatus* in a peri-urban park in southern Europe. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **8**, 772–779.
- Olivieri, E., Wijnveld, M., Bonga, M., Berger, L., Manfredi, M. T., Veronesi, F. und Jongejan, F.** (2018). Transmission of *Rickettsia raoultii* and *Rickettsia massiliae* DNA by *Dermacentor reticulatus* and *Rhipicephalus sanguineus* (s.l.) ticks during artificial feeding. *Parasites and Vectors* **11**, 1–7.
- Olsén, B., Jaenson, T. G. T., Noppa, L., Bunikis, J. und Bergström, S.** (1993). A Lyme borreliosis cycle in seabirds and *Ixodes uriae* ticks. *Nature* **362**, 340–342.
- Olsson, G. E., White, N., Hjältén, J. und Ahlm, C.** (2005). Habitat factors associated with bank voles (*Clethrionomys glareolus*) and concomitant hantavirus in Northern Sweden. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **5**, 315–323.
- Ostfeld, R. S. und Brunner, J. L.** (2015). Climate change and *Ixodes* tick-borne diseases of humans. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **370**, 1–11.
- Ostfeld, R. S., Jones, C. und Wolff, J. O.** (1996). Of mice and mast: ecological connections in eastern deciduous forests. *Bioscience* **46**, 323–330.
- Ostfeld, R. S., Schaubert, E. M., Canham, C. D., Keesing, F., Jones, C. G. und Wolff, J. O.** (2001). Effects of acorn production and mouse abundance on abundance and *Borrelia burgdorferi* infection prevalence of nymphal *Ixodes scapularis* ticks. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **1**, 55–63.
- Ostfeld, R. S., Canham, C. D., Oggenfuss, K., Winchcombe, R. J. und Keesing, F.** (2006). Climate, deer, rodents, and acorns as determinants of variation in lyme-disease risk. *PLoS Biol.* **4**, 1058-1068.

- Overzier, E.** (2013). Habitatabhängige Prävalenzunterschiede zeckenübertragener Erreger in *Ixodes ricinus* und das Reservoirpotential von Rehwild. Dissertation, Ludwigs-Maximilians Universität, München.
- Overzier, E., Pfister, K., Thiel, C., Herb, I., Mahling, M. und Silaghi, C.** (2013). *Anaplasma phagocytophilum* in questing *Ixodes ricinus* ticks: Comparison of prevalences and partial 16S rRNA gene variants in urban, pasture, and natural habitats. *Appl. Environ. Microbiol.* **79**, 1730–1734.
- Pachinger, K. und Haferkorn, J.** (1998). Comparisons of the small mammal communities in floodplain forests at the Danube and Elbe rivers. *Ekol. Bratislava* **17**, 11–19.
- Page, S., Daschkin, C., Anniko, S., Krey, V., Nicolaus, C. und Maxeiner, H. G.** (2018). First report of *Borrelia miyamotoi* in an *Ixodes ricinus* tick in Augsburg, Germany. *Exp. Appl. Acarol.* **74**, 191–199.
- Parola, P. und Raoult, D.** (2001). Tick-borne bacterial diseases emerging in Europe. *Clin. Microbiol. Infect.* **7**, 80–83.
- Parola, P., Paddock, C. D. und Raoult, D.** (2005). Tick-borne rickettsioses around the world: Emerging diseases challenging old concepts. *Clin. Microbiol. Rev.* **18**, 719–756.
- Parola, P., Paddock, C. D., Socolovschi, C., Labruna, M. B., Mediannikov, O., Kernif, T., Abdad, M. Y., Stenos, J., Bitam, I., Fournier, P. E., et al.** (2013). Update on tick-borne rickettsioses around the world: A geographic approach. *Clin. Microbiol. Rev.* **26**, 657–702.
- Paulauskas, A., Rosef, O., Radzijeuskaja, J., Turcinaviciene, J. und Ambrasiene, D.** (2009). Infestation of mice and voles with *Ixodes ricinus* ticks in Lithuania and Norway. *Est. J. Ecol.* **58**, 112–125.
- Paziewska, A., Zwolińska, L., Harris, P. D., Bajer, A. und Siński, E.** (2010). Utilisation of rodent species by larvae and nymphs of hard ticks (Ixodidae) in two habitats in NE Poland. *Exp. Appl. Acarol.* **50**, 79–91.
- Pearson, D. E. und Ruggiero, L. F.** (2003). Transect versus grid trapping arrangements for sampling small-mammal communities. *Wildl. Soc. Bull.* **31**, 454–459.
- Perez-Eid, C.** (2007). *Les tiques*. Cachan Cedex, France: Lavoisier.
- Perez, G., Bastian, S., Agoulon, A., Bouju, A., Durand, A., Faille, F., Lebert, I., Rantier, Y., Plantard, O. und Butet, A.** (2016). Effect of landscape features on the relationship between *Ixodes ricinus* ticks and their small mammal hosts. *Parasit. Vectors* **9**, 1–18.
- Perez, G., Bastian, S., Chastagner, A., Agoulon, A., Plantard, O., Vourc’h, G. und Butet, A.** (2017). Ecological factors influencing small mammal infection by *Anaplasma phagocytophilum* and *Borrelia burgdorferi* s.l. in agricultural and forest landscapes. *Environ. Microbiol.* **19**, 4205–4219.
- Perez, G., Bastian, S., Chastagner, A., Agoulon, A., Rantier, Y., Vourc’h, G., Plantard, O. und Butet, A.** (2020). Relationships between landscape structure and the prevalence of two tick-borne infectious agents, *Anaplasma phagocytophilum* and *Borrelia burgdorferi* sensu lato, in small mammal communities. *Landsc. Ecol.* **35**, 435–451.
- Pérez, D., Kneubühler, Y., Rais, O. und Gern, L.** (2012). Seasonality of *Ixodes ricinus* ticks on vegetation and on rodents and *Borrelia burgdorferi* sensu lato genospecies diversity in two Lyme Borreliosis–endemic areas in Switzerland. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **12**, 633–644.
- Perkins, S. E., Cattadoria, I. M., Tagliapietra, V., Rizzoli, A. P. und Hudson, P. J.** (2003). Empirical evidence for key hosts in persistence of a tick-borne disease. *Int. J. Parasitol.* **33**, 909–917.

- Perkins, S. E., Cattadori, I. M., Tagliapietra, V., Rizzoli, A. P. und Hudson, P. J. (2006). Localized deer absence leads to tick amplification. *Ecology* **87**, 1981–1986.
- Perret, J. L., Guigoz, E. und Rais, O. (2000). Influence of saturation deficit and temperature on *Ixodes ricinus* tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland). **86**, 554–557.
- Perret, J. L., Guerin, P. M., Diehl, P. A., Vlimant, M. und Gern, L. (2003). Darkness induces mobility, and saturation deficit limits questing duration, in the tick *Ixodes ricinus*. *J. Exp. Biol.* **206**, 1809–1815.
- Perret, J. L., Rais, O. und Gern, L. (2004). Influence of climate on the proportion of *Ixodes ricinus* nymphs and adults questing in a tick population. *J. Med. Entomol.* **41**, 361–365.
- Petney, T. N., Robbins, R. G., Guglielmo, A. A., Apanaskevich, D. A., Estrada-Peña, A., Horak, I. G. und Shao, R. (2011). A look at the world of ticks. *Parasitol. Res. Monogr.* **2**, 283–296.
- Petney, T. N., Pfäffle, M. P. und Skuballa, J. D. (2012a). An annotated checklist of the ticks (Acari : Ixodida) of Germany. *Syst. Appl. Acarol.* **17**, 115–170.
- Petney, T. N., Skuballa, J., Muders, S., Pfäffle, M. und Zetlmeisl, C. (2012b). The changing distribution patterns of ticks (Ixodida) in Europe in relation to emerging tick-borne diseases. In *Arthropods as Vectors of Emerging Diseases, Parasitology Research Monographs* (ed. Mehlhorn, H.), S. 151–166. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Petney, T. N., Pfäffle, M., Skuballa, J. und Taraschewski, H. (2013). Zecken und zeckenübertragene Pathogene in Baden-Württemberg – Ökologie und Epidemiologie. *Carolinea* **71**, 55-100.
- Petney, T., Moser, E., Littwin, N. V., Pfäffle, M., Muders, S. V. und Taraschewski, H. (2015). Additions to the “Annotated Checklist of the Ticks of Germany”: *Ixodes acuminatus* and *Ixodes inopinatus*. *Syst. Appl. Acarol.* **20**, 221–224.
- Pfäffle, M., Petney, T., Skuballa, J. und Taraschewski, H. (2011). Comparative population dynamics of a generalist (*Ixodes ricinus*) and specialist tick (*I. hexagonus*) species from European hedgehogs. *Exp. Appl. Acarol.* **54**, 151–164.
- Pfäffle, M., Littwin, N., Muders, S. V. und Petney, T. N. (2013). The ecology of tick-borne diseases. *Int. J. Parasitol.* **43**, 1059–1077.
- Pfäffle, M., Littwin, N. und Petney, T. (2015a). Host preferences of immature *Dermacentor reticulatus* (Acari: Ixodidae) in a forest habitat in Germany. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **6**, 508–515.
- Pfäffle, M., Littwin, N. und Petney, T. N. (2015b). The relationship between biodiversity and disease transmission risk. *Res. Reports Biodivers. Stud.* **4**, 9–20.
- Pfäffle, M. P., Petney, T. N. und Madder, M. (2017). *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895. In *Ticks of Europe and North Africa* (ed. Estrada-Peña, A. et al.), S. 167–171. Basel: Springer International Publishing AG.
- Pichon, B., Kahl, O., Hammer, B. und Gray, J. S. (2006). Pathogens and host DNA in *Ixodes ricinus* nymphal ticks from a german forest. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **6**, 382–387.
- Pluta, S., Hartelt, K., Oehme, R., Mackenstedt, U. und Kimmig, P. (2010). Prevalence of *Coxiella burnetii* and *Rickettsia* spp. in ticks and rodents in southern Germany. *Ticks Tick. Borne Dis.* **1**, 145-147.
- Poggensee, G., Fingerle, V., Hunfeld, K.-P., Kraiczky, P., Krause, A., Matuschka, F. R., Richter, D., Simon, M. M., Wallich, R., Hofman, H., et al. (2008). Lyme borreliosis: research gaps and research approaches. Results from an interdisciplinary expert meeting at the Robert Koch Institute. *Bundesgesundheitsblatt. Gesundheitsforschung. Gesundheitsschutz* **51**, 1329–1339.

- Pollock, K. H.** (2000). Capture-Recapture Models. *J. Am. Stat. Assoc.* **95**, 293–296.
- Pollock, K. H. und Alpizar-Jara, R.** (2005). Classical open-population capture-recapture models. In *Handbook of Capture-Recapture Analysis* (ed. Amstrup, S. ., McDonald, T. L., and Manly, B. F. J.), S. 36–57. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C. und Hines, J. E.** (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl. Monogr.* **107**, 3–97.
- Priem, S., Rittig, M. G., Kamradt, T., Burmester, G. R. und Krause, A.** (1997). An optimized PCR leads to rapid and highly sensitive detection of *Borrelia burgdorferi* in patients with Lyme Borreliosis. *J. Clin. Microbiol.* **35**, 685–690.
- Pucek, Z., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B. und Pucek, M.** (1993). Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Bialowieza National Park) in relation to weather, seed crop, and predation. *Acta Theriol. (Warsz).* **38**, 199–232.
- Pugliese, A. und Rosà, R.** (2008). Effect of host populations on the intensity of ticks and the prevalence of tick-borne pathogens: How to interpret the results of deer enclosure experiments. *Parasitology* **135**, 1531–1544.
- Qviller, L., Grøva, L., Viljugrein, H., Klingen, I. und Myrnes, A.** (2014). Temporal pattern of questing tick *Ixodes ricinus* density at differing elevations in the coastal region of western Norway. *Parasites and Vectors* **7**, 1–12.
- Radda, A., Pretzmann, G. und Steiner, H. M.** (1969). Bionomische und ökologische Studien an österreichischen Populationen der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*, Melchior 1834) durch Markierungsfang. *Oecologia* **3**, 351–373.
- Radzijeuskaja, J., Paulauskas, A., Rosef, O., Petkevičius, S., Mažeika, V. und Rekašius, T.** (2013). The propensity of voles and mice to transmit *Borrelia burgdorferi* sensu lato infection to feeding ticks. *Vet. Parasitol.* **197**, 318–325.
- Radzijeuskaja, J., Kaminskiene, E., Lipatova, I., Mardosaite-Busaitiene, D., Balčiauskas, L., Stanko, M. und Paulauskas, A.** (2018). Prevalence and diversity of *Rickettsia* species in ectoparasites collected from small rodents in Lithuania. *Parasites and Vectors* **11**, 1–10.
- Raele, D. A., Galante, D., Pugliese, N., La Salandra, G. und Cafiero, M. A.** (2018). Spotted fever group Rickettsiae associated with ixodid ticks in wild environment in southern Italy. *Microbiol. Open* **7**, 1–7.
- Raileanu, C., Moutailler, S., Pavel, I., Porea, D., Mihalca, A. D., Savuta, G. und Vayssier-Taussat, M.** (2017). *Borrelia* diversity and Co-infection with other tick borne pathogens in ticks. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* **7**, 1-12.
- Rand, P. W., Lubelczyk, C., Holman, M. S., Lacombe, E. H. und Smith, R. P.** (2004). Abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) after the complete removal of deer from an isolated offshore island, endemic for Lyme disease. *J. Med. Entomol.* **41**, 779–784.
- Randolph, S. E.** (1980). Population regulation in ticks : The effect of delayed mating on fertility in *Ixodes trianguliceps* (Acarina : Ixodidae). *J. Parasitol.* **66**, 287–292.
- Randolph, S. E.** (1994). Density-dependent acquired resistance to ticks in natural hosts, independent of concurrent infection with *Babesia microti*. *Parasitology* **108**, 413–419.
- Randolph, S. E.** (1998). Ticks are not insects: Consequences of contrasting vector biology for transmission potential. *Parasitol. Today* **14**, 186–192.

- Randolph, S. E.** (2001). The shifting landscape of tick-borne zoonoses: tick-borne encephalitis and Lyme borreliosis in Europe. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **356**, 1045–1056.
- Randolph, S. E.** (2004). Tick ecology: Processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology* **129**, 37–65.
- Randolph, S. E.** (2008). Tick-borne encephalitis incidence in Central and Eastern Europe: consequences of political transition. *Microbes Infect.* **10**, 209–216.
- Randolph, S. E.** (2014). Ecology of non-nidicolous ticks. In *Biology of Ticks. Volume 2* (ed. Sonenshine, D. E. and Roe, R. M.), S. 3–38. Oxford, New York: University Press.
- Randolph, S. E. und Storey, K.** (1999). Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acari: Ixodidae): Implications for parasite transmission. *J. Med. Entomol.* **36**, 741–748.
- Randolph, S. E., Gern, L. und Nuttall, P. A.** (1996). Co-feeding Ticks : Epidemiological significance for tick-borne pathogen transmission. *Parasitol. Today* **12**, 472–478.
- Randolph, S. E., Miklisová, D., Lysy, J., Rogers, D. J. und Labuda, M.** (1999). Incidence from coincidence: Patterns of tick infestations on rodents facilitate transmission of tick-borne encephalitis virus. *Parasitology* **118**, 177–186.
- Randolph, S. E., Green, R. M., Peacey, M. F. und Rogers, D. J.** (2000). Seasonal synchrony: The key to tick-borne encephalitis foci identified by satellite data. *Parasitology* **121**, 15–23.
- Randolph, S. E., Green, R. M., Hoodless, A. N. und Peacey, M. F.** (2002). An empirical quantitative framework for the seasonal population dynamics of the tick *Ixodes ricinus*. *Int. J. Parasitol.* **32**, 979–89.
- Raoult, D., Tissot-Dupont, H., Roux, V., Birtles, R. J., Ndiokubwayo, J. B., Faugere, B. und Abegbinni, R.** (1998). Outbreak of epidemic typhus associated with trench fever in Burundi. *Lancet* **352**, 353–358.
- Rar, V. und Golovljova, I.** (2011). *Anaplasma*, *Ehrlichia*, and “ Candidatus Neoehrlichia” bacteria: Pathogenicity, biodiversity, and molecular genetic characteristics, a review. *Infect. Genet. Evol.* **11**, 1842–1861.
- Rar, V., Yakimenko, V., Makenov, M., Tikunov, A., Epikhina, T., Tancev, A., Bobrova, O. und Tikunova, N.** (2016). High prevalence of *Babesia microti* ‘Munich’ type in small mammals from an *Ixodes persulcatus*/*Ixodes trianguliceps* sympatric area in the Omsk region, Russia. *Parasitol. Res.* **115**, 3619–3629.
- Raulf, M.-K., Jordan, D., Fingerle, V. und Strube, C.** (2018). Association of *Borrelia* and *Rickettsia* spp. and bacterial loads in *Ixodes ricinus* ticks. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **9**, 18–24.
- Rauter, C. und Hartung, T.** (2005). Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* ticks in Scandinavia. *Appl. Environ. Microbiol.* **71**, 7203–7216.
- Regier, Y., Komma, K., Weigel, M., Kraiczy, P., Laisi, A., Pulliainen, A. T., Hain, T. und Kempf, V. A. J.** (2019). Combination of microbiome analysis and serodiagnostics to assess the risk of pathogen transmission by ticks to humans and animals in central Germany. *Parasites and Vectors* **12**, 1–16.
- Remesar, S., Fernández, P. D., Venzal, J. M., Pérez-Creo, A., Prieto, A., Estrada-Peña, A., López, C. M., Panadero, R., Fernández, G., Díez-Baños, P., et al.** (2019). Tick species diversity and population dynamics of *Ixodes ricinus* in Galicia (north-western Spain). *Ticks Tick. Borne. Dis.* **10**, 132–137.

- Resch, C. und Resch, S.** (2019a). Rötelmaus - *Myodes glareolus*. In *kleinsaeuger.at - Internethandbuch über Kleinsäugerarten im mitteleuropäischen Raum: Körpermerkmale, Ökologie und Verbreitung*. apodemus- Priv. Institut f. Wildtierbiologie, Haus im Ennstal.
- Resch, C. und Resch, S.** (2019b). Gelbhalsmaus - *Apodemus flavicollis*. In *kleinsaeuger.at - Internethandbuch über Kleinsäugerarten im mitteleuropäischen Raum: Körpermerkmale, Ökologie und Verbreitung*. apodemus- Priv. Institut f. Wildtierbiologie, Haus im Ennstal.
- Resch, C. und Resch, S.** (2019c). Waldspitzmaus - *Sorex araneus*. In *kleinsaeuger.at - Internethandbuch über Kleinsäugerarten im mitteleuropäischen Raum: Körpermerkmale, Ökologie und Verbreitung*. apodemus- Priv. Institut f. Wildtierbiologie, Haus im Ennstal.
- Richter, D. und Matuschka, F. R.** (2012). "Candidatus Neoehrlichia mikurensis," *Anaplasma phagocytophilum* and Lyme disease spirochetes in questing European vector ticks and in feeding ticks removed from people. *J. Clin. Microbiol.*, 943-947.
- Richter, D., Allgöwer, R. und Matuschka, F. R.** (2002). Co-feeding transmission and its contribution to the perpetuation of the lyme disease spirochete *Borrelia afzelii*. *Emerg. Infect. Dis.* **8**, 1421–1425.
- Richter, D., Postic, D., Sertour, N., Livey, I., Matuschka, F. R. und Baranton, G.** (2006). Delineation of *Borrelia burgdorferi* sensu lato species by multilocus sequence analysis and confirmation of the delineation of *Borrelia spielmanii* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* **56**, 873–881.
- Rigby, R. A. und Stasinopoulos, D. M.** (2005). Generalized additive models for location, scale and shape. *Appl. Stat.* **54**, 507–554.
- Rigó, K., Gyuranecz, M., Tóth, A. G. und Földvári, G.** (2011). Detection of *Borrelia burgdorferi* sensu lato and *Anaplasma phagocytophilum* in small mammals and ectoparasites in Hungary. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **11**, 1499–1501.
- Rizzoli, A. P., Hauffe, H. C., Tagliapietra, V., Neteler, M. und Rosà, R.** (2009). Forest structure and roe deer abundance predict tick-borne encephalitis risk in Italy. *PLoS One* **4**, 1-11.
- Rizzoli, A. P., Hauffe, H. C., Carpi, G., Vourc'H, G., Neteler, M. und Rosà, R.** (2011). Lyme borreliosis in Europe. *Euro Surveill.* **16**, 1-8.
- Rizzoli, A., Silaghi, C., Obiegala, A., Rudolf, I., Hubálek, Z., Földvári, G., Plantard, O., Vayssier-Taussat, M., Bonnet, S., Špitalská, E., et al.** (2014). *Ixodes ricinus* and its transmitted pathogens in urban and peri-urban areas in Europe: New hazards and relevance for public health. *Front. Public Heal.* **2**, 1–26.
- Robert-Koch-Institut** (2019a). FSME: Risikogebiete in Deutschland (Stand: Januar 2019). *Epidemiol. Bull.* **7**, 57–74.
- Robert-Koch-Institut** (2019b). Lyme-Borreliose. *RKI-Ratgeber*.
- Rolle, M. und Mayr, A.** (2007). *Medizinische Mikrobiologie, Infektions- und Seuchenlehre*. (ed. Mayr, A.) Stuttgart: Enke Verlag.
- Rosa, R., Pugliese, A., Gosh, M., Perkins, S. E. und Rizzoli, A.** (2007). Temporal variation of *Ixodes ricinus* intensity on the rodent host *Apodemus flavicollis* in relation to local climate and host dynamics. *Vector Borne Zoonotic Dis. Zoonotic Dis.* **7**, 1-27.
- Rosà, R. und Pugliese, A.** (2007). Effects of tick population dynamics and host densities on the persistence of tick-borne infections. *Math. Biosci.* **208**, 216–240.

- Rosef, O., Paulauskas, A. und Radzijeuskaja, J. (2009). Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato and *Anaplasma phagocytophilum* in questing *Ixodes ricinus* ticks in relation to the density of wild cervids. *Acta Vet. Scand.* **51**, 1-8.
- Rosso, F., Tagliapietra, V., Baráková, I., Derdáková, M., Konečný, A., Hauffe, H. C. und Rizzoli, A. (2017). Prevalence and genetic variability of *Anaplasma phagocytophilum* in wild rodents from the Italian alps. *Parasit. Vectors* **10**, 1-8.
- Rubel, F., Brugger, K., Monazahian, M., Habedank, B., Dautel, H., Leverenz, S. und Kahl, O. (2014). The first German map of georeferenced ixodid tick locations. *Parasites and Vectors* **7**, 1–5.
- Rubel, F., Brugger, K., Pfeffer, M., Chitimia-Dobler, L., Didyk, Y. M., Leverenz, S., Dautel, H. und Kahl, O. (2016). Geographical distribution of *Dermacentor marginatus* and *Dermacentor reticulatus* in Europe. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **7**, 224–233.
- Rudenko, N., Golovchenko, M., Grubhoffer, L. und Oliver, J. H. (2011). Updates on *Borrelia burgdorferi* sensu lato complex with respect to public health. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **2**, 123–128.
- Ruiz-Fons, F., Fernández-de-Mera, I. G., Acevedo, P., Gortázar, C. und de la Fuente, J. (2012). Factors driving the abundance of *Ixodes ricinus* ticks and the prevalence of zoonotic *I. ricinus*-borne pathogens in natural foci. *Appl. Environ. Microbiol.* **78**, 2669–2676.
- Sanger, F., Nicklen, S. und Coulson, A. R. (1977). DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **74**, 5463–5467.
- Santos-Silva, M. M., Beati, L., Santos, A. S., De Sousa, R., Núncio, M. S., Melo, P., Santos-Reis, M., Fonseca, C., Formosinho, P., Vilela, C., et al. (2011). The hard-tick fauna of mainland Portugal (Acari: Ixodidae): An update on geographical distribution and known associations with hosts and pathogens. *Exp. Appl. Acarol.* **55**, 85–121.
- Santos, A. S., Santos-Silva, M. M., Almeida, V. C., Bacellar, F. und Dumler, J. S. (2004). Detection of *Anaplasma phagocytophilum* DNA in *Ixodes* ticks (Acari: Ixodidae) from Madeira Island and Setubal District, Mainland Portugal. *Emerg. Infect. Dis.* **10**, 1643–1648.
- Satz, N. (2010). *Klinik der Lyme-Borreliose*. 3.vollst.überarb. Auflage. Bern, Schweiz: Verlag Hans Huber.
- Schex, S. Y. (2011). *Rickettsia* spp. in free ranging small mammals in South-Eastern Germany. Dissertation, Ludwigs-Maximilians Universität, München.
- Schex, S., Dobler, G., Riehm, J., Müller, J. und Essbauer, S. (2010). *Rickettsia* spp. in wild small mammals in Lower Bavaria, South-Eastern Germany. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **11**, 493–502.
- Schicht, S., Junge, S., Schnieder, T. und Strube, C. (2011). Prevalence of *Anaplasma phagocytophilum* and coinfection with *Borrelia burgdorferi* sensu lato in the hard tick *Ixodes ricinus* in the City of Hanover (Germany). *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **11**, 1595–1597.
- Schicht, S., Schnieder, T. und Strube, C. (2012). *Rickettsia* spp. and coinfections with other pathogenic microorganisms in hard ticks from Northern Germany. *J. Med. Entomol.* **49**, 766–771.
- Schmidt, B., Anholt, B. und Schaub, M. (2002). Why you should use capture-recapture methods when estimating survival and breeding probabilities: on bias, temporary emigration, overdispersion, and common toads. *Amphibia-Reptilia* **23**, 375–388.
- Schorn, S., Pfister, K., Reulen, H., Mahling, M. und Silaghi, C. (2011). Occurrence of *Babesia* spp., *Rickettsia* spp. and *Bartonella* spp. in *Ixodes ricinus* in Bavarian public parks, Germany. *Parasites and Vectors* **4**, 1–9.

- Schröpfer, R.** (1990). The structure of european small mammal communities. *Zool. Jahrb. Syst.* **117**, 355–367.
- Schulz, M., Mahling, M. und Pfister, K.** (2014). Abundance and seasonal activity of questing *Ixodes ricinus* in their natural habitats in southern Germany in 2011. *J. Vector Ecol.* **39**, 56–65.
- Schwarz, C. J.** (2001). The Jolly – Seber Model : More Than Just Abundance. *J. Agricultural, Biol. Environmental Stat.* **6**, 195–205.
- Schwarz, C. J. und Arnason, N. A.** (2017). Jolly-Seber models in MARK. In *MARK: a gentle introduction* (ed. Cooch, E. und White, C.G.), S. 1–51. Ithaca: Cornell University.
- Schwarz, C. J. und Seber, G. A. F.** (1999). Estimating animal abundance: Review III. *Stat. Sci.* **14**, 427–456.
- Schwarzenberger, T. und Klingel, H.** (1995). Range utilisation and activity of radio-collared yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* Melchior, 1834. *Zeitschrift für Säugetierkd.* **60**, 20–32.
- Sebastian, P., Mackenstedt, U., Wassermann, M., Wurst, E., Hartelt, K., Petney, T. N., Pfäffle, M., Littwin, N., Steidle, J., Selzer, P., et al.** (2014). Ökologie von Zecken als Überträger von Krankheitserregern in Baden-Württemberg und biologische Zeckenbekämpfung. *Bundesgesundheitsblatt, Gesundheitsforschung, Gesundheitsschutz.* **57**, 549–556.
- Seber, G. A. F.** (1965). A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* **52**, 249–259.
- Seber, G. A. F.** (1986). A review of estimating animal abundance. *Biometrics* **42**, 267–292.
- Selmi, M., Ballardini, M., Salvato, L. und Ricci, E.** (2017). *Rickettsia* spp. in *Dermacentor marginatus* ticks: analysis of the host-vector-pathogen interactions in a northern Mediterranean area. *Exp. Appl. Acarol.* **72**, 79–91.
- Selmi, M., Tomassone, L., Ceballos, L. A., Crisci, A., Ragagli, C., Pintore, M. D., Mignone, W., Pautasso, A., Ballardini, M., Casalone, C., et al.** (2018). Analysis of the environmental and host-related factors affecting the distribution of the tick *Dermacentor marginatus*. *Exp. Appl. Acarol.* **75**, 209–225.
- Shaw, D. J., Grenfell, B. T. und Dobson, A. P.** (1998). Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology* **117**, 597–608.
- Shore, R. F. und Hare, E. J.** (2008). Bank vole *Myodes glareolus*. In *Mammals of the British Isles* (ed. Harris, S. and Yalden, D. W.), S. 87–99. Southampton: The Mammal Society.
- Shpynov, S. N., Fournier, P. E., Pozdnichenko, N. N., Gumenuk, A. S. und Skiba, A. A.** (2018). New approaches in the systematics of *Rickettsiae*. *New Microbes New Infect.* **23**, 93–102.
- Silaghi, C., Skuballa, J., Thiel, C., Pfister, K., Petney, T., Pfäffle, M., Taraschewski, H. und Passos, L. M. F.** (2012). The European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) - A suitable reservoir for variants of *Anaplasma phagocytophilum*? *Ticks Tick. Borne. Dis.* **3**, 49–54.
- Silaghi, C., Santos, A., Gomes, J., Christova, I., Matei, I. A., Walder, G., Domingos, A., Bell-Sakyi, L., Sprong, H., von Loewenich, F., et al.** (2017). Guidelines for the direct detection of *Anaplasma* spp. in diagnosis and epidemiological studies. *Vector-borne zoonotic Dis.* **17**, 12–22.
- Simeonovska-Nikolova, D., Savov, A. und Simeon, L.** (2016). Spatial relationships of *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis* in a syntopic habitat in southwest Bulgaria during breeding season. *Silva Balc.* **17**, 41–50.
- Šimo, L., Kazimirova, M., Richardson, J. und Bonnet, S. I.** (2017). The essential role of tick salivary glands and saliva in tick feeding and pathogen transmission. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* **7**, 1–23.

- Singer, F. J., Swank, W. T. und Clebsch, E. E. C. (1984). Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildl. Manage.* **48**, 464–473.
- Sinski, E., Agnieszka, P., Bajer, A. und Behnke, J. M. (2006). Abundance of wild rodents, ticks and environmental risk of Lyme borreliosis: A longitudinal study in an area of Mazury Lakes district of Poland. *Ann. Agric. Environ. Med.* **13**, 295–300.
- Skuballa, J., Oehme, R. und Hartelt, K. (2007). European hedgehogs as hosts for *Borrelia* spp., Germany. *Emerg. Infect. Dis.* **13**, 6–7.
- Skuballa, J., Petney, T., Pfäffle, M. und Taraschewski, H. (2010). Molecular detection of *Anaplasma phagocytophilum* in the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) and its ticks. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **10**, 1055–1057.
- Socolovschi, C., Mediannikov, O., Raoult, D. und Parola, P. (2009). The relationship between spotted fever group Rickettsiae and ixodid ticks. *Vet. Res.* **40**, 1-20.
- Socolovschi, C., Gaudart, J., Bitam, I., Huynh, T. P., Raoult, D. und Parola, P. (2012). Why are there so few *Rickettsia conorii conorii*-infected rhipicephalus sanguineus ticks in the wild? *PLoS Negl. Trop. Dis.* **6**, 1-11.
- Sonenshine, D. E. und Mather, T. N. (1994). *Ecological dynamics of tick-borne zoonoses* (ed. Sonenshine, D. E. and Mather, T. N.) Oxford, New York: University Press.
- Sonenshine, D. E. und Roe, R. M. (2014). Overview: Ticks, people, and animals. In *Biology of Ticks* (ed. Sonenshine, D. E. and Roe, R. M.), S. 3–16. Oxford: University Press.
- Sormunen, J. J., Penttinen, R., Klemola, T., Hänninen, J., Vuorinen, I., Laaksonen, M., Sääksjärvi, I. E., Ruohomäki, K. und Vesterinen, E. J. (2016a). Tick-borne bacterial pathogens in southwestern Finland. *Parasites and Vectors* **9**, 1-10.
- Sormunen, J. J., Klemola, T., Vesterinen, E. J., Vuorinen, I., Hytönen, J., Hänninen, J., Ruohomäki, K., Sääksjärvi, I. E., Tonteri, E. und Penttinen, R. (2016b). Assessing the abundance, seasonal questing activity, and *Borrelia* and tick-borne encephalitis virus (TBEV) prevalence of *Ixodes ricinus* ticks in a Lyme borreliosis endemic area in Southwest Finland. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **7**, 208–215.
- Speck, S., Perseke, L., Petney, T., Skuballa, J., Pfäffle, M., Taraschewski, H., Bunnell, T., Essbauer, S. und Dobler, G. (2013). Detection of *Rickettsia helvetica* in ticks collected from European hedgehogs (*Erinaceus europaeus*, Linnaeus, 1758). *Ticks Tick. Borne. Dis.* **4**, 222–226.
- Špitalská, E., Štefanidesová, K., Kocianová, E. und Boldiš, V. (2012). *Rickettsia slovacica* and *Rickettsia raoultii* in *Dermacentor marginatus* and *Dermacentor reticulatus* ticks from Slovak Republic. *Exp. Appl. Acarol.* **57**, 189–197.
- Sprong, H., Fonville, M., Docters van Leeuwen, A., Devillers, E., Ibañez-Justicia, A., Stroo, A., Hansford, K., Cull, B., Medlock, J., Heyman, P., et al. (2019). Detection of pathogens in *Dermacentor reticulatus* in northwestern Europe: evaluation of a high-throughput array. *Heliyon* **5**, 1-23.
- Stafford, K. C. (1993). Reduced abundance of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) with exclusion of deer by electric fencing. *J. Med. Entomol.* **30**, 986–996.
- Stanek, G. (2005a). Durch Zecken übertragbare Krankheitserreger in Mitteleuropa. *Wien. Klin. Wochenschr.* **117**, 373–380.
- Stanek, G. (2005b). Lyme/Schildzecken-Borreliose und andere zeckenvermittelte Infektionskrankheiten in Österreich. *Antibiot. Monit.* **21**, 34-58.

- Stanek, G.** (2009). Büchse der Pandora: Krankheitserreger in *Ixodes ricinus*-Zecken in Mitteleuropa. *Wien. Klin. Wochenschr.* **121**, 673–683.
- Stasinopoulos, D. M. und Rigby, R. A.** (2007). Generalized additive models for location scale and shape (GAMLLS) in *R. J. Stat. Softw.* **23**, 1-64.
- Stenseth, N. C., Viljugrein, H., Jedrzejewski, W., Mysterud, A. und Pucek, Z.** (2002). Population dynamics of forest rodents in a primeval deciduous forest: seasonal components of density-dependence and density-independence in *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriol. (Warsz.)* **47**, 39–67.
- Sting, R., Breitling, N., Oehme, R. und Kimmig, P.** (2004). The occurrence of *Coxiella burnetii* in sheep and ticks of the genus *Dermacentor* in Baden-Wuerttemberg. *Dtsch. Tierarztl. Wochenschr.* **111**, 390–394.
- Strle, F.** (2004). Human granulocytic ehrlichiosis in Europe. *Int. J. Med. Microbiol.* **239**, 27–35.
- Strnad, M., Hönig, V., Ruzek, D., Grubhoffer, L. und Rego, R. O. M.** (2017). Europe-wide meta-analysis of *Borrelia burgdorferi* sensu lato prevalence in questing *Ixodes ricinus* ticks. *Appl. Environ. Microbiol.* **83**, 1–16.
- Strnad, M., Grubhoffer, L. und Rego, R. O. M.** (2020). Novel targets and strategies to combat borreliosis. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* **104**, 1915-1925.
- Stuen, S.** (2007). *Anaplasma phagocytophilum* - The most widespread tick-borne infection in animals in Europe. *Vet. Res. Commun.* **31**, 79–84.
- Stuen, S., Nevland, S. und Moum, T.** (2003). Fatal cases of tick-borne fever (TBF) in sheep caused by several 16S rRNA gene variants of *Anaplasma phagocytophilum*. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **990**, 433–434.
- Stuen, S., Granquist, E. G. und Silaghi, C.** (2013). *Anaplasma phagocytophilum*—a widespread multi-host pathogen with highly adaptive strategies. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* **3:31**, 1–33.
- Subramanian, G., Sekeyova, Z., Raoult, D. und Mediannikov, O.** (2012). Multiple tick-associated bacteria in *Ixodes ricinus* from Slovakia. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **3**, 405–409.
- Suchomel, J., Purchart, L. und Cepelka, L.** (2012). Structure and diversity of small-mammal communities of lowland forests in the rural central European landscape. *Eur. J. For. Res.* **131**, 1933–1941.
- Suchomel, J., Purchart, L., Čepelka, L. und Heroldová, M.** (2014). Structure and diversity of small mammal communities of mountain forests in Western Carpathians. *Eur. J. For. Res.* **133**, 481–490.
- Sundell, J., Church, C. und Ovaskainen, O.** (2012). Spatio-temporal patterns of habitat use in voles and shrews modified by density, season and predators. *J. Anim. Ecol.* **81**, 747–755.
- Süss, J. und Kahl, O.** (1999). 5 th International Potsdam Symposium on Tick-borne Diseases: Tick-borne Encephalitis and Lyme-Borreliosis. *Bundesgesundheitsblatt - Gesundheitsforsch. - Gesundheitsschutz* **42**, 586–589.
- Süss, J. und Schrader, C.** (2004). Durch Zecken übertragene humanpathogene und bisher als apathogen geltende Mikroorganismen in Europa. *Bundesgesundheitsblatt. Gesundheitsforschung. Gesundheitsschutz* **47**, 392–404.
- Süss, J., Schrader, C., Wohanka, N. und Abel, U.** (2003). Klassische und molekulare Epidemiologie der Frühsommer-Meningoenzephalitis (FSME) in Deutschland. *Jahresbericht der Bundesforschungsanstalt für Viruserkrankungen der Tiere 2003*, 77–90.

- Süss, J., Schrader, C., Falk, U. und Wohanka, N. (2004a). Tick-borne encephalitis (TBE) in Germany- Epidemiological data, development risk areas and virus prevalence in field-collected ticks and in ticks removed from humans. *Int. J. Med. Microbiol.* **293**, 69–79.
- Süss, J., Fingerle, V., Hunfeld, K.-P., Schrader, C. und Wilske, B. (2004b). Durch Zecken übertragene humanpathogene und bisher als apathogen geltende Mikroorganismen in Europa. Teil II: Bakterien, Parasiten und Mischinfektionen. *Bundesgesundheitsblatt. Gesundheitsforschung. Gesundheitsschutz* **47**, 470–86.
- Sutherst, R. W. (1971). An experimental investigation into the effects of flooding on the ixodid tick *Boophilus microplus* (Canestrini). *Oecologia* **6**, 208–222.
- Svitálková, Z., Haruštiaková, D., Mahříková, L., Berthová, L., Slovák, M., Kocianová, E. und Kazimírová, M. (2015). *Anaplasma phagocytophilum* prevalence in ticks and rodents in an urban and natural habitat in South-Western Slovakia. *Parasites and Vectors* **8**, 1–12.
- Swanson, S. J., Neitzel, D., Reed, K. D. und Belongia, E. A. (2006). Coinfections acquired from *Ixodes* ticks. *Clin. Microbiol. Rev.* **19**, 708–727.
- Tabachnick, B. G. und Fidell, L. S. (2019). *Using Multivariate Statistics*. 7th edition. Nex York: Pearson.
- Tack, W., Madder, M., Baeten, L., De Frenne, P. und Verheyen, K. (2012a). The abundance of *Ixodes ricinus* ticks depends on tree species composition and shrub cover. *Parasitology* **139**, 1273–1281.
- Tack, W., Madder, M., Baeten, L., Vanhellefont, M., Gruwez, R. und Verheyen, K. (2012b). Local habitat and landscape affect *Ixodes ricinus* tick abundances in forests on poor, sandy soils. *For. Ecol. Manage.* **265**, 30–36.
- Tadin, A., Tokarz, R., Markotic, A., Margaletic, J., Turk, N., Habus, J., Svoboda, P., Vucelja, M., Desai, A., Jain, K., et al. (2016). Molecular survey of zoonotic agents in rodents and other small mammals in Croatia. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **94**, 466–473
- Tagliapietra, V., Rosà, R., Arnoldi, D., Cagnacci, F., Capelli, G., Montarsi, F., Hauffe, H. C. und Rizzoli, A. (2011). Saturation deficit and deer density affect questing activity and local abundance of *Ixodes ricinus* (Acari, Ixodidae) in Italy. *Vet. Parasitol.* **183**, 114–124.
- Tälleklint-Eisen, L. und Lane, R. S. (2000). Efficiency of drag sampling for estimating population sizes of *Ixodes pacificus* (Acari : Ixodidae) Nymphs in Leaf Litter. *J. Med. Entomol.* **37**, 484–487.
- Tälleklint, L. und Jaenson, T. G. T. (1994). Transmission of *Borrelia burgdorferi* s.l. from mammal reservoirs to the primary vector of lyme borreliosis, *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae), in Sweden. *J. Med. Entomol.* **31**, 880–886.
- Tälleklint, L. und Jaenson, T. G. T. (1997). Infestation of mammals by *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) in south-central Sweden. *Exp. Appl. Acarol.* **21**, 755–771.
- Tast, J., Kaikusalo, A. und Järvinen, A. (2005). Population fluctuations of *Sorex araneus* at Kilpisjärvi, Finnish Lapland, as compared with rodent cycles. *Adv. Biol. shrews II*, 215–228.
- Tijssen-Klasen, E., Koopmans, M. P. G. und Sprong, H. (2014). Tick-borne pathogen - reversed and conventional discovery of disease. *Front. Public Heal.* **2**, 1–8.
- Tkadlec, E. und Zejda, J. (1998). Small rodent population fluctuations: The effects of age structure and seasonality. *Evol. Ecol.* **12**, 191–210.

- Tkadlec, E., Václavík, T., Kubelová, M. und Široký, P.** (2018). Negative spatial covariation in abundance of two European ticks: diverging niche preferences or biotic interaction? *Ecol. Entomol.* **43**, 804–812.
- Tkadlec, E., Václavík, T. und Široký, P.** (2019). Rodent host abundance and climate variability as predictors of tickborne disease risk 1 year in advance. *Emerg. Infect. Dis.* **25**, 1738–1741.
- Tomassone, L., Grego, E., Auricchio, D., Iori, A., Giannini, F. und Rambozzi, L.** (2013). Lyme Borreliosis spirochetes and spotted fever group Rickettsiae in Ixodid ticks from Pianosa Island, Tuscany Archipelago, Italy. *Vector Borne Zoonotic Dis.* **13**, 84–91.
- Torre, I. und Arrizabalaga, A.** (2008). Habitat preferences of the bank vole *Myodes glareolus* in a mediterranean mountain range. *Acarologia* **53**, 241–250.
- Tretyakov, K. A.** (2018). Structure and seasonal dynamics of the ectoparasite community of the pygmy shrew *Sorex minutus* in the Ilmen-Volkhov Lowland. *Entomol. Rev.* **98**, 165–169.
- Turni, H.** (2005a). Gelbhalsmaus *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834). In *Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 2* (ed. Braun, M. und Dieterlen, F.), S. 229–237. Stuttgart: Eugen Ullmer.
- Turni, H.** (2005b). *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. In *Die Säugetiere Baden-Württembergs. Band 2* (ed. Braun, M. und Dieterlen, F.), S. 48–55. Stuttgart: Eugen Ullmer.
- Van Buuren, S.** (2007). Worm plot to diagnose fit in quantile regression. *Stat. Modelling* **7**, 363–376.
- Van Buuren, S. und Fredriks, M.** (2001). Worm plot: A simple diagnostic device for modelling growth reference curves. *Stat. Med.* **20**, 1259–1277.
- Van Duijvendijk, G., Coipan, C., Wagemakers, A., Fonville, M., Ersöz, J., Oei, A., Földvári, G., Hovius, J., Takken, W. und Sprong, H.** (2016). Larvae of *Ixodes ricinus* transmit *Borrelia afzelii* and *B. miyamotoi* to vertebrate hosts. *Parasites and Vectors* **9**, 1–7.
- Vassallo, M., Paul, R. E. L. und Pérez-Eid, C.** (2000). Temporal distribution of the annual nymphal stock of *Ixodes ricinus* ticks. *Exp. Appl. Acarol.* **24**, 941–949.
- Víchová, B., Majláthová, V., Nováková, M., Stanko, M., Hviščová, I., Pangráčová, L., Chrudimský, T., Čurlík, J. und Peňko, B.** (2014). *Anaplasma* infections in ticks and reservoir host from Slovakia. *Infect. Genet. Evol.* **22**, 265–272.
- Viro, P. und Niethammer, J.** (1982). *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) - Rötelmaus. In *Handbuch der Säugetiere Europas* (ed. Niethammer, J. and Krapp, F.), S. 109–146. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.
- Voordouw, M. J.** (2015). Co-feeding transmission in Lyme disease pathogens. *Parasitology* **142**, 290–302.
- Wagemakers, E. J. und Farrell, S.** (2004). AIC model selection using Akaike weights. *Psychon. Bull. Rev.* **11**, 192–196.
- Walder, C. und Vorauer, A.** (2013). Die Kleinsäugerfauna (Insectivora , Rodentia) der Jagdberggemeinden. *Naturmonografie Jagdberggemeinden*, 287–306.
- Walter, M., Brugger, K. und Rubel, F.** (2016). The ecological niche of *Dermacentor marginatus* in Germany. *Parasitol. Res.* **115**, 2165–2174.
- Watts, C. H. S.** (1968). The foods eaten by wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods , Berkshire. *J. Anim. Ecol.* **37**, 25–41.

- Wegge, P. und Rolstad, J.** (2018). Cyclic small rodents in boreal forests and the effects of even-aged forest management: Patterns and predictions from a long-term study in southeastern Norway. *For. Ecol. Manage.* **422**, 79–86.
- Wikel, S. K.** (2014). Tick-host interactions. In *Biology of Ticks. Volume 2* (ed. Sonenshine, D. E. and Roe, R. M.), S. 88–128. Oxford, New York: University Press.
- Wilhelmsson, P., Lindblom, P., Fryland, L., Nyman, D., Jaenson, T. G. T., Forsberg, P. und Lindgren, P. E.** (2013a). *Ixodes ricinus* ticks removed from humans in Northern Europe: Seasonal pattern of infestation, attachment sites and duration of feeding. *Parasites and Vectors* **6**, 1–11.
- Wilhelmsson, P., Lindblom, P., Fryland, L., Ernerudh, J., Forsberg, P. und Lindgren, P.-E.** (2013b). Prevalence, diversity, and load of *Borrelia* species in ticks that have fed on humans in regions of Sweden and Åland Islands, Finland with different Lyme borreliosis incidences. *PLoS One* **8**, 1-12.
- Wilking, H., Fingerle, V., Klier, C., Thamm, M. und Stark, K.** (2015). Antibodies against *Borrelia burgdorferi* sensu lato among adults, Germany, 2008–2011. *Emerg. Infect. Dis.* **21**, 107–110.
- Williams, B. K., Nichols, J. D. und Conroy, M. J.** (2002). *Analysis and management of animal populations*. San Diego, USA: Academic Press.
- Wirtz, H. P.** (2001). Zecken als Krankheitsüberträger. *Biol. unserer Zeit* **31**, 229–238.
- Woessner, R., Mühl, A., von Arnim, W. H. und Treib, J.** (2001). Autochthone Fälle der Frühsommer-Meningoenzephalitis in Rheinland-Pfalz. *Nervenarzt* **72**, 147–149.
- Wójcik-Fatla, A., Zając, V., Sawczyn, A., Sroka, J., Cisak, E. und Dutkiewicz, J.** (2016). Infections and mixed infections with the selected species of *Borrelia burgdorferi* sensu lato complex in *Ixodes ricinus* ticks collected in eastern Poland: a significant increase in the course of 5 years. *Exp. Appl. Acarol.* **68**, 197–212.
- Woldehiwet, Z.** (2006). *Anaplasma phagocytophilum* in ruminants in Europe. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **1078**, 446–460.
- Woldehiwet, Z.** (2010). The natural history of *Anaplasma phagocytophilum*. *Vet. Parasitol.* **167**, 108–122.
- Wölfel, S., Speck, S., Essbauer, S., Thoma, B. R., Mertens, M., Werdermann, S., Niederstrasser, O., Petri, E., Ulrich, R. G., Wölfel, R., et al.** (2017). High seroprevalence for indigenous spotted fever group Rickettsiae in forestry workers from the federal state of Brandenburg, Eastern Germany. *Ticks Tick. Borne. Dis.* **8**, 132–138.
- Woolhouse, M. E. J., Dye, C., Etard, J.-F., Smith, T., Charlwood, J. D., Garnett, G. P., Hagan, P., Hii, J. L. K., Ndhlovu, P. D., Quinnell, R. J., et al.** (1997). Heterogeneities in the transmission of infectious agents: Implications for the design of control programs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **94**, 338–342.
- Zając, V., Wójcik-Fatla, A., Sawczyn, A., Cisak, E., Sroka, J., Kloc, A., Zając, Z., Buczek, A., Dutkiewicz, J. und Bartosik, K.** (2017). Prevalence of infections and co-infections with 6 pathogens in *Dermacentor reticulatus* ticks collected in eastern Poland. *Ann. Agric. Environ. Med.* **24**, 26–32.
- Zárybnická, M., Bejček, V., Šťastný, K., Šindelář, J., Riegert, J., Sedláček, F., Heroldová, M., Vilímová, J. und Zima, J.** (2017). Long-term changes of small mammal communities in heterogenous landscapes of Central Europe. *Eur. J. Wildl. Res.* **63**, 1–12.
- Zhang, Z. Q.** (2013). Phylum Arthropoda. *Zootaxa* **3703**, 17–26.

- Zhang, Y. K., Yu, Z. J., Wang, D., Bronislava, V., Branislav, P. und Liu, J. Z.** (2019). The bacterial microbiome of field-collected *Dermacentor marginatus* and *Dermacentor reticulatus* from Slovakia. *Parasites and Vectors* **12**, 1–10.
- Zhioua, E., Ginsberg, H. S., Humber, R. A. und Lebrun, R. A.** (1999). Preliminary survey for entomopathogenic fungi associated with *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in southern New York and New England, USA. *J. Med. Entomol.* **36**, 635–637.
- Zintl, A., Moutailler, S., Stuart, P., Paredis, L., Dutraive, J., Gonzalez, E., O'Connor, J., Devillers, E., Good, B., O'Muireagain, C., et al.** (2017). Ticks and Tick-borne diseases in Ireland. *Ir. Vet. J.* **70**, 1–10.
- Zöllner, A., von Arnim, W. H. und Treib, J.** (1998). Frühsommer-Meningoenzephalitis in Rheinland-Pfalz. *Aktuelle Neurol.* **25**, 193-194.
- Zwolak, R., Bogdziewicz, M. und Rychlik, L.** (2016). Beech masting modifies the response of rodents to forest management. *For. Ecol. Manage.* **359**, 268–276.

7. Anhänge

Anhang A

Fangzahlen für *M. glareolus* und *A. flavicollis* getrennt nach Jahren

Anzahl der Fänge/Monat			
Monat	Gesamt	<i>Myodes glareolus</i>	<i>Apodemus flavicollis</i>
14_04	10	6	4
14_05	8	5	3
14_06	13	7	6
14_07	42	15	27
14_08	27	9	17
14_09	17	7	9
14_10	26	10	14
15_04	7	3	1
15_05	3	3	0
15_06	23	17	4
15_07	15	9	4
15_08	26	14	5
15_09	13	4	2
15_10	16	6	4
16_04	13	7	3
16_05	12	5	5
16_06	12	5	6
16_07	20	6	11
16_08	18	7	9
16_09	15	6	5
16_10	31	11	15

Häufigkeiten der Anzahl Fänge der jeweiligen Mausart für drei Jahre und einzelne Probejahre

		Häufigkeiten der Anzahl Fänge pro Maus				
		1	2	3	4	5
Alle Jahre	<i>M. glareolus</i>	90	21	4	2	2
	<i>A. flavicollis</i>	79	23	5	1	2
2014	<i>M. glareolus</i>	34	7	1	2	0
	<i>A. flavicollis</i>	32	11	4	1	2
2015	<i>M. glareolus</i>	27	9	2	0	1
	<i>A. flavicollis</i>	14	3	0	0	0
2016	<i>M. glareolus</i>	34	4	0	0	1
	<i>A. flavicollis</i>	35	8	1	0	0

Fangzahlen für *M. glareolus* und *A. flavicollis* getrennt nach Standorten

Monat	Anzahl Fänge pro Monat									
	Gesamt	EG	VA	PS	EG		VA		PS	
					<i>M. glareolus</i>	<i>A. flavicollis</i>	<i>M. glareolus</i>	<i>A. flavicollis</i>	<i>M. glareolus</i>	<i>A. flavicollis</i>
14_04	10	3	2	5	1	2	2	0	3	2
14_05	8	4	2	2	3	1	1	1	1	1
14_06	13	4	2	7	3	1	0	2	4	3
14_07	42	19	8	15	4	15	2	6	9	6
14_08	27	10	7	10	3	7	1	5	5	5
14_09	17	8	7	2	5	3	1	5	1	1
14_10	26	16	6	4	8	8	1	3	1	3
15_04	7	1	1	5	1	0	1	0	1	1
15_05	3	2	0	1	2	0	0	0	1	0
15_06	23	7	3	13	6	1	0	3	11	0
15_07	15	2	5	8	2	0	1	4	6	0
15_08	26	7	9	10	6	0	4	4	4	1
15_09	13	5	3	5	2	1	1	1	1	0
15_10	16	8	3	5	4	2	1	0	1	2
16_04	13	6	2	5	5	1	2	0	0	2
16_05	12	3	1	8	2	1	0	1	3	3
16_06	12	4	3	5	3	1	1	2	1	3
16_07	20	10	0	10	3	4	0	0	3	7
16_08	18	7	2	9	4	2	2	0	1	7
16_09	15	7	3	5	3	1	1	2	2	2
16_10	31	16	2	13	6	7	1	1	4	7

Anhang B

MATERIAL

Freiland-Arbeit

Klimadaten

DIGITAL Thermohygrometer TFA Dostmann GmbH

Drag-Sampling und Zeckenbestimmung

Flagge Molton, 1x1m
Reaktionsgefäße 1,5ml Roth GmbH&Co. KG
Pinzette (Biologie No.5) Dumont
Petrischalen Greiner Bio-one GmbH
SMZ 1000 Stereomikroskop Nikon
ED Plan 2x Objektiv Nikon

Fang und Markierung Kleinsäuger

Lebendfallen für Kleinsäuger Longworth
Mikro-Tätowiersystem Fine Science Tools
Ketchum Tätowierpaste, grün Ketchum Manufacturing Inc.
Sterican-Kanülen, 26Gx1/2", 0,45x12mm Braun Melsungen AG
Kanülen, 30Gx1/2", 0,3mmx13mm BD Microlance
Präzisionswaagen (60gr, 100gr) Pesola AG
Zellstofftupfer Hygostar
Ethanol (70%) Roth GmbH&Co.KG

Labor

Aufschluss der Zecken

Einmalhandschuhe, Nitril VWR
Pipetten Discovery Comfort HT PZ HTL S.A., Polen
(0,5-10µl, 10-100µl, 100-1000µl)
Vial (2ml), Thermo Scientific VWR
mit Deckel, Thermo Scientific

Stahlkügelchen (2,8mm)	Precellys 24
Roti®-CELL Eagle's MEM / Earle's, steril, mit Glutamin	Roth GmbH&Co.KG
Neodym Scheibenmagnet (2cm)	Webkraft GmbH

DNA-Isolation und Aufreinigung

QIAamp DNA Mini Kit	Qiagen GmbH
ROTIPURAN® ≥99,8 %, p.a. Ethylalkohol	Roth GmbH
Reaktionsgefäß (1,5/2ml)	Sarstedt
Pipetten Discovery Comfort HT (10-100µl, 100-1000µl)	PZ HTL S.A., Polen

PCR

PCR Tube (0.2ml)	Nippon Genetics
Thermal Cycler	Bio-Rad
Primer	Sigma-Aldrich
Thermo Scientific Phusion High-Fidelity PCR Master Mix	Thermo Fisher Scientific
MgCl ₂ (50mM)	Bioline

Gel-Elektrophorese

Agarose Standard	Roth GmbH&Co.KG
Puffer TRIS-Acetat/EDTA	Roth GmbH&Co.KG
Wasser	
Midori Green Advance DNA Stain	Nippon Genetics
Thermo Scientific Ladepuffer (6x)	Thermo Fisher Scientific
Thermo Scientific DNA-Marker (1KB)	Thermo Fisher Scientific
DNA-Marker (50bp)	New England Biolabs

Gel-Dokumentation

Molecular Imager ChemiDoc	Bio-Rad
Image Lab 5.1-Beta	Bio-Rad

Laboraausstattung

Schwingmühle MM400	Retsch GmbH
Eppendorf Zentrifuge 5418	Eppendorf
Thermomixer Compact	Eppendorf
Thermal Cycler C1000 Touch	Bio-Rad
Thermal Cycler C1000 TM	Bio-Rad
Thermal Cycler S 1000 TM	Bio-Rad

Anhang C

Deskriptive Statistik Kleinsäuger

		<i>Myodes glareolus</i>	<i>Apodemus flavicollis</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Sorex araneus</i>
Alle Jahre, alle Standorte	Ohne Rerecapture	159 (43,8%)	153 (42,1%)	40 (11%)	11 (3%)
	Mit Rerecapture	220 (45,0%)	193 (39,5%)	59 (12,1%)	17 (3,5%)
2014	Ohne Rerecapture	59 (41,5%)	79 (55,6%)		4 (2,8%)
	Mit Rerecapture	80 (42,1%)	104 (54,7%)		6 (3,2%)
2015	Ohne Rerecapture	54 (53,5%)	20 (19,8%)	23 (22,8%)	4 (4%)
	Mit Rerecapture	79 (55,2%)	23 (16,1%)	33 (23,1%)	8 (5,6%)
2016	Ohne Rerecapture	46 (38,3%)	54 (45%)	17 (14,2%)	3 (2,5%)
	Mit Rerecapture	61 (39,1%)	66 (42,3%)	26 (16,7%)	3 (1,9%)
EG, 2014	Ohne Rerecapture	27 (42,2%)	37 (57,8%)		
	Mit Rerecapture	38 (44,2%)	48 (55,(%)		
EG, 2015	Ohne Rerecapture	21 (70%)	4 (13,3%)	5 (16,7%)	
	Mit Rerecapture	27 (67,5%)	5 (12,5%)	8 (20%)	
EG, 2016	Ohne Rerecapture	25 (48,1%)	17 (32,7%)	10 (19,2%)	
	Mit Rerecapture	33 (47,8%)	20 (29%)	16 (23,2%)	
VA, 2014	Ohne Rerecapture	8 (24,2%)	21 (63,6%)		4 (12,1%)
	Mit Rerecapture	9 (21,4%)	27 (64,3%)		6 (14,3%)
VA, 2015	Ohne Rerecapture	8 (33,4%)	12 (50%)	3 (12,5%)	1 (4,2%)
	Mit Rerecapture	13 (41,9%)	13 (41,9)	4 (12,9%)	7 (9,7%)
VA, 2016	Ohne Rerecapture	7 (53,8%)	6 (46,2%)		
	Mit Rerecapture	8 (57,1%)	6 (42,9%)		
PS, 2014	Ohne Rerecapture	24 (53,3%)	21 (46,7%)		

	Mit Rerecapture	34 (54%)	29 (46%)		
PS, 2015	Ohne Rerecapture	25 (53,2%)	4 (8,5%)	15 (31,9%)	3 (6,4%)
	Mit Rerecapture	39 (54,2%)	5 (6,9%)	21 (29,2%)	7 (9,7%)
PS, 2016	Ohne Rerecapture	14 (25,5%)	31 (56,4%)	7 (12,7%)	3 (5,5%)
	Mit Rerecapture	20 (27,4%)	40 (54,8%)	10 (13,7%)	3 (4,1%)

Prozentwerte auf Gesamtanzahl Mäuse (=Zeile) bezogen, grau unterlegte Felder=keine Werte

Anhang D

Übersicht Signifikanz-Tests und Kreuztabellen zur Verteilung der Mausarten

Einmal gefangene Mäuse (ohne Rerecapture)

Alle Jahre, alle Mausarten (ohne Differenzierung in Habitats)**Jahr * Mausart Kreuztabelle**

		Mausart				Gesamt	
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	<i>Sm</i>	<i>Sa</i>		
Jahr	2014	Anzahl	58	80	0	4	142
		% innerhalb von Mausart	36,5%	52,3%	0,0%	36,4%	39,1%
	2015	Anzahl	55	19	23	4	101
		% innerhalb von Mausart	34,6%	12,4%	57,5%	36,4%	27,8%
	2016	Anzahl	46	54	17	3	120
		% innerhalb von Mausart	28,9%	35,3%	42,5%	27,3%	33,1%
Gesamt		Anzahl	159	153	40	11	363
		% innerhalb von Mausart	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	53,593 ^a	6	,000
Likelihood-Quotient	68,750	6	,000
Zusammenhang linear-mit-linear	2,854	1	,091
Anzahl der gültigen Fälle	363		

a. 3 Zellen (25,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 3,06.

Alle Mausarten in allen Habitaten alle Jahre

Standort * Mausart Kreuztabelle

		Mausart				Gesamt	
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	<i>Sm</i>	<i>Sa</i>		
Standort	EG	Anzahl	72	59	15	0	146
		% innerhalb von Mausart	45,3%	38,6%	37,5%	0,0%	40,2%
	VA	Anzahl	24	38	3	5	70
		% innerhalb von Mausart	15,1%	24,8%	7,5%	45,5%	19,3%
	PS	Anzahl	63	56	22	6	147
		% innerhalb von Mausart	39,6%	36,6%	55,0%	54,5%	40,5%
Gesamt		Anzahl	159	153	40	11	363
		% innerhalb von Mausart	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	19,514 ^a	6	,003
Likelihood-Quotient	23,359	6	,001
Zusammenhang linear-mit-linear	4,548	1	,033
Anzahl der gültigen Fälle	363		

a. 3 Zellen (25,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 2,12.

Alle Mausarten alle Habitate in 2014

Standort * Mausart Kreuztabelle

		Mausart			Gesamt	
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	<i>Sa</i>		
Standort	EG	Anzahl	26	38	0	64
		% innerhalb von Mausart	44,8%	47,5%	0,0%	45,1%
	VA	Anzahl	8	21	4	33
		% innerhalb von Mausart	13,8%	26,3%	100,0%	23,2%
	PS	Anzahl	24	21	0	45
		% innerhalb von Mausart	41,4%	26,3%	0,0%	31,7%
Gesamt		Anzahl	58	80	4	142
		% innerhalb von Mausart	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	18,322 ^a	4	,001
Likelihood-Quotient	17,048	4	,002
Zusammenhang linear-mit-linear	,517	1	,472
Anzahl der gültigen Fälle	142		

a. 3 Zellen (33,3%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist ,93.

Alle Mausarten in allen Habitaten in 2015

Standort * Mausart Kreuztabelle

		Mausart				Gesamt	
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	<i>Sm</i>	<i>Sa</i>		
Standort	EG	Anzahl	21	4	5	0	30
		% innerhalb von Mausart	38,2%	21,1%	21,7%	0,0%	29,7%
	VA	Anzahl	9	11	3	1	24
		% innerhalb von Mausart	16,4%	57,9%	13,0%	25,0%	23,8%
	PS	Anzahl	25	4	15	3	47
		% innerhalb von Mausart	45,5%	21,1%	65,2%	75,0%	46,5%
Gesamt		Anzahl	55	19	23	4	101
		% innerhalb von Mausart	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	20,273 ^a	6	,002
Likelihood-Quotient	19,521	6	,003
Zusammenhang linear-mit-linear	3,930	1	,047
Anzahl der gültigen Fälle	101		

a. 4 Zellen (33,3%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist ,95.

Alle Mausarten alle Habitate in 2016

Standort * Mausart Kreuztabelle

		Mausart				Gesamt	
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	<i>Sm</i>	<i>Sa</i>		
Standort	EG	Anzahl	25	17	10	0	52
		% innerhalb von Mausart	54,3%	31,5%	58,8%	0,0%	43,3%
	VA	Anzahl	7	6	0	0	13
		% innerhalb von Mausart	15,2%	11,1%	0,0%	0,0%	10,8%
	PS	Anzahl	14	31	7	3	55
		% innerhalb von Mausart	30,4%	57,4%	41,2%	100,0%	45,8%
Gesamt	Anzahl	46	54	17	3	120	
	% innerhalb von Mausart	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%	

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	14,225 ^a	6	,027
Likelihood-Quotient	17,311	6	,008
Zusammenhang linear-mit-linear	3,349	1	,067
Anzahl der gültigen Fälle	120		

a. 5 Zellen (41,7%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist ,33.

Unterschiede einzelner Jahre, Mausarten *M. glareolus* und *A. flavicollis*

EG und VA, 2014

Kreuztabelle Mausart*Standort

Anzahl		Standort		Gesamtsumme
		EG	VA	
Mausart	<i>Mg</i>	26	8	34
	<i>Af</i>	38	21	59
Gesamtsumme		64	29	93

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	1,463 ^a	1	,226		
Kontinuitätskorrektur ^b	,955	1	,329		
Likelihood-Quotient	1,500	1	,221		
Exakter Test nach Fisher				,254	,164
Zusammenhang linear- mit-linear	1,447	1	,229		
Anzahl der gültigen Fälle	93				

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 10,60.

b. Berechnung nur für eine 2x2-Tabelle

EG und PS, 2014

Kreuztabelle Mausart*Standort

Anzahl		Standort		Gesamtsumme
		EG	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	26	24	50
	<i>Af</i>	38	21	59
Gesamtsumme		64	45	109

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	1,719 ^a	1	,190		
Kontinuitätskorrektur ^b	1,245	1	,265		
Likelihood-Quotient	1,720	1	,190		
Exakter Test nach Fisher				,242	,132
Zusammenhang linear- mit-linear	1,703	1	,192		
Anzahl der gültigen Fälle	109				

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 20,64.

b. Berechnung nur für eine 2x2-Tabelle

VA und PS, 2014**Kreuztabelle Mausart*Standort**

Anzahl		Standort		Gesamtsumme
		VA	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	8	24	32
	<i>Af</i>	21	21	42
Gesamtsumme		29	45	74

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	4,763 ^a	1	,029		
Kontinuitätskorrektur ^b	3,772	1	,052		
Likelihood-Quotient	4,885	1	,027		
Exakter Test nach Fisher				,034	,025
Zusammenhang linear- mit-linear	4,699	1	,030		
Anzahl der gültigen Fälle	74				

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 12,54.

Unterschiede einzelner Jahre**EG und VA, 2015****Kreuztabelle Mausart*Standort**

Anzahl		Standort		Gesamtsumme
		EG	VA	
Mausart	<i>Mg</i>	21	9	30
	<i>Af</i>	4	11	15
Gesamtsumme		25	20	45

	Chi-Quadrat-Tests				
	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	7,605 ^a	1	,006		
Kontinuitätskorrektur ^b	5,951	1	,015		
Likelihood-Quotient	7,777	1	,005		
Exakter Test nach Fisher				,010	,007
Zusammenhang linear- mit-linear	7,436	1	,006		
Anzahl der gültigen Fälle	45				

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 6,67.

EG und PS, 2015

Anzahl		Kreuztabelle Mausart*Standort		
		Standort		Gesamtsumme
		EG	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	21	25	46
	<i>Af</i>	4	4	8
Gesamtsumme		25	29	54

	Chi-Quadrat-Tests				
	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	,052 ^a	1	,820		
Kontinuitätskorrektur ^b	,000	1	1,000		
Likelihood-Quotient	,052	1	,820		
Exakter Test nach Fisher				1,000	,559
Zusammenhang linear- mit-linear	,051	1	,822		
Anzahl der gültigen Fälle	54				

a. 2 Zellen (50,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 3,70.

VA und PS, 2015

Kreuztabelle Mausart*Standort

Anzahl		Standort		Gesamtsumme
		VA	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	9	25	34
	<i>Af</i>	11	4	15
Gesamtsumme		20	29	49

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	9,462 ^a	1	,002		
Kontinuitätskorrektur ^b	7,622	1	,006		
Likelihood-Quotient	9,570	1	,002		
Exakter Test nach Fisher				,004	,003
Zusammenhang linear- mit-linear	9,269	1	,002		
Anzahl der gültigen Fälle	49				

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 6,12.

Unterschiede einzelner Jahre, Mausarten *M. glareolus* und *A. flavicollis*

EG und VA, 2016

Kreuztabelle Mausart*Standort

Anzahl		Standort		Gesamtsumme
		EG	VA	
Mausart	<i>Mg</i>	25	7	32
	<i>Af</i>	17	6	23
Gesamtsumme		42	13	55

	Chi-Quadrat-Tests				
	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	,132 ^a	1	,717		
Kontinuitätskorrektur ^b	,002	1	,967		
Likelihood-Quotient	,131	1	,718		
Exakter Test nach Fisher				,756	,480
Zusammenhang linear- mit-linear	,129	1	,719		
Anzahl der gültigen Fälle	55				

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 5,44.

EG und PS, 2016

Anzahl		Kreuztabelle Mausart*Standort		
		Standort		Gesamtsumme
		EG	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	25	14	39
	<i>Af</i>	17	31	48
Gesamtsumme		42	45	87

	Chi-Quadrat-Tests				
	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	7,091 ^a	1	,008		
Kontinuitätskorrektur ^b	5,989	1	,014		
Likelihood-Quotient	7,185	1	,007		
Exakter Test nach Fisher				,010	,007
Zusammenhang linear- mit-linear	7,009	1	,008		
Anzahl der gültigen Fälle	87				

VA und PS, 2016

Kreuztabelle Mausart*Standort

Anzahl		Standort		Gesamtsumme
		VA	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	7	14	21
	<i>Af</i>	6	31	37
Gesamtsumme		13	45	58

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	2,257 ^a	1	,133		
Kontinuitätskorrektur ^b	1,380	1	,240		
Likelihood-Quotient	2,190	1	,139		
Exakter Test nach Fisher				,191	,121
Zusammenhang linear- mit-linear	2,218	1	,136		
Anzahl der gültigen Fälle	58				

a. 1 Zellen (25,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 4,71.

b. Berechnung nur für eine 2x2-Tabelle

Alle Standorte, Mausarten *M. glareolus* und *A. flavicollis*, alle drei Jahre

Kreuztabelle Mausart*Standort

Anzahl		Standort			Gesamtsumme
		EG	VA	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	72	24	63	159
	<i>Af</i>	59	38	56	153
Gesamtsumme		131	62	119	312

Chi-Quadrat-Tests			
	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	4,750 ^a	2	,093
Likelihood-Quotient	4,778	2	,092
Zusammenhang linear-mit-linear	,133	1	,715
Anzahl der gültigen Fälle	312		

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 30,40.

Alle Habitate, Vergleich 2014**Kreuztabelle Mausart*Standort**

Anzahl		Standort			Gesamtsumme
		EG	VA	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	26	8	24	58
	<i>Af</i>	38	21	21	80
Gesamtsumme		64	29	45	138

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	4,895 ^a	2	,087
Likelihood-Quotient	4,982	2	,083
Zusammenhang linear-mit-linear	1,372	1	,241
Anzahl der gültigen Fälle		138	

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 12,19.

Alle Habitate, Vergleich 2015**Kreuztabelle Mausart*Standort**

Anzahl		Standort			Gesamtsumme
		EG	VA	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	21	9	25	55
	<i>Af</i>	4	11	4	19
Gesamtsumme		25	20	29	74

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	12,384 ^a	2	,002
Likelihood-Quotient	11,528	2	,003
Zusammenhang linear-mit-linear	,101	1	,750
Anzahl der gültigen Fälle	74		

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 5,14.

Alle Habitate, Vergleich 2016**Kreuztabelle Mausart*Standort**

Anzahl		Standort			Gesamtsumme
		EG	VA	PS	
Mausart	<i>Mg</i>	25	7	14	46
	<i>Af</i>	17	6	31	54
Gesamtsumme		42	13	45	100

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	7,431 ^a	2	,024
Likelihood-Quotient	7,554	2	,023
Zusammenhang linear-mit-linear	7,028	1	,008
Anzahl der gültigen Fälle	100		

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 5,98.

Ein Habitat, Mausarten *M. glareolus* und *A. flavicollis*

EG, 2014-16

Kreuztabelle Mausart*Jahr

Anzahl		Jahr			Gesamtsumme
		2014	2015	2016	
Mausart	<i>Mg</i>	26	21	25	72
	<i>Af</i>	38	4	17	59
Gesamtsumme		64	25	42	131

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	14,183 ^a	2	,001
Likelihood-Quotient	15,178	2	,001
Zusammenhang linear-mit-linear	4,821	1	,028
Anzahl der gültigen Fälle		131	

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 11,26.

VA, 2014-2016

Kreuztabelle Mausart*Jahr

Anzahl		Jahr			Gesamtsumme
		2014	2015	2016	
Mausart	<i>Mg</i>	8	9	7	24
	<i>Af</i>	21	11	6	38
Gesamtsumme		29	20	13	62

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	3,101 ^a	2	,212
Likelihood-Quotient	3,129	2	,209
Zusammenhang linear-mit-linear	2,954	1	,086
Anzahl der gültigen Fälle	62		

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 5,03.

PS, 2014-2016**Kreuztabelle Mausart*Jahr**

Anzahl		Jahr			Gesamtsumme
		2014	2015	2016	
Mausart	<i>Mg</i>	24	25	14	63
	<i>Af</i>	21	4	31	56
Gesamtsumme		45	29	45	119

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	21,492 ^a	2	,000
Likelihood-Quotient	23,306	2	,000
Zusammenhang linear-mit-linear	4,422	1	,035
Anzahl der gültigen Fälle	119		

a. 0 Zellen (,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 13,65.

Ein Habitat, Vergleich zweier Jahre, Mausarten *M. glareolus* und *A. flavicollis*

Habitat EG, 2014/2015

Kreuztabelle Jahr*Mausart

Anzahl		Mausart		Gesamtsumme
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	
Jahr	2014	26	38	64
	2015	21	4	25
Gesamtsumme		47	42	89

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	13,572 ^a	1	,000		
Kontinuitätskorrektur ^b	11,887	1	,001		
Likelihood-Quotient	14,656	1	,000		
Exakter Test nach Fisher				,000	,000
Zusammenhang linear- mit-linear	13,419	1	,000		
Anzahl der gültigen Fälle	89				

a. 0 Zellen (0,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 11,80.

b. Berechnung nur für eine 2x2-Tabelle

EG, 2014/2016

Kreuztabelle Jahr*Mausart

Anzahl		Mausart		Gesamtsumme
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	
Jahr	2014	26	38	64
	2016	25	17	42
Gesamtsumme		51	55	106

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	3,628 ^a	1	,057		
Kontinuitätskorrektur ^b	2,910	1	,088		
Likelihood-Quotient	3,646	1	,056		
Exakter Test nach Fisher				,074	,044
Zusammenhang linear- mit-linear	3,594	1	,058		
Anzahl der gültigen Fälle	106				

EG, 2015/16

Kreuztabelle Jahr*Mausart

Anzahl		Mausart		Gesamtsumme
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	
Jahr	2015	21	4	25
	2016	25	17	42
Gesamtsumme		46	21	67

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)

Pearson-Chi-Quadrat	4,363 ^a	1	,037		
Kontinuitätskorrektur ^b	3,300	1	,069		
Likelihood-Quotient	4,649	1	,031		
Exakter Test nach Fisher				,056	,032
Zusammenhang linear- mit-linear	4,298	1	,038		
Anzahl der gültigen Fälle	67				

a. 0 Zellen (0,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 7,84.

b. Berechnung nur für eine 2x2-Tabelle

PS, 2014/15

Kreuztabelle Jahr*Mausart

Anzahl		Mausart		Gesamtsumme
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	
Jahr	2014	24	21	45
	2015	25	4	29
Gesamtsumme		49	25	74

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	8,519 ^a	1	,004		
Kontinuitätskorrektur ^b	7,113	1	,008		
Likelihood-Quotient	9,207	1	,002		
Exakter Test nach Fisher				,005	,003
Zusammenhang linear- mit-linear	8,404	1	,004		
Anzahl der gültigen Fälle	74				

a. 0 Zellen (0,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 9,80.

PS14/16

Kreuztabelle Jahr*Mausart

Anzahl		Mausart		Gesamtsumme
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	
Jahr	2014	24	21	45
	2016	14	31	45
Gesamtsumme		38	52	90

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	4,555 ^a	1	,033		
Kontinuitätskorrektur ^b	3,689	1	,055		
Likelihood-Quotient	4,598	1	,032		
Exakter Test nach Fisher				,054	,027
Zusammenhang linear- mit-linear	4,504	1	,034		
Anzahl der gültigen Fälle	90				

a. 0 Zellen (0,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 19,00.

b. Berechnung nur für eine 2x2-Tabelle

PS, 15/16

Kreuztabelle Jahr*Mausart

Anzahl		Mausart		Gesamtsumme
		<i>Mg</i>	<i>Af</i>	
Jahr	2015	25	4	29
	2016	14	31	45
Gesamtsumme		39	35	74

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymp. Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (zweiseitig)	Exakte Sig. (einseitig)
Pearson-Chi-Quadrat	21,476 ^a	1	,000		
Kontinuitätskorrektur ^b	19,322	1	,000		
Likelihood-Quotient	23,302	1	,000		
Exakter Test nach Fisher				,000	,000
Zusammenhang linear- mit-linear	21,185	1	,000		
Anzahl der gültigen Fälle	74				

a. 0 Zellen (0,0%) haben die erwartete Anzahl von weniger als 5. Die erwartete Mindestanzahl ist 13,72.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, alle drei Jahre

Jahr * Geschlecht Kreuztabelle

Jahr		Geschlecht		Gesamt
		männlich	weiblich	
2014	Anzahl	33	25	58
	% innerhalb von Geschlecht	40,7%	32,1%	36,5%
2015	Anzahl	26	29	55
	% innerhalb von Geschlecht	32,1%	37,2%	34,6%
2016	Anzahl	22	24	46
	% innerhalb von Geschlecht	27,2%	30,8%	28,9%
Gesamt	Anzahl	81	78	159
	% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,298 ^a	2	,523
Likelihood-Quotient	1,301	2	,522
Zusammenhang linear-mit-linear	,921	1	,337
Anzahl der gültigen Fälle	159		

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 22,57.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat EG, alle drei Jahre

Jahr * Geschlecht Kreuztabelle

Jahr		Anzahl	Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
2014	Anzahl		15	11	26
	% innerhalb von Geschlecht		41,7%	30,6%	36,1%
2015	Anzahl		8	13	21
	% innerhalb von Geschlecht		22,2%	36,1%	29,2%
2016	Anzahl		13	12	25
	% innerhalb von Geschlecht		36,1%	33,3%	34,7%
Gesamt	Anzahl		36	36	72
	% innerhalb von Geschlecht		100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,846 ^a	2	,397
Likelihood-Quotient	1,860	2	,395
Zusammenhang linear-mit-linear	,174	1	,677
Anzahl der gültigen Fälle	72		

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 10,50.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat EG, Vergleich 2014/15**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

	Jahr	Anzahl	Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
	2014	Anzahl	15	11	26
		% innerhalb von Geschlecht	65,2%	45,8%	55,3%
	2015	Anzahl	8	13	21
		% innerhalb von Geschlecht	34,8%	54,2%	44,7%
	Gesamt	Anzahl	23	24	47
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,785 ^a	1	,181		
Kontinuitätskorrektur ^b	1,087	1	,297		
Likelihood-Quotient	1,799	1	,180		
Exakter Test nach Fisher				,244	,149
Zusammenhang linear-mit-linear	1,747	1	,186		

Anzahl der gültigen Fälle 47

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 10,28.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat EG, Vergleich 2014/16

Jahr * Geschlecht Kreuztabelle

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	15	11	26
		% innerhalb von Geschlecht	53,6%	47,8%	51,0%
	2016	Anzahl	13	12	25
		% innerhalb von Geschlecht	46,4%	52,2%	49,0%
Gesamt		Anzahl	28	23	51
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,167 ^a	1	,683		
Kontinuitätskorrektur ^b	,016	1	,899		
Likelihood-Quotient	,167	1	,683		
Exakter Test nach Fisher				,781	,450
Zusammenhang linear-linear	,164	1	,686		

Anzahl der gültigen Fälle 51

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 11,27.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat EG, Vergleich 2015/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2015	Anzahl	8	13	21
		% innerhalb von Geschlecht	38,1%	52,0%	45,7%
	2016	Anzahl	13	12	25
		% innerhalb von Geschlecht	61,9%	48,0%	54,3%
Gesamt		Anzahl	21	25	46
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,889 ^a	1	,346		
Kontinuitätskorrektur ^b	,417	1	,518		
Likelihood-Quotient	,894	1	,344		
Exakter Test nach Fisher				,387	,260
Zusammenhang linear-linear	,870	1	,351		
Anzahl der gültigen Fälle	46				

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 9,59.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat VS, alle drei Jahre**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	6	2	8
		% innerhalb von Geschlecht	35,3%	28,6%	33,3%
	2015	Anzahl	8	1	9
		% innerhalb von Geschlecht	47,1%	14,3%	37,5%
	2016	Anzahl	3	4	7
		% innerhalb von Geschlecht	17,6%	57,1%	29,2%
Gesamt		Anzahl	17	7	24
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	4,139 ^a	2	,126
Likelihood-Quotient	4,138	2	,126
Zusammenhang linear-mit-linear	1,629	1	,202
Anzahl der gültigen Fälle	24		

a. 4 Zellen (66,7%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 2,04.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat VS, Vergleich 2014/15**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	6	2	8
		% innerhalb von Geschlecht	42,9%	66,7%	47,1%
	2015	Anzahl	8	1	9
		% innerhalb von Geschlecht	57,1%	33,3%	52,9%
Gesamt		Anzahl	14	3	17
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,562 ^a	1	,453		
Kontinuitätskorrektur ^b	,013	1	,910		
Likelihood-Quotient	,568	1	,451		
Exakter Test nach Fisher				,576	,453
Zusammenhang linear-mit-linear	,529	1	,467		
Anzahl der gültigen Fälle	17				

a. 2 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,41.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat VS, Vergleich 2014/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	6	2	8
		% innerhalb von Geschlecht	66,7%	33,3%	53,3%
	2016	Anzahl	3	4	7
		% innerhalb von Geschlecht	33,3%	66,7%	46,7%
Gesamt		Anzahl	9	6	15
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,607 ^a	1	,205		
Kontinuitätskorrektur ^b	,547	1	,460		
Likelihood-Quotient	1,632	1	,201		
Exakter Test nach Fisher				,315	,231
Zusammenhang linear-mit-linear	1,500	1	,221		
Anzahl der gültigen Fälle	15				

a. 4 Zellen (100,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 2,80.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat VS, Vergleich 2015/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2015	Anzahl	8	1	9
		% innerhalb von Geschlecht	72,7%	20,0%	56,3%
	2016	Anzahl	3	4	7
		% innerhalb von Geschlecht	27,3%	80,0%	43,8%
Gesamt		Anzahl	11	5	16
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	3,883 ^a	1	,049		
Kontinuitätskorrektur ^b	2,036	1	,154		
Likelihood-Quotient	4,035	1	,045		
Exakter Test nach Fisher				,106	,077
Zusammenhang linear-mit-linear	3,641	1	,056		
Anzahl der gültigen Fälle	16				

a. 3 Zellen (75,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 2,19.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat PS, alle drei Jahre**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	12	12	24
		% innerhalb von Geschlecht	42,9%	34,3%	38,1%
	2015	Anzahl	10	15	25
		% innerhalb von Geschlecht	35,7%	42,9%	39,7%
	2016	Anzahl	6	8	14
		% innerhalb von Geschlecht	21,4%	22,9%	22,2%
Gesamt		Anzahl	28	35	63
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,514 ^a	2	,773
Likelihood-Quotient	,514	2	,773
Zusammenhang linear-mit-linear	,265	1	,607
Anzahl der gültigen Fälle	63		

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 6,22.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat PS, Vergleich 2014/15**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	12	12	24
		% innerhalb von Geschlecht	54,5%	44,4%	49,0%
	2015	Anzahl	10	15	25
		% innerhalb von Geschlecht	45,5%	55,6%	51,0%

Gesamt	Anzahl	22	27	49
	% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,495 ^a	1	,482		
Kontinuitätskorrektur ^b	,173	1	,677		
Likelihood-Quotient	,496	1	,481		
Exakter Test nach Fisher				,571	,339
Zusammenhang linear-mit-linear	,485	1	,486		
Anzahl der gültigen Fälle	49				

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 10,78.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat PS, Vergleich 2014/16

Jahr * Geschlecht Kreuztabelle

Jahr		Anzahl	Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
2014	Anzahl		12	12	24
	% innerhalb von Geschlecht		66,7%	60,0%	63,2%
2016	Anzahl		6	8	14
	% innerhalb von Geschlecht		33,3%	40,0%	36,8%
Gesamt	Anzahl		18	20	38
	% innerhalb von Geschlecht		100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,181 ^a	1	,671		
Kontinuitätskorrektur ^b	,008	1	,929		
Likelihood-Quotient	,181	1	,670		
Exakter Test nach Fisher				,745	,465
Zusammenhang linear-mit-linear	,176	1	,675		
Anzahl der gültigen Fälle	38				

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 6,63.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat PS, Vergleich 2015/16

Jahr * Geschlecht Kreuztabelle

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2015	Anzahl	10	15	25
		% innerhalb von Geschlecht	62,5%	65,2%	64,1%
	2016	Anzahl	6	8	14
		% innerhalb von Geschlecht	37,5%	34,8%	35,9%
Gesamt		Anzahl	16	23	39
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,030 ^a	1	,862		
Kontinuitätskorrektur ^b	,000	1	1,000		
Likelihood-Quotient	,030	1	,862		
Exakter Test nach Fisher				1,000	,563
Zusammenhang linear-mit-linear	,030	1	,864		
Anzahl der gültigen Fälle	39				

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 5,74.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, alle drei Jahre

Jahr * Geschlecht Kreuztabelle

Jahr		Anzahl	Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
2014	Anzahl		43	37	80
	% innerhalb von Geschlecht		51,2%	53,6%	52,3%
2015	Anzahl		12	7	19
	% innerhalb von Geschlecht		14,3%	10,1%	12,4%
2016	Anzahl		29	25	54
	% innerhalb von Geschlecht		34,5%	36,2%	35,3%
Gesamt	Anzahl		84	69	153
	% innerhalb von Geschlecht		100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,597 ^a	2	,742
Likelihood-Quotient	,605	2	,739
Zusammenhang linear-mit-linear	,002	1	,961
Anzahl der gültigen Fälle	153		

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 8,57.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat EG, alle drei Jahre**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

Jahr		Anzahl	Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
2014	Anzahl		18	20	38
	% innerhalb von Geschlecht		60,0%	69,0%	64,4%
2015	Anzahl		2	2	4
	% innerhalb von Geschlecht		6,7%	6,9%	6,8%
2016	Anzahl		10	7	17
	% innerhalb von Geschlecht		33,3%	24,1%	28,8%
Gesamt	Anzahl		30	29	59
	% innerhalb von Geschlecht		100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,618 ^a	2	,734
Likelihood-Quotient	,621	2	,733
Zusammenhang linear-mit-linear	,594	1	,441
Anzahl der gültigen Fälle	59		

a. 2 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,97.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat EG, Vergleich 2014/15**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	18	20	38
		% innerhalb von Geschlecht	90,0%	90,9%	90,5%
	2015	Anzahl	2	2	4
		% innerhalb von Geschlecht	10,0%	9,1%	9,5%
Gesamt		Anzahl	20	22	42
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,010 ^a	1	,920		
Kontinuitätskorrektur ^b	,000	1	1,000		
Likelihood-Quotient	,010	1	,920		
Exakter Test nach Fisher				1,000	,659
Zusammenhang linear-mit-linear	,010	1	,921		
Anzahl der gültigen Fälle	42				

a. 2 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,90.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat EG, Vergleich 2014/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	18	20	38
		% innerhalb von Geschlecht	64,3%	74,1%	69,1%
	2016	Anzahl	10	7	17
		% innerhalb von Geschlecht	35,7%	25,9%	30,9%
Gesamt		Anzahl	28	27	55
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,617 ^a	1	,432		
Kontinuitätskorrektur ^b	,244	1	,622		
Likelihood-Quotient	,619	1	,431		
Exakter Test nach Fisher				,562	,311
Zusammenhang linear mit-linear	,605	1	,436		
Anzahl der gültigen Fälle	55				

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 8,35.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat EG, Vergleich 2015/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2015	Anzahl	2	2	4
		% innerhalb von Geschlecht	16,7%	22,2%	19,0%
	2016	Anzahl	10	7	17
		% innerhalb von Geschlecht	83,3%	77,8%	81,0%
Gesamt		Anzahl	12	9	21
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,103 ^a	1	,748		
Kontinuitätskorrektur ^b	,000	1	1,000		
Likelihood-Quotient	,102	1	,749		
Exakter Test nach Fisher				1,000	,586
Zusammenhang linear-mit-linear	,098	1	,754		
Anzahl der gültigen Fälle	21				

a. 2 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,71.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat VA, alle drei Jahre**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	12	9	21
		% innerhalb von Geschlecht	48,0%	69,2%	55,3%
	2015	Anzahl	9	2	11
		% innerhalb von Geschlecht	36,0%	15,4%	28,9%
	2016	Anzahl	4	2	6
		% innerhalb von Geschlecht	16,0%	15,4%	15,8%
Gesamt		Anzahl	25	13	38
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,955 ^a	2	,376
Likelihood-Quotient	2,073	2	,355
Zusammenhang linear-mit-linear	,716	1	,397
Anzahl der gültigen Fälle	38		

a. 3 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 2,05.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat VA, Vergleich 2014/15**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	12	9	21
		% innerhalb von Geschlecht	57,1%	81,8%	65,6%
	2015	Anzahl	9	2	11
		% innerhalb von Geschlecht	42,9%	18,2%	34,4%
Gesamt		Anzahl	21	11	32
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,948 ^a	1	,163		
Kontinuitätskorrektur ^b	1,008	1	,315		
Likelihood-Quotient	2,070	1	,150		
Exakter Test nach Fisher				,248	,158
Zusammenhang linear-mit-linear	1,888	1	,169		
Anzahl der gültigen Fälle	32				

a. 1 Zellen (25,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 3,78.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat VA, Vergleich 2014/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	12	9	21
		% innerhalb von Geschlecht	75,0%	81,8%	77,8%
	2016	Anzahl	4	2	6
		% innerhalb von Geschlecht	25,0%	18,2%	22,2%
Gesamt		Anzahl	16	11	27
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,175 ^a	1	,675		
Kontinuitätskorrektur ^b	,000	1	1,000		
Likelihood-Quotient	,178	1	,673		
Exakter Test nach Fisher				1,000	,528
Zusammenhang linear mit-linear	,169	1	,681		
Anzahl der gültigen Fälle	27				

a. 2 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 2,44.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat VA, Vergleich 2015/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2015	Anzahl	9	2	11
		% innerhalb von Geschlecht	69,2%	50,0%	64,7%
	2016	Anzahl	4	2	6
		% innerhalb von Geschlecht	30,8%	50,0%	35,3%
Gesamt		Anzahl	13	4	17
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,495 ^a	1	,482		
Kontinuitätskorrektur ^b	,011	1	,916		
Likelihood-Quotient	,481	1	,488		
Exakter Test nach Fisher				,584	,445
Zusammenhang linear-linear	,466	1	,495		
Anzahl der gültigen Fälle	17				

a. 3 Zellen (75,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,41.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat PS, alle drei Jahre**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	Weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	13	8	21
		% innerhalb von Geschlecht	44,8%	29,6%	37,5%
	2015	Anzahl	1	3	4
		% innerhalb von Geschlecht	3,4%	11,1%	7,1%
	2016	Anzahl	15	16	31
		% innerhalb von Geschlecht	51,7%	59,3%	55,4%
Gesamt		Anzahl	29	27	56
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	2,154 ^a	2	,341
Likelihood-Quotient	2,209	2	,331
Zusammenhang linear-mit-linear	,791	1	,374
Anzahl der gültigen Fälle	56		

a. 2 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,93.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat PS, Vergleich 2014/15**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	13	8	21
		% innerhalb von Geschlecht	92,9%	72,7%	84,0%
	2015	Anzahl	1	3	4
		% innerhalb von Geschlecht	7,1%	27,3%	16,0%
Gesamt		Anzahl	14	11	25
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,857 ^a	1	,173		
Kontinuitätskorrektur ^b	,661	1	,416		
Likelihood-Quotient	1,888	1	,169		
Exakter Test nach Fisher				,288	,209
Zusammenhang linear-linear	1,783	1	,182		
Anzahl der gültigen Fälle	25				

a. 2 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,76.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat PS, Vergleich 2014/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2014	Anzahl	13	8	21
		% innerhalb von Geschlecht	46,4%	33,3%	40,4%
	2016	Anzahl	15	16	31
		% innerhalb von Geschlecht	53,6%	66,7%	59,6%
Gesamt		Anzahl	28	24	52
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,920 ^a	1	,337		
Kontinuitätskorrektur ^b	,457	1	,499		
Likelihood-Quotient	,926	1	,336		
Exakter Test nach Fisher				,403	,250
Zusammenhang linear-mit-linear	,903	1	,342		
Anzahl der gültigen Fälle	52				

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 9,69.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Geschlecht, Habitat PS, Vergleich 2015/16**Jahr * Geschlecht Kreuztabelle**

			Geschlecht		Gesamt
			männlich	weiblich	
Jahr	2015	Anzahl	1	3	4
		% innerhalb von Geschlecht	6,3%	15,8%	11,4%
	2016	Anzahl	15	16	31
		% innerhalb von Geschlecht	93,8%	84,2%	88,6%
Gesamt		Anzahl	16	19	35
		% innerhalb von Geschlecht	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)	Exakte Signifikanz (2-seitig)	Exakte Signifikanz (1-seitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,781 ^a	1	,377		
Kontinuitätskorrektur ^b	,123	1	,726		
Likelihood-Quotient	,821	1	,365		
Exakter Test nach Fisher				,608	,370
Zusammenhang linear-linear	,759	1	,384		
Anzahl der gültigen Fälle	35				

a. 2 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,83.

b. Wird nur für eine 2x2-Tabelle berechnet

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat EG, alle drei Jahre**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	4 _a	11 _a	11 _a	26
		% innerhalb von Alter	33,3%	50,0%	28,9%	36,1%
	2015	Anzahl	5 _a	2 _b	14 _a	21
		% innerhalb von Alter	41,7%	9,1%	36,8%	29,2%
	2016	Anzahl	3 _a	9 _a	13 _a	25
		% innerhalb von Alter	25,0%	40,9%	34,2%	34,7%
Gesamt		Anzahl	12	22	38	72
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	6,763 ^a	4	,149
Likelihood-Quotient	7,694	4	,103
Zusammenhang linear-mit-linear	,387	1	,534
Anzahl der gültigen Fälle	72		

a. 3 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 3,50.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat EG, Vergleich 2014/15**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	4 _a	11 _b	11 _a	26
		% innerhalb von Alter	44,4%	84,6%	44,0%	55,3%
	2015	Anzahl	5 _a	2 _b	14 _a	21
		% innerhalb von Alter	55,6%	15,4%	56,0%	44,7%
Gesamt		Anzahl	9	13	25	47
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	6,241 ^a	2	,044
Likelihood-Quotient	6,799	2	,033
Zusammenhang linear-mit-linear	,475	1	,491
Anzahl der gültigen Fälle	47		

a. 2 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 4,02.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat EG, Vergleich 2014/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	4 _a	11 _a	11 _a	26
		% innerhalb von Alter	57,1%	55,0%	45,8%	51,0%
	2016	Anzahl	3 _a	9 _a	13 _a	25
		% innerhalb von Alter	42,9%	45,0%	54,2%	49,0%
Gesamt		Anzahl	7	20	24	51
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,490 ^a	2	,783
Likelihood-Quotient	,491	2	,782
Zusammenhang linear-mit-linear	,430	1	,512
Anzahl der gültigen Fälle	51		

a. 2 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 3,43.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat EG, Vergleich 2015/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2015	Anzahl	5 _a	2 _b	14 _{a, b}	21
		% innerhalb von Alter	62,5%	18,2%	51,9%	45,7%
	2016	Anzahl	3 _a	9 _b	13 _{a, b}	25
		% innerhalb von Alter	37,5%	81,8%	48,1%	54,3%
Gesamt		Anzahl	8	11	27	46
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	4,679 ^a	2	,096
Likelihood-Quotient	5,012	2	,082
Zusammenhang linear-mit-linear	,015	1	,901
Anzahl der gültigen Fälle	46		

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat VA, alle drei Jahre**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	2 _a	2 _a	4 _a	8
		% innerhalb von Alter	50,0%	28,6%	30,8%	33,3%
	2015	Anzahl	1 _a	3 _a	5 _a	9
		% innerhalb von Alter	25,0%	42,9%	38,5%	37,5%
	2016	Anzahl	1 _a	2 _a	4 _a	7
		% innerhalb von Alter	25,0%	28,6%	30,8%	29,2%
Gesamt		Anzahl	4	7	13	24

% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%
-----------------------	--------	--------	--------	--------

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,666 ^a	4	,955
Likelihood-Quotient	,645	4	,958
Zusammenhang linear-mit-linear	,213	1	,644
Anzahl der gültigen Fälle	24		

a. 9 Zellen (100,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,17.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat VA, Vergleich 2014/15

Jahr * Alter Kreuztabelle

		Alter			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2014	Anzahl	2 _a	2 _a	4 _a	8
		% innerhalb von Alter	66,7%	40,0%	44,4%	47,1%
	2015	Anzahl	1 _a	3 _a	5 _a	9
		% innerhalb von Alter	33,3%	60,0%	55,6%	52,9%
Gesamt		Anzahl	3	5	9	17
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,588 ^a	2	,745
Likelihood-Quotient	,594	2	,743
Zusammenhang linear-mit-linear	,259	1	,611
Anzahl der gültigen Fälle	17		

a. 6 Zellen (100,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,41.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat VA, Vergleich 2014/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

		Alter			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2014	Anzahl	2 _a	2 _a	4 _a	8
		% innerhalb von Alter	66,7%	50,0%	50,0%	53,3%
	2016	Anzahl	1 _a	2 _a	4 _a	7
		% innerhalb von Alter	33,3%	50,0%	50,0%	46,7%
Gesamt		Anzahl	3	4	8	15
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,268 ^a	2	,875
Likelihood-Quotient	,273	2	,872
Zusammenhang linear-mit-linear	,179	1	,673
Anzahl der gültigen Fälle	15		

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat VA, Vergleich 2015/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2015	Anzahl	1 _a	3 _a	5 _a	9
		% innerhalb von Alter	50,0%	60,0%	55,6%	56,3%
	2016	Anzahl	1 _a	2 _a	4 _a	7
		% innerhalb von Alter	50,0%	40,0%	44,4%	43,8%
Gesamt		Anzahl	2	5	9	16
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,062 ^a	2	,969
Likelihood-Quotient	,062	2	,969
Zusammenhang linear-mit-linear	,002	1	,965
Anzahl der gültigen Fälle	16		

a. 5 Zellen (83,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist ,88.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat PS, alle drei Jahre**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	6 _a	3 _a	15 _a	24
		% innerhalb von Alter	42,9%	23,1%	41,7%	38,1%
	2015	Anzahl	7 _a	5 _a	13 _a	25
		% innerhalb von Alter	50,0%	38,5%	36,1%	39,7%
	2016	Anzahl	1 _a	5 _a	8 _a	14
		% innerhalb von Alter	7,1%	38,5%	22,2%	22,2%
Gesamt		Anzahl	14	13	36	63
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	4,445 ^a	4	,349
Likelihood-Quotient	4,781	4	,311
Zusammenhang linear-mit-linear	,090	1	,765
Anzahl der gültigen Fälle	63		

a. 3 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 2,89.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat PS, Vergleich 2014/15**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	6 _a	3 _a	15 _a	24
		% innerhalb von Alter	46,2%	37,5%	53,6%	49,0%
	2015	Anzahl	7 _a	5 _a	13 _a	25
		% innerhalb von Alter	53,8%	62,5%	46,4%	51,0%
Gesamt		Anzahl	13	8	28	49
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	,700 ^a	2	,705
Likelihood-Quotient	,705	2	,703
Zusammenhang linear-mit-linear	,294	1	,588
Anzahl der gültigen Fälle	49		

a. 2 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 3,92.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat PS, Vergleich 2014/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	6 _a	3 _a	15 _a	24
		% innerhalb von Alter	85,7%	37,5%	65,2%	63,2%
	2016	Anzahl	1 _a	5 _a	8 _a	14
		% innerhalb von Alter	14,3%	62,5%	34,8%	36,8%
Gesamt		Anzahl	7	8	23	38
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	3,836 ^a	2	,147
Likelihood-Quotient	3,970	2	,137
Zusammenhang linear-mit-linear	,220	1	,639
Anzahl der gültigen Fälle	38		

a. 3 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 2,58.

Mausart *M. glareolus*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat PS, Vergleich 2015/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2015	Anzahl	7 _a	5 _a	13 _a	25
		% innerhalb von Alter	87,5%	50,0%	61,9%	64,1%
	2016	Anzahl	1 _a	5 _a	8 _a	14
		% innerhalb von Alter	12,5%	50,0%	38,1%	35,9%
Gesamt		Anzahl	8	10	21	39
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	2,812 ^a	2	,245
Likelihood-Quotient	3,119	2	,210
Zusammenhang linear-mit-linear	,935	1	,334
Anzahl der gültigen Fälle	39		

a. 2 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 2,87.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat EG, alle drei Jahre**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	16	15	7	38
		% innerhalb von Alter	80,0%	60,0%	50,0%	64,4%
	2015	Anzahl	1	3	0	4
		% innerhalb von Alter	5,0%	12,0%	0,0%	6,8%
	2016	Anzahl	3	7	7	17

	% innerhalb von Alter	15,0%	28,0%	50,0%	28,8%
Gesamt	Anzahl	20	25	14	59
	% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	6,840 ^a	4	,145
Likelihood-Quotient	7,482	4	,112
Zusammenhang linear-mit-linear	4,314	1	,038
Anzahl der gültigen Fälle	59		

a. 4 Zellen (44,4%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist ,95.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat EG, Vergleich 2014/15

Jahr * Alter Kreuztabelle

		Alter			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2014	Anzahl	16 _a	15 _a	7 _a	38
		% innerhalb von Alter	94,1%	83,3%	100,0%	90,5%
	2015	Anzahl	1 _a	3 _a	0 _a	4
		% innerhalb von Alter	5,9%	16,7%	0,0%	9,5%
Gesamt		Anzahl	17	18	7	42
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	2,064 ^a	2	,356
Likelihood-Quotient	2,591	2	,274
Zusammenhang linear-mit-linear	,001	1	,973
Anzahl der gültigen Fälle	42		

a. 3 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist ,67.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat EG, Vergleich 2014/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

	Jahr		Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
2014	Anzahl		16	15	7	38
		% innerhalb von Alter	84,2%	68,2%	50,0%	69,1%
2016	Anzahl		3	7	7	17
		% innerhalb von Alter	15,8%	31,8%	50,0%	30,9%
Gesamt	Anzahl		19	22	14	55
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	4,432 ^a	2	,109
Likelihood-Quotient	4,517	2	,105
Zusammenhang linear-mit-linear	4,344	1	,037
Anzahl der gültigen Fälle	55		

a. 1 Zellen (16,7%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 4,33.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat EG, Vergleich 2015/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

		Alter			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2015	Anzahl	1 _a	3 _a	0 _a	4
		% innerhalb von Alter	25,0%	30,0%	0,0%	19,0%
	2016	Anzahl	3 _a	7 _a	7 _a	17
		% innerhalb von Alter	75,0%	70,0%	100,0%	81,0%
Gesamt		Anzahl	4	10	7	21
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	2,517 ^a	2	,284
Likelihood-Quotient	3,734	2	,155
Zusammenhang linear-mit-linear	1,443	1	,230
Anzahl der gültigen Fälle	21		

a. 4 Zellen (66,7%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist ,76.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat VA, alle drei Jahre**Jahr * Alter Kreuztabelle**

		Alter			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2014	Anzahl	6 _a	5 _a	10 _a	21
		% innerhalb von Alter	46,2%	50,0%	66,7%	55,3%
	2015	Anzahl	3 _a	5 _a	3 _a	11
		% innerhalb von Alter	23,1%	50,0%	20,0%	28,9%
	2016	Anzahl	4 _a	0 _a	2 _a	6

	% innerhalb von Alter	30,8%	0,0%	13,3%	15,8%
Gesamt	Anzahl	13	10	15	38
	% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	6,183 ^a	4	,186
Likelihood-Quotient	7,138	4	,129
Zusammenhang linear-mit-linear	1,708	1	,191
Anzahl der gültigen Fälle	38		

a. 6 Zellen (66,7%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,58.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat VA, Vergleich 2014/15

Jahr * Alter Kreuztabelle

		Alter			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2014	Anzahl	6 _a	5 _a	10 _a	21
		% innerhalb von Alter	66,7%	50,0%	76,9%	65,6%
	2015	Anzahl	3 _a	5 _a	3 _a	11
		% innerhalb von Alter	33,3%	50,0%	23,1%	34,4%
Gesamt		Anzahl	9	10	13	32
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,822 ^a	2	,402
Likelihood-Quotient	1,818	2	,403
Zusammenhang linear-mit-linear	,378	1	,539
Anzahl der gültigen Fälle	32		

a. 3 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 3,09.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat VA, Vergleich 2014/16

Jahr * Alter Kreuztabelle

		Alter			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2014	Anzahl	6 _a	5 _a	10 _a	21
		% innerhalb von Alter	60,0%	100,0%	83,3%	77,8%
	2016	Anzahl	4 _a	0 _a	2 _a	6
		% innerhalb von Alter	40,0%	0,0%	16,7%	22,2%
Gesamt		Anzahl	10	5	12	27
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	3,471 ^a	2	,176
Likelihood-Quotient	4,330	2	,115
Zusammenhang linear-mit-linear	1,523	1	,217
Anzahl der gültigen Fälle	27		

a. 4 Zellen (66,7%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,11.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat VA, Vergleich 2015/16**Jahr * Alter Kreuztabelle**

	Jahr		Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
2015	Anzahl		3 _a	5 _b	3 _{a, b}	11
		% innerhalb von Alter	42,9%	100,0%	60,0%	64,7%
2016	Anzahl		4 _a	0 _b	2 _{a, b}	6
		% innerhalb von Alter	57,1%	0,0%	40,0%	35,3%
Gesamt	Anzahl		7	5	5	17
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	4,239 ^a	2	,120
Likelihood-Quotient	5,784	2	,055
Zusammenhang linear-mit-linear	,587	1	,444
Anzahl der gültigen Fälle	17		

a. 6 Zellen (100,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,76.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat PS, alle drei Jahre**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	Adult	
Jahr	2014	Anzahl	8 _a	11 _a	2 _b	21
		% innerhalb von Alter	57,1%	50,0%	10,0%	37,5%
	2015	Anzahl	0 _a	1 _a	3 _a	4
		% innerhalb von Alter	0,0%	4,5%	15,0%	7,1%
	2016	Anzahl	6 _a	10 _a	15 _a	31
		% innerhalb von Alter	42,9%	45,5%	75,0%	55,4%
Gesamt		Anzahl	14	22	20	56
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	11,506 ^a	4	,021
Likelihood-Quotient	13,426	4	,009
Zusammenhang linear-mit-linear	6,370	1	,012
Anzahl der gültigen Fälle	56		

a. 3 Zellen (33,3%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 1,00.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat PS, Vergleich 2014/15**Jahr * Alter Kreuztabelle**

			Alter			Gesamt
			juvenil	subadult	adult	
Jahr	2014	Anzahl	8 _a	11 _a	2 _b	21
		% innerhalb von Alter	100,0%	91,7%	40,0%	84,0%
	2015	Anzahl	0 _a	1 _a	3 _b	4
		% innerhalb von Alter	0,0%	8,3%	60,0%	16,0%
Gesamt		Anzahl	8	12	5	25
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	9,251 ^a	2	,010
Likelihood-Quotient	8,369	2	,015
Zusammenhang linear-mit-linear	6,844	1	,009
Anzahl der gültigen Fälle	25		

a. 4 Zellen (66,7%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist ,80.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat PS, Vergleich 2014/16

		Jahr * Alter Kreuztabelle			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2014	Anzahl	8 _a	11 _a	2 _b	21
		% innerhalb von Alter	57,1%	52,4%	11,8%	40,4%
	2016	Anzahl	6 _a	10 _a	15 _b	31
		% innerhalb von Alter	42,9%	47,6%	88,2%	59,6%
Gesamt		Anzahl	14	21	17	52
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	8,672 ^a	2	,013
Likelihood-Quotient	9,651	2	,008
Zusammenhang linear-mit-linear	6,873	1	,009
Anzahl der gültigen Fälle	52		

a. 0 Zellen (0,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist 5,65.

Mausart *A. flavicollis*, Signifikanz bezüglich Altersstadien, Habitat PS, Vergleich 2015/16

		Jahr * Alter Kreuztabelle			Gesamt	
		juvenil	subadult	adult		
Jahr	2015	Anzahl	0 _a	1 _a	3 _a	4
		% innerhalb von Alter	0,0%	9,1%	16,7%	11,4%
	2016	Anzahl	6 _a	10 _a	15 _a	31
		% innerhalb von Alter	100,0%	90,9%	83,3%	88,6%
Gesamt		Anzahl	6	11	18	35
		% innerhalb von Alter	100,0%	100,0%	100,0%	100,0%

Jeder tiefgestellte Buchstabe gibt eine Teilmenge von Alter Kategorien an, deren Spaltenanteile sich auf dem ,05-Niveau nicht signifikant voneinander unterscheiden.

Chi-Quadrat-Tests

	Wert	df	Asymptotische Signifikanz (zweiseitig)
Chi-Quadrat nach Pearson	1,321 ^a	2	,516
Likelihood-Quotient	1,955	2	,376
Zusammenhang linear-mit-linear	1,280	1	,258
Anzahl der gültigen Fälle	35		

a. 3 Zellen (50,0%) haben eine erwartete Häufigkeit kleiner 5. Die minimale erwartete Häufigkeit ist ,69.

Anhang E

Überblick über JS-Modelle zur Populationsanalyse (gewählte Modelle farbig hervorgerufen)

A. *Myodes glareolus*

	Modell	AIC-Wert	K	N ±SE [95%CI]
Dreijähriger Zeit- raum				
	$\Phi()$, p(t),pent()	361,76	24	208,52±85,05 [93,8;463,8]
	$\Phi(t)$, p(t),pent()	-646,71	43	9,23e+16±9,20e+2 1 [0;Inf]
	$\Phi()$, p(),pent()	357,48	4	171,85±44,99 [102,8;287,0]
	$\Phi(t)$, p(),pent()	374,92	23	169,51±57,73 [86,9;330,4]
	$\Phi()$, p(t),pent(t)	-1030,71	43	9,97e+15±3,92e+2 0 [0;Inf]
	$\Phi(t)$, p(t),pent(t)	-3680,71	62	2,53e+17±1,81e+2 1 [0;Inf]
	$\Phi()$, p(),pent(t)	353,83	23	279,47±0 [279,47;279,4]
	$\Phi(t)$, p(),pent(t)	270,95	42	1733,54±413,12 [1086,6;2765,]
2014				
	$\Phi()$, p(t), pent ()	123,93	10	210,47±134,91 [59,9;739,3]
	$\Phi(t)$, p(t),pent()	136,61	15	26,81±15,73 [8,5;84,6]
	$\Phi()$, p(),pent()	124,66	4	34,66±18,37 [12,3;97,9]
	$\Phi(t)$, p(),pent()	126,20	9	35,35±16,92 [13,8;90,4]
	$\Phi()$, p(t),pent(t)	129,75	15	118,44±276,3 [1,2;11472,6]
	$\Phi(t)$, p(t),pent(t)	134,45	20	20,70±17,86

	Modell	AIC-Wert	K	N \pm SE [95%CI]
				[3,8;112,3]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), \text{pent}(t)$	125,89	9	35,24 \pm 18,87 [12,3;100,7]
	$\Phi(t), p(\cdot), \text{pent}(t)$	129,47	14	35,84 \pm 19,90 [12,1;106,4]
2015				
	$\Phi(\cdot), p(t), \text{pent}(\cdot)$	125,55	10	34,00 \pm 20,30 [10,5;109,6]
	$\Phi(t), p(t), \text{pent}(\cdot)$	129,37	15	18,01 \pm 6939,62 [0;Inf]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), \text{pent}(\cdot)$	135,53	4	11,75 \pm 8,96 [2,6;52,4]
	$\Phi(t), p(\cdot), \text{pent}(\cdot)$	138,18	9	13,7 \pm 9,03 [3,8;49,8]
	$\Phi(\cdot), p(t), \text{pent}(t)$	125,50	15	4,50 \pm 7,93 [0,1;143,0]
	$\Phi(t), p(t), \text{pent}(t)$	131,03	20	3,70 \pm 6,07 [0,2;92,1]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), \text{pent}(t)$	120,47	9	7,05 \pm 6,05 [1,3;37,9]
	$\Phi(t), p(\cdot), \text{pent}(t)$	125,37	14	7,78 \pm 6,67 [1,5;41,7]

	Modell	AIC-Wert	K	N ±SE [95%CI]
Standort EG, 2014-16				
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), \text{pent}(\cdot)$	232,00	24	43,01±20,28 [17,1;108,4]
	$\Phi(t), p(t), \text{pent}(\cdot)$	248,31	43	60,62±124,19 [1,1;3361,9]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), \text{pent}(\cdot)$	209,09	4	41,43±16,84 [18,6;91,9]
	$\Phi(t), p(\cdot), \text{pent}(\cdot)$	230,39	23	30,06±45,81 [1,5;595,9]
	$\Phi(\cdot), p(t), \text{pent}(t)$	-8041,34	43	4,85e+17±1,23e+2 2 [0;Inf]
	$\Phi(t), p(t), \text{pent}(t)$	-118,09	62	2,71e+13±1,49e+1 8 [0;Inf]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), \text{pent}(t)$	224,21	23	93,73±36,16 [44,0;199,6]
	$\Phi(t), p(\cdot), \text{pent}(t)$	242,90	42	158,10±2517,83 [4,4e-12;5,9e+15]
Standort VA, 2014-16				
	$\Phi(\cdot), p(t), \text{pent}(\cdot)$	58,51	24	1,86e+24±1,86e+2 9 [0;Inf]
	$\Phi(t), p(t), \text{pent}(\cdot)$	129,37	43	3,66±254,18 [2,5e-59 ;5,3e+59]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), \text{pent}(\cdot)$	89,69	4	39,85±26,55 [10,7;147,1]
	$\Phi(t), p(\cdot), \text{pent}(\cdot)$	113,22	23	5,56±6,38 [0,6;52,4]
	$\Phi(\cdot), p(t), \text{pent}(t)$	140,08	43	48,28±31864,6 [0;Inf]
	$\Phi(t), p(t), \text{pent}(t)$	158,14	62	1,19e-12±1,19e-07 [0;Inf]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), \text{pent}(t)$	115,13	23	8,98±10,76 [0,86;94,1]
	$\Phi(t), p(\cdot), \text{pent}(t)$	129,69	42	2,45±3,44 [0,2;38,3]

	Modell	AIC-Wert	K	N ±SE [95%CI]
Standort PS, 2014-16				
	$\Phi(\cdot), p(t), pent(\cdot)$	121,88	24	52198814686±2,2 35076e+14 [0;Inf]
	$\Phi(t), p(t), pent(\cdot)$	-240,76	43	3,29e+14±4,61e+1 8 [0;Inf]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), pent(\cdot)$	172,54	4	112,08 ± 51,04 [45,9 ; 273,6]
	$\Phi(t), p(\cdot), pent(\cdot)$	186,13	23	78,65±842,22 [6,0e-08;10242458 8685]
	$\Phi(\cdot), p(t), pent(t)$	-168,76	43	1,28e+15±7,80e+1 9 [0;Inf]
	$\Phi(t), p(t), pent(t)$	220,18	62	14,70±183,35 [3,579212e-10;604 14093914]
	$\Phi(\cdot), p(\cdot), pent(t)$	168,98	23	27,15±20,59 [6,1;120,1]
	$\Phi(t), p(\cdot), pent(t)$	187,07	42	19,57±13,94 [4,8;79,0]

B. Apodemus flavicollis

	Modell	AIC-Wert	K	N \pm SE [95%CI]
Dreijähriger Zeitraum				
	$\Phi()$, p(t),pent()	306,12	24	144,58 \pm 28,51 [98,2;212,8]
	$\Phi(t)$, p(t),pent()	311,52	43	178,52 \pm 55,71 [96,9;329,1]
	$\Phi()$, p(),pent()	352,93	4	84,77 \pm 28,82 [43,54;165,1]
	$\Phi(t)$, p(), pent()	352,85	23	89,15 \pm 26,72 [49,5;160,4]
	$\Phi()$, p(t),pent(t)	-1030,71	43	9,97e+15 \pm 3,92e+20 [0;Inf]
	$\Phi(t)$, p(t),pent(t)	-3680,71	62	2,53e+17 \pm 1,81e+21 [0;Inf]
	$\Phi()$, p(),pent(t)	353,83	23	279,47 \pm 0 [279,5;279,5]
	$\Phi(t)$, p(),pent(t)	270,95	42	1733,54 \pm 413,12 [1086,6;2765,]
2014				
	$\Phi()$, p(t), pent()	158,80	10	20,11 \pm 7,24 [9,9;40,7]
	$\Phi(t)$, p(t),pent()	162,12	15	8,44 \pm 4,29 [3,1;22,8]
	$\Phi()$, p(),pent()	174,06	4	6,89 \pm 5,68 [1,4;34,7]
	$\Phi(t)$, p(),pent()	172,67	9	10,38 \pm 7,39 [2,6;41,9]
	$\Phi()$, p(t),pent(t)	156,36	15	15,40 \pm 14,93 [2,3;103,0]
	$\Phi(t)$, p(t),pent(t)	158,02	20	1,88 \pm 8,83 [0,0;18932,2]

	$\Phi([], p[], pent(t))$	150,29	9	6,25±5,26 [1,2;32,5]
	$\Phi(t), p[], pent(t)$	151,13	14	5,76±4,87 [1,1;30,2]
2016				
	$\Phi([], p(t), pent())$	101,66	10	37,50±37,91 [5,17;272,04]
	$\Phi(t), p(t), pent()$	106,21	15	27,51±19,45 [6,9;109,9]
	$\Phi([], p[], pent())$	97,99	4	51,59±31,60 [15,5;171,4]
	$\Phi(t), p[], pent()$	100,65	9	45,45±23,73 [16,3;126,5]
	$\Phi(t), p[], pent()$	107,04	15	58,61±28,67 [22,5;152,9]
	$\Phi([], p(t), pent(t))$	113,06	20	45,92±46,26 [6,4;330,7]
	$\Phi(t), p(t), pent(t)$	102,13	9	51,59±33,59 [14,4;184,9]
	$\Phi([], p[], pent(t))$	106,70	14	44,25±25,62 [14,2;137,6]
Standort EG, 2014-16				
	$\Phi([], p(t), pent())$	165,66	24	69,47±20,79 [38,6;124,8]
	$\Phi(t), p(t), pent()$	195,11	43	44,96±511,58 [9,3e-09;21797977 3422]
	$\Phi([], p[], pent())$	189,27	4	13,89±10,84 [3,0;64,1]
	$\Phi(t), p[], pent()$	204,01	23	31,70±15,04 [12,5;80,4]
	$\Phi([], p(t), pent(t))$	186,35	43	5,12e-07±0,001 [0;Inf]
	$\Phi(t), p(t), pent(t)$	208,93	62	4,62e-11±4,62-06 [0;Inf]

	$\Phi()$, $p()$, $pent(t)$	153,20	23	7,10±5,49 [1,6;32,3]
	$\Phi(t)$, $p()$, $pent(t)$	177,37	42	5,73±4,62 [1,2;27,9]
	Modell	AIC-Wert	K	N ±SE [95%CI]
Standort VA, 2014-16				
	$\Phi()$, $p(t)$, $pent()$	128,76	24	46,25 ± 19,81 [19,9 ; 107,0]
	$\Phi(t)$, $p(t)$, $pent()$	158,32	43	22,03±32,98 [1,2;414,5]
	$\Phi()$, $p()$, $pent()$	130,02	4	33,77±17,50 [12,2;93,2]
	$\Phi(t)$, $p()$, $pent()$	146,26	23	34,93±17,87 [12,8;95,2]
	$\Phi()$, $p(t)$, $pent(t)$	95,56	43	3,20e+13±1,64e+18 [0;Inf]
	$\Phi(t)$, $p(t)$, $pent(t)$	-72,06	62	1,01e-13±2,73e+17 [0;Inf]
	$\Phi()$, $p()$, $pent(t)$	147,34	23	21,20±13,39 [6,2;73,1]
	$\Phi(t)$, $p()$, $pent(t)$	164,57	42	14,92±11,89 [3,1;71,2]
Standort PS, 2014-16				
	$\Phi()$, $p(t)$, $pent()$	159,60	24	39,36±30351,38 [0;Inf]
	$\Phi(t)$, $p(t)$, $pent()$	172,25	43	41,94±15,64 [20,2;87,1]
	$\Phi()$, $p()$, $pent()$	160,14	4	25,53±17,42 [6,7 ; 97,2]
	$\Phi(t)$, $p()$, $pent()$	173,87	23	34,91±21,53 [10,4;116,9]
	$\Phi()$, $p(t)$, $pent(t)$	-42,68	43	4,39e+12±1,99e+17 [0;Inf]

	$\Phi(t), p(t), pent(t)$	174,57	62	$1,59e+58 \pm 1,59e+63$ [0;Inf]
	$\Phi(), p(), pent(t)$	163,23	23	$21,26 \pm 12,99$ [6,4;70,4]
	$\Phi(t), p(), pent(t)$	182,74	42	$16,91 \pm 280,16$ [1,3e-13;2,2e+15]

Anhang F

Zecken auf Mäusen nach Standorten

EG, alle drei Jahre

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguliceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Dermacen- tor reticula- tus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	98	98	98	98	98	98
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		112	90	13	9	0	0
<i>Af</i>	N	Gültig	73	73	73	73	73	73
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		158	122	5	31	0	0
<i>Sm</i>	N	Gültig	24	24	24	24	24	24
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		36	18	18	0	0	0

EG, 2014

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguliceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Dermacentor reticulatus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	38	38	38	38	38	38
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		36	36	0	0	0	0
<i>Af</i>	N	Gültig	48	48	48	48	48	48
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		62	60	0	2	0	0

EG, 2015

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguliceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Dermacen- tor reticula- tus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	27	27	27	27	27	27
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		35	25	5	5	0	0
<i>Af</i>	N	Gültig	5	5	5	5	5	5
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		28	19	1	8	0	0
<i>Sm</i>	N	Gültig	8	8	8	8	8	8
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		17	2	15	0	0	0

EG, 2016

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguliceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Derma- centor reticula- tus</i>	<i>Derma- centor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	33	33	33	33	33	33
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		41	29	8	4	0	0
<i>Af</i>	N	Gültig	20	20	20	20	20	20
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		68	43	4	21	0	0
<i>Sm</i>	N	Gültig	16	16	16	16	16	16
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		19	16	3	0	0	0

VA, alle drei Jahre

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguli- ceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Derma- centor reticula- tus</i>	<i>Derma- centor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	29	29	29	29	29	29
		Fehlend	1	1	1	1	1	1
	Summe		64	45	10	1	2	6
<i>Af</i>	N	Gültig	46	46	46	46	46	46
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		87	80	0	0	7	0
<i>Sm</i>	N	Gültig	4	4	4	4	4	4
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		1	1	0	0	0	0
<i>Sa</i>	N	Gültig	7	7	7	7	7	7
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		5	5	0	0	0	0

VA, 2014

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguli- ceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Dermacen- tor reticula- tus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	8	8	8	8	8	8
		Fehlend	1	1	1	1	1	1
	Summe		7	7	0	0	0	0
<i>Af</i>	N	Gültig	27	27	27	27	27	27
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		51	51	0	0	0	0
<i>Sa</i>	N	Gültig	6	6	6	6	6	6
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		5	5	0	0	0	0

VA, 2015

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguli- ceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Dermacen- tor reticula- tus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	13	13	13	13	13	13
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		34	25	6	1	2	0
<i>Af</i>	N	Gültig	13	13	13	13	13	13
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		35	28	0	0	7	0
<i>Sm</i>	N	Gültig	4	4	4	4	4	4
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		1	1	0	0	0	0
<i>Sa</i>	N	Gültig	1	1	1	1	1	1
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		0	0	0	0	0	0

VA, 2016

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguliceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Dermacentor reticulatus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	8	8	8	8	8	8
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		23	13	4	0	0	6
<i>Af</i>	N	Gültig	6	6	6	6	6	6
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		1	1	0	0	0	0

PS, alle drei Jahre

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguli- ceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Dermacen- tor reticula- tus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	93	93	93	93	93	93
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		234	153	40	7	3	31
<i>Af</i>	N	Gültig	74	74	74	74	74	74
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		169	150	7	3	3	6
<i>Sm</i>	N	Gültig	31	31	31	31	31	31
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		54	30	21	3	0	0
<i>Sa</i>	N	Gültig	10	10	10	10	10	10
		Fehlend	1	1	1	1	1	1
	Summe		13	13	0	0	0	0

PS, 2014

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguliceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Dermacentor reticulatus</i>	<i>Dermacentor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	34	34	34	34	34	34
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		37	33	0	4	0	0
<i>Af</i>	N	Gültig	29	29	29	29	29	29
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		22	22	0	0	0	0

PS, 2015

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguli- ceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Derma- centor reticula- tus</i>	<i>Derma- centor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	39	39	39	39	39	39
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		70	24	29	3	3	11
<i>Af</i>	N	Gültig	5	5	5	5	5	5
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		2	0	0	2	0	0
<i>Sm</i>	N	Gültig	21	21	21	21	21	21
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		40	20	17	3	0	0
<i>Sa</i>	N	Gültig	7	7	7	7	7	7
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		10	10	0	0	0	0

PS, 2016

Mausart			Zecken Gesamt	<i>Ixodes ri- cinus</i>	<i>Ixodes tri- anguli- ceps</i>	<i>Ixodes acu- minatus</i>	<i>Derma- centor reticula- tus</i>	<i>Derma- centor marginatus</i>
<i>Mg</i>	N	Gültig	20	20	20	20	20	20
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		127	96	11	0	0	20
<i>Af</i>	N	Gültig	40	40	40	40	40	40
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		145	128	7	1	3	6
<i>Sm</i>	N	Gültig	10	10	10	10	10	10
		Fehlend	0	0	0	0	0	0
	Summe		14	10	4	0	0	0
<i>Sa</i>	N	Gültig	3	3	3	3	3	3
		Fehlend	1	1	1	1	1	1
	Summe		3	3	0	0	0	0

Anhang G

GPS-Koordinaten der Eckpunkte aller beprobten Standorte**Eichelgarten**

EG 1	N49° 00.731' E8° 04.619'	158m
EG 6	N49° 00.706' E8° 04.609'	157m
EG 31	N49° 00.713' E8° 04.567'	157m
EG 36	N49° 00.733' E8° 04.573'	155m
EG WW (Flaggen)	N49° 00.734' E8° 04.678'	140m
EG LS (Flaggen)	N49° 00.736' E8° 04.660'	156m
EGSZL2	N49° 00.605' E8° 04.630'	140m
EGHS2	N49° 00.546' E8° 04.583'	142m
EGSZL1	N49° 00.265' E8° 04.670'	128m
EGHS1	N49° 00.249' E8° 04.684'	140m

Viehungler Allee

VA 1	N48° 59.596' E8° 08.865'	137m
VA 6	N48° 59.574' E8° 08.841'	138
VA 31	N48° 59.560' E8° 08.873'	138
VA 36	N48° 59.578' E8° 08.892'	138
VA LS (Flaggen)	N48° 59.622' E8° 08.815'	125m
VA WW (Flaggen)	N48° 59.618' E8° 08.817'	97m

Porbelsee

PS 1	N49° 00.478' E8° 07.673'	136m
PS 6	N49° 00.452' E8° 07.670'	135m
PS 31	N49° 00.452' E8° 07.627'	119m
PS 36	N49° 00.477' E8° 07.634'	136m
PS LS (Flaggen)	N49° 00.263' E8° 08.046'	128m
PS WW (Flaggen)	N49° 00.266' E8° 08.039'	128m

Sandbuckel

SB Flaggen LS	N48° 59.719' E8° 12.018'	33 m
SB Flaggen WW	N49° 00.515' E8° 04.553'	32 m

Geflaggte Feuchtgebiete (2016 und 2017)

Feuchtgebiet 1	48°59'10.5"N 8°08'50.1"E	
Feuchtgebiet 2	48°59'28.2"N 8°09'20.9"E	
Feuchtgebiet 3	48°59'57.7"N 8°09'57.9"E	
Feuchtgebiet 4	49°00'17.6"N 8°09'28.0"E	

Geflaggte Trockengebiete (2016 und 2017)

Trockengebiet 1	48°59'45.6"N 8°10'53.6"E	
Trockengebiet 2	48°59'43.0"N 8°12'18.2"E	
Trockengebiet 3	49°00'08.1"N 8°12'54.2"E	
Trockengebiet 4	49°00'37.8"N 8°13'03.7"E	