

**Zu Vorkommen und Verbreitung von *Borrelia burgdorferi* in
ausgewählten Naturherdgebieten Thüringens unter besonderer
Berücksichtigung der Rolle des Hauptvektors *Ixodes ricinus* L. 1758.**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

vorgelegt dem Rat der Biologisch-Pharmazeutischen Fakultät
der Friedrich-Schiller-Universität Jena

von
Dipl.-Biol. Ulrich Sünder
geb. am 11. 12. 1967 in Freiberg/ Sachsen

Gutachter:

1. Prof. Dr. med. vet. Wolfram Dorn
2. PD Dr. rer. nat. habil. Jochen Süß
3. Prof. Dr. rer. nat. Stefan Halle

Tag der Doktorprüfung: 08.07.2002

Tag der öffentlichen Verteidigung: 03.11.2003

Meiner Familie

Inhaltsverzeichnis

Erläuterung verwendeter Begriffe

1	Einleitung und Zielstellung	1
2	Literaturübersicht	3
2.1	<i>Borrelia burgdorferi</i> - Charakteristika und Bedeutung als Pathogen bei Mensch und Haustier	3
2.2	Vektorbiologie und -ökologie von <i>Ixodes ricinus</i> L., 1758	10
2.2.1	Allgemeines	10
2.2.2	Entwicklungszyklus	12
2.2.3	Aktivitätsdynamik	15
2.2.4	Abiotische Umweltfaktoren	17
2.2.5	Vegetation	20
2.2.6	Wirtstiere	23
2.3	Transmission und saisonale Verteilung von <i>Borrelia burgdorferi</i> im Naturherd	25
2.3.1	Überträger- und Barrierewirte	25
2.3.2	Transmissionsmodi und Prävalenzverhalten von <i>Borrelia burgdorferi</i>	28
3	Eigene Untersuchungen	33
3.1	Aufgabenstellung	33
3.2	Material und Methoden	35
3.2.1	Zeckenfang	35
3.2.2	Charakterisierung der Fangflächen und der Fangbedingungen	37
3.2.3	Erfassung klimatischer Daten	40

3.2.4	Bestimmung der Borrelienprävalenz im Vektor	41
3.2.4.1	Methodik des Spirochaetennachweises	41
3.2.4.2	Bestimmung der Borrelienprävalenz in <i>Ixodes ricinus</i> - Populationen	43
3.2.5	Untersuchung potentieller Wirtstiere von <i>Ixodes ricinus</i>	43
3.2.6	Statistische Methoden	45
3.3	Ergebnisse	46
3.3.1	Vektor <i>Ixodes ricinus</i>	46
3.3.1.1	Aktivitätsdynamik	46
3.3.1.2	Klimadaten	54
3.3.1.3	Prävalenz von <i>Borrelia burgdorferi</i>	59
3.3.2	Wirtstiere	64
3.3.2.1	Kleinsäuger	64
3.3.2.2	Rehwild	71
4	Diskussion	75
5	Zusammenfassung / Summary	91
6	Literaturverzeichnis	I
7	Anhang	i

Erläuterung verwendeter Begriffe

Wirtssuchaktivität, Aktivität:	Verhalten von Zecken, die sich in Erwartung eines Wirtstieres in charakteristischer Haltung an exponierten Stellen bestimmter Vegetationsschichten aufhalten.
Aktivitätsdichte:	Gesamtzahl wirtssuchaktiver Zecken auf einer definierten Fläche
Individuenzahl pro Aufnahme:	Zahl mittels Flaggfangmethode erfaßter, wirtssuchaktiver Zecken auf einer definierten Fläche in einem Fangdurchgang
Mittlere Individuenzahl pro Aufnahme:	Quotient aus der Gesamtzahl gefangener Zecken und der Anzahl der Fangdurchgänge im entsprechenden Zeitabschnitt
Aktivitätsdynamik:	Verlauf mittlerer Aktivitätsdichten in einem bestimmten Zeitabschnitt
Gesogene Zecken:	Zecken, die bereits in der Haut des Wirtstieres festsitzen und somit potentiell Blut aufgenommen haben können
Ungesogene Zecken:	Zecken, deren Mundwerkzeuge noch nicht in die Haut des Wirtes eingedrungen sind

1 Einleitung und Zielstellung

Die Lyme-Borreliose ist eine gegenwärtig sehr bedeutende Infektionskrankheit des Menschen in weiten Teilen der Erde. In den letzten beiden Jahrzehnten nach der Entdeckung des Erregerbakteriums 1982 durch BURGDORFER et al. rückte die Problematik mehr und mehr in den Blickpunkt öffentlichen Interesses, insbesondere auch durch das gegenwärtige Fehlen eines prophylaktischen Impfstoffes auf dem europäischen Arzneimittelmarkt.

In Old Lyme (Connecticut, U.S.A.) wurde Mitte der 70er Jahre die Häufung einer rheumatoiden Arthritis, zunächst bei Kindern, beobachtet. Diese von STEERE et al. (1976) als Lyme-Arthritis bezeichnete Erkrankung ging häufig mit einer von AFZELIUS (1910) beschriebenen, zumeist ringförmigen, wandernden Hautrötung einher, dem Erythema chronicum migrans (LIPSCHÜTZ, 1913). STEERE et al. (1977) fanden einen statistischen Zusammenhang zwischen dieser dermatologischen Manifestation und weiteren, in der Folgezeit auftretenden neurologischen und/oder kardialen Komplikationen.

Das Erregerbakterium, von JOHNSON et al. (1984) beschrieben und als *Borrelia burgdorferi* benannt, wurde von BURGDORFER et al. (1982) zunächst aus Schildzecken der Art *Ixodes dammini* (= *I. scapularis*, OLIVER, 1993), einem der Hauptvektoren in Nordamerika, und kurze Zeit darauf von BARBOUR (1984) aus europäischen *Ixodes ricinus* L. 1758, aus der Schweiz stammend, isoliert.

In den achtziger Jahren erschienen sowohl für die U.S.A. (BOWEN et al., 1984; CIESIELSKI et al., 1988; LANE & LAVOIE, 1988) als auch für Europa (STANEK & FLAMM, 1985; AESCHLIMANN et al., 1986; WILSKE et al., 1987) eine Reihe von Arbeiten über die Verbreitung des Erregers. Dabei spielte zum einen die Häufigkeit des Erregernachweises in Patientenseren, insbesondere von stärker gefährdeten Personengruppen bzw. die Registrierung von Erkrankungsfällen in bestimmten Gebieten eine wesentliche Rolle. Zum anderen stand das Vorkommen und die Dichte des Pathogens in den Naturherden im Vordergrund.

Die Wechselwirkungen zwischen Pathogen, Vektor und Wirt in ihren natürlichen Habitaten sind von entscheidender Bedeutung für die Einschätzung des Infektionsrisikos in einem Gebiet wie auch das Verhalten von Vektor- und Wirtstierpopulationen unter Berücksichtigung der auf alle Elemente im Naturherd einwirkenden biotischen und abiotischen Umweltfaktoren.

In der vorliegenden Arbeit sollte das Prävalenzverhalten von *Borrelia burgdorferi* sensu lato in drei besonders typischen Waldrandhabitaten Thüringens, die Naturherde darstellen, untersucht werden. In erster Linie lag dabei der Schwerpunkt in der Funktion des Hauptvektors, der Zecke *Ixodes ricinus*. Unter Einbeziehung der vektorökologischen Parameter sowie der Rolle einiger Wirtstierarten in einem der drei Untersuchungsgebiete wurden in den speziell ausgewählten Habitaten, welche Gemeinsamkeiten, aber auch differenzierte Strukturen aufwiesen, vergleichende Untersuchungen durchgeführt. Mit den entsprechenden Ergebnissen soll ein Beitrag zur Problematik der Lyme-Borreliose in infektionsrisikoreichen, regionalen Gebieten geleistet werden.

2 Literaturübersicht

2.1 *Borrelia burgdorferi* - Charakteristika und Bedeutung als Pathogen bei Mensch und Haustier

Spirochaeten der Gattung *Borrelia* (Familie Spirochaetaceae) waren bereits im 19. Jahrhundert beschrieben worden, z. B. der Erreger des Rückfallfiebers, *Borrelia recurrentis* (OBERMEIER, 1873). Die Benennung der Gattung erfolgte jedoch erst im Jahr 1907 durch SWELLENGREBEL.

Borrelia burgdorferi sensu lato (Abb. 2.1.1) wurde erstmalig durch BURGDORFER et al. (1982) beschrieben und durch JOHNSON et al. (1984), dem Entdecker zu Ehren, wissenschaftlich benannt. Mit dem ständig größer werdenden Umfang an wissenschaftlichen Daten zur Biologie dieser pathogenen Spirochaetenart erschienen seit ihrer Entdeckung eine Reihe von Übersichtsarbeiten zu diesem Thema. Ultrastrukturelle Befunde lieferten unter anderem HOVIND-HOUGEN (1984), HOVIND-HOUGEN et al. (1986), HAYES & BURGDORFER (1993), SCHULZE et al. (1995) und GREWE et al. (1999). *Borrelia burgdorferi* ist helical gewunden, 10 - 30 µm lang und hat einen Durchmesser von 0,2 - 0,25 µm. Prinzipiell besteht dieses Bakterium aus vier Hauptstrukturelementen (von außen nach innen):

1. einer äußeren, unstrukturierten, 4 - 30 nm dicken Oberflächenschicht, die offenbar stabilisierend wirkt und einen gewissen Schutz in einer Umgebung von Borrelienantikörpern oder fixierenden Substanzen bietet,
2. einer dreiteiligen äußeren Membran,
3. einem periplasmatischen Raum, der eine unterschiedliche Anzahl Endoflagellen einschließt, welche ihren Ursprung an den Zellenden haben und sich um den Protoplasmazyylinder winden,
4. dem Protoplasmazyylinder, umgeben von einer inneren Membran.



Abb. 2.1.1: *Borrelia burgdorferi* s. l., Detektion durch Immunfluoreszenz

Verschiedene Stämme von *Borrelia burgdorferi* s. l. können nach einigen Autoren morphologische Unterschiede hinsichtlich der Form der Zellenden und/oder der Flagellenanzahl (HOVIND-HOUGEN et al., 1986) bzw. der Ausbildung von Zysten und extrazellulären Vesikeln (SCHULZE et al., 1995) aufweisen. Es existieren weiterhin Unterschiede in der Antigenstruktur zwischen Borrelien aus Vektoren und aus Reservoirien bzw. Wirten. Infolge morphologischer Plasmidveränderungen besteht auch die Möglichkeit der Infektiositätsänderung, was im Tierversuch nachgewiesen wurde (SCHWAN & BURGENDORFER, 1987; SCHWAN et al., 1988). Durch Polyacrylamid-Gelelektrophorese erfolgte der Nachweis verschiedener Oberflächenantigene (Lipoproteine), wie dem Geißelantigen, OspA, OspB, OspC sowie einigen weiteren Proteinen, die möglicherweise antigenische, aber auch andere Funktionen ausüben könnten (WILSKE et al., 1988). *Borrelia burgdorferi* s. l. läßt sich in BSK II-Spezialmedium (BARBOUR, 1984) nach der Isolierung aus dem Blutserum oder anderen Geweben der Wirte kultivieren.

Die bereits von BARANTON et al. (1992) und CANICA et al. (1993) beschriebene Diversität von *Borrelia burgdorferi* s. l. liefert in der heutigen Zeit in den Hauptverbreitungsgebieten der Lyme-Borreliose (Abb. 2.1.2) weltweit Diskussionsstoff hinsichtlich Häufigkeit, räumlicher

Verteilung und Unterschieden in der Pathogenität. Im europäischen, asiatischen und nordamerikanischen Raum sind gegenwärtig elf verschiedene Genospezies mittels monoklonaler Antikörper nachweisbar (Tab. 2.1.1):

Tab. 2.1.1: Genospezies von *Borrelia burgdorferi* s. l. und ihre Verbreitung

Naturherd	Borrelien-Subtyp	Gruppe	Häufigkeit	Autoren
Europa (allg.)	<i>B. afzelii</i>		↑	WANG et al. (1997), BARANTON et al. (1992)
	<i>B. garinii</i>		↑	
	<i>B. burgdorferi</i> s. s.		→	
	<i>B. valaisiana</i>	VS116	↑	
	<i>B. lusitaniae</i>	PotiB2	↑	LE FLECHE et al. (1997)
Mitteleuropa	<i>B. garinii</i>		↑	MATUSCHKA et al. (1996a), TRESOVA et al. (1998)
Südengland	<i>B. afzelii</i>		↓	KURTENBACH et al. (1998a)
Irland	<i>B. afzelii</i>		→	KIRSTEIN et al. (1997a)
Niederlande	<i>B. afzelii</i>		↑	RIJKEMA & BRUININK (1996)
Deutschland	<i>B. afzelii</i>		↑	BARANTON et al. (1992), MATUSCHKA et al. (1996a), MATUSCHKA et al. (1997), MATUSCHKA et al. (1998),
	<i>B. garinii</i>		↑	
	<i>B. burgdorferi</i> s. s.		→	
	<i>B. valaisiana</i>	VS116	↑	
Nordamerika	<i>B. burgdorferi</i> s. s.		↑	GORELOVA et al. (1995), NAKAO et al. (1994), NAKAO & MIYAMOTO (1995)
U.S.A.	<i>B. andersonii</i>		→	POSTIC et al. (1996)
		GrDN127	→	MARCONI & GARON (1992)
Asien	<i>B. japonica</i>		→	KAWABATA et al. (1993), NAKAO et al. (1994a)
	<i>B. burgdorferi</i> s. s.		↓	GORELOVA et al. (1995), NAKAO et al. (1994), NAKAO & MIYAMOTO (1995)
	<i>B. tanukii</i>		→	FUKUNAGA et al. (1996)
	<i>B. turdi</i>		→	
	<i>B. bisetti</i>		→	POSTIC et al. (1998)
	<i>B. sinica</i>		→	MASUZAWA et al. (2001)

↑ häufig vorkommend; → vorkommend; ↓ nicht vorkommend bzw. Vorkommen nicht nachgewiesen

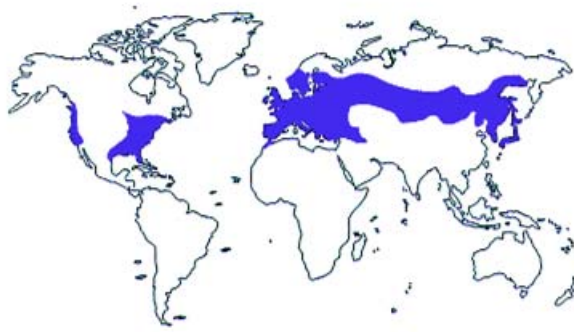


Abb. 2.1.2: Weltweite Verbreitung von *Borrelia burgdorferi* s. l. nach GRAY (1998)

In Mitteleuropa ist nach einigen Autoren vorwiegend *Borrelia garinii* verbreitet (MATUSCHKA et al., 1996c; TRESOVA et al., 1998). In den Niederlanden dominiert offensichtlich *Borrelia afzelii* gegenüber anderen Genospezies (RIJKEMA & BRUININK, 1996). Während *Borrelia burgdorferi* s. s. in Nordamerika der bekannteste und häufigste Subtyp ist, kommt er in Europa selten vor und scheint in Ost- und Mittelasien völlig zu fehlen (GORELOVA et al., 1995; NAKAO et al., 1994; NAKAO & MIYAMOTO, 1995).

Auf den Britischen Inseln unterscheidet sich die Verteilung der *Borrelia*-Genospezies von der des Kontinents. Während *Borrelia afzelii* auf dem Festland mehr oder weniger abundant ist, wurde dieser Subtyp in Südengland nicht (KURTENBACH et al., 1998a) und in verschiedenen Fanggebieten Irlands selten nachgewiesen (KIRSTEIN et al., 1997a). Die Ursache wird in der auf Inseln eingeschränkten Artenzahl von Wirtstieren gesehen, die in verstärktem Maße als Reservoir für *Borrelia afzelii* fungieren. *Borrelia garinii* wurde auch hier relativ häufig in verschiedenen Vogelarten gefunden, oft in einer Mischinfektion mit *Borrelia valaisiana*, wobei *Borrelia garinii* jedoch dominierte. Auch in Zecken fanden sich mitunter Mischinfektionen verschiedener Borrelien-Subtypen (PICHON et al., 1995; RIJKEMA & BRUININK, 1996). Im Gegensatz dazu werden *Borrelia afzelii* und *Borrelia burgdorferi* sensu stricto mit Nagetieren als Reservoirwirte in Verbindung gebracht. Es wird angenommen, daß für *Borrelia garinii/Borrelia valaisiana* und *Borrelia afzelii/Borrelia burgdorferi* s. s. distinkte Transmissionszyklen existieren.

Eine genauere Betrachtung des Vorkommens und der Verteilung der *Borrelia*-Subtypen im Naturherd lieferten HUMAIR et al. (1995) sowie HU et al. (1997). Sie fanden in europäischen Untersuchungsgebieten *Borrelia afzelii* in Haut und Milz einiger Arten von Reservoirwirten (*Apodemus sylvaticus*, *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*, *Sorex araneus*, *Glis glis*), während in den Zeckenpopulationen derselben Gebiete ein heterogenes Subtypenspekt-

rum zu finden war. Die Autoren kamen zu der Schlußfolgerung, daß verschiedene Wirtstierarten bestimmte Borrelien-Subtypen selektieren (Tab. 2.1.2). Singvögel, die sich häufig am Boden aufhalten (z. B. *Turdus merula*) könnten nach HUMAIR et al. (1993) als hauptsächliche Reservoir für *Borrelia garinii* in Frage kommen. Diese Hypothese wird gestützt durch NAKAO et al. (1994) und OLSEN et al. (1994), die in Zecken, welche an Vögeln parasitierten, *Borrelia garinii* nachwiesen. Im Gegensatz dazu halten MATUSCHKA & SPIELMAN (1992) Amseln (*Turdus merula*) für reservoirinkompetent.

Tab. 2.1.2: Vorkommen verschiedener Genospezies von *Borrelia burgdorferi* s. l. in Wirtstieren

Wirtstierart	Beispiel	Borrelien-Subtyp	Häufigkeit	Autoren
Vögel	<i>Turdus merula</i>	<i>B. garinii</i>	↑	HUMAIR et al. (1993)
			↑	NAKAO et al. (1994)
			↑	OLSEN et al. (1994)
	<i>Phasianus colchicus</i>	<i>B. valaisiana</i>	→	KIRSTEIN et al. (1997a)
			↑	WANG et al. (1997)
↑			HUMAIR et al. (1998)	
↑			KURTENBACH et al. (1998)	
<i>Phasianus colchicus</i>	<i>B. garinii</i> <i>B. valaisiana</i>	↑	KURTENBACH et al. (1998)	
		↑		
Kleinsäuger	allgemein	<i>B. valaisiana</i>	↓	WANG et al. (1997)
			↓	HUMAIR et al. (1998)
			↓	KURTENBACH et al. (1998)
	<i>Apodemus sylvaticus</i> <i>Apodemus flavicollis</i> <i>Clethrionomys glareolus</i> <i>Glis glis</i>	<i>B. burgdorferi</i> s. s.	→	PICKEN et al. (1995)
			↑	HUMAIR et al. (1995)
			↑	HU et al. (1997)
			↑	
<i>Sorex araneus</i>	<i>B. afzelii</i>	↑	HUMAIR et al. (1995)	
		↑	HU et al. (1997)	

↑ häufiger Wirt;

→ Wirt;

↓ kein Wirt bzw. nicht nachgewiesen

Nach verschiedenen Autoren (NEUBERT et al., 1986; CANICA et al., 1993) korreliert das verstärkte Auftreten von *Borrelia afzelii* in Europa mit einer erhöhten Anzahl der Hautmanifestation ACA (Acrodermatitis chronica atrophicans) in dieser Region, während in den U.S.A. oder in Japan dieser Subtyp zu fehlen scheint und so diese Erkrankung nahezu unbekannt ist. Das ECM (Erythema chronicum migrans) ist dagegen weltweit verbreitet, wird also offenbar durch *Borrelia burgdorferi* s. l. ausgelöst. VAN DAM et al. (1993) untersuchte die Verbindung typischer Krankheitsbilder beim Menschen mit bestimmten Genospezies von *Borrelia burgdorferi* s. l. In Übereinstimmung mit CANICA et al. (1993) deuten die Befunde darauf hin, daß *Borrelia afzelii* für bestimmte Hautmanifestationen verantwortlich ist, *Borrelia garinii* dagegen eine höhere Affinität zum Nervensystem besitzt und so vorrangig Neuroborreliosen verursacht. Zur gleichen Einschätzung kommen LANGE et al. (1995). Als gesicherte Verbreitungsgebiete werden in dieser Arbeit Europa, Rußland und Japan für *Borrelia afzelii* und *Borrelia garinii* angegeben, für *Borrelia burgdorferi* sensu stricto zusätzlich die U.S.A sowie ausschließlich Japan für *Borrelia japonica*.

Der Erreger der Lyme-Borreliose war offensichtlich bereits lange vor seiner Entdeckung die Ursache einer Anzahl klinischer Manifestationen beim Menschen und auch bei verschiedenen Haustierarten. PERSING et al. (1990) und MARSHALL et al. (1994) wiesen sowohl in musealen Vektorzecken (*Ixodes dammini* = *Ixodes persulcatus*) von 1945 als auch in Nagetieren Nordamerikas (*Peromyscus leucopus*), die seit 1894 präpariert worden waren, spirochaetale DNA nach. Es handelte sich bei dem Erreger ausschließlich um den durch die spezifische Charakteristik des Oberflächenantigens OspA ermittelten Subtyp *Borrelia burgdorferi* sensu stricto. In Mitteleuropa wurden durch MATUSCHKA et al. (1995, 1996a) Gewebe archivierter adulter und subadulter Zecken der Art *Ixodes ricinus* (Alkoholmaterial) aus verschiedenen naturhistorischen Sammlungen Deutschlands und Österreichs untersucht. Durch Anreicherung und Sequenzierung spirochaetaler DNA und die Prüfung von OspA konnte gezeigt werden, daß es sich bei dem nachgewiesenen Erreger in 33 Fällen um *Borrelia garinii*, in 13 Fällen um *Borrelia afzelii* und in 5 Fällen um *Borrelia burgdorferi* sensu stricto handelte.

Der Krankheitsverlauf der humanen Lyme-Borreliose ist, sehr wahrscheinlich durch das differente Subtypenspektrum des Erregers, komplex und läßt sich nicht klar definieren. STEERE et al. (1986) nahm eine Einteilung in drei Stadien vor, wie sie auch bei anderen Multiorganerkrankungen, z. B. der erregerverwandten Syphilis, üblich ist. Die Übergänge zwischen den Stadien können fließend sein. HORST (1997a) faßt den klinischen Verlauf

zusammen. Als Leitsymptom des ersten Krankheitsstadiums gilt das Erythema chronicum migrans (ECM), einer Hautmanifestation, die Tage bis Wochen nach einer Infektion auftreten kann. Bedeutend seltener, im Vergleich zum ECM in einem Verhältnis von 29 : 1 (HORST, 1997a) kommt es als erste Hautmanifestation zu einem Borrelienlymphozytom, der Lymphadenosis cutis benigna (LCB). Dieses erste Stadium kann jedoch auch symptomlos verlaufen oder von unspezifischen Allgemeinsymptomen begleitet sein. Die Ausprägung der zweiten Erkrankungsphase (15 % in Relation zum ECM; HORST (1997a)) setzt eine Bakteriämie voraus, die eine Erregerausbreitung im Organismus ermöglicht. Es werden insbesondere neurologische Manifestationen im Bereich des zentralen und peripheren Nervensystems beobachtet. Eine häufige Erkrankung ist die Fazialisparese, die als Leitsymptom des Stadiums II bezeichnet wird. Weiterhin können Auge, Herz, Leber, Niere, Lunge, Muskeln, Milz sowie andere Organe betroffen sein. Die Diagnose muß stets serologisch, histologisch und/oder durch Kultivierung des Erregers abgesichert werden. Gelenkentzündungen, insbesondere der Knie- und Sprunggelenke, gelten als Leitsymptom des Erkrankungsstadiums III (10 % in Relation zum ECM) (HORST, 1997a). Darüber hinaus treten mitunter chronische Hautentzündungen, wie Acrodermatitis chronica atrophicans (ACA), verbunden mit einem stark erhöhten IgG-Borrelien-Antikörpertiter sowie chronische Erkrankungen des Zentralnervensystems auf.

Die Bedeutung der Borreliose bei Haustieren gelangte in der 2. Hälfte der 80er Jahre in den Blickpunkt wissenschaftlicher Betrachtungen. Bei Haustieren, die zum großen Teil im Freien in zeckenexponierten Gebiete gehalten werden, besteht ein erhöhtes Befalls- bzw. Infektionsrisiko. WASMOEN et al. (1992) gelang erstmalig der experimentelle Nachweis zur Reproduzierung der Lyme-Borreliose bei Gelenks- und Gliedmaßenkrankungen des Hundes unter Erfüllung der KOCHschen Postulate. Desweiteren beschrieben verschiedene Autoren Infektionsraten, klinische Symptome und Titerverläufe bei Pferden (z. B. FUMAROLA, 1992) und Wiederkäuern (z. B. HOVMARK, 1986; BURGESS, 1988; KASBOHRER & SCHÖNBERG, 1990). Katzen können zwar mitunter recht hohe Antikörpertiter aufweisen (ANGULO, 1986), klinische Manifestationen sind jedoch bisher nur vereinzelt beschrieben worden (WEBER, 1996).

Nachdem in den U.S.A. bereits 1982 ein nationales Überwachungsprogramm der Lyme-Borreliose eingeführt wurde, erfolgte dort eine Beobachtung der Epidemiologie dieser Erkrankung. Es zeigte sich, daß die jährliche Steigerungsrate der Erkrankungsfälle seit dieser Zeit durchschnittlich etwa 20 % beträgt, wobei hauptsächlich die nördlichen Bundesstaaten an

der Atlantikküste mit einer Inzidenz von bis zu 34,4 Fällen pro 100.000 Einwohner betroffen sind (DENNIS, 1992). Aus der Studie von ORLOSKI et al. (2000) geht hervor, daß im Norden und Nordosten der USA von 1992 bis 1998 die Zahl der berichteten Fälle von Lyme-Borreliose anstiegen, wobei das geographische und saisonale Erkrankungsmuster mit der Verbreitung und dem parasitären Verhalten der Hauptvektoren, *Ixodes scapularis* und *Ixodes pacificus*, korreliert.

Mitteleuropa wird von HORST (1997b) als Endemiegebiet der Borreliose bezeichnet, bei dem es weder ein Nord-Süd- noch ein Ost-West-Gefälle gibt. Die Borrelienprävalenz der Zecken sei nach dem Autor im wesentlichen mit 10 - 20 % der Population ausgeglichener als in den U.S.A.. Die Zahl der Erkrankungsfälle pro Jahr wird in Deutschland auf 40.000 - 80.000 geschätzt (HORST, 1997b).

2.2 Vektorbiologie und -ökologie von *Ixodes ricinus* L., 1758

2.2.1 Allgemeines

Unter verschiedenen Arten von Schildzecken (Unterstamm *Chelicerata*, Klasse *Arachnida*, Unterklasse *Acari*, Ordnung *Parasitiformes*, Unterordnung *Metastigmata*, Familie *Ixodidae* (nach KRANTZ, 1978), die unter natürlichen Bedingungen mit Spirochaeten infiziert werden und diese weiter übertragen können, nimmt in Europa *Ixodes ricinus* eine überragende Stellung ein. Der Grund dafür ist die ausgeprägte Euryphagie bzw. Euryökie dieser Art (LIEBISCH, 1978; Abb. 2.2.1). Über weitere Haupt- und Nebenvektoren informiert Tabelle 2.2.1.



Abb. 2.2.1 *Ixodes ricinus* L., 1758 (v.l.n.r.: Larve, Nymphen, Männchen, Weibchen)

Tab. 2.2.1: Vektorkompetente Schildzecken und ihre Verbreitung

Verbreitungsgebiet	Zeckenart	Autoren
Europa	<i>Ixodes ricinus</i>	BURGDORFER et al. (1983)
	<i>Ixodes persulcatus</i>	KORENBERG et al. (1987)
	<i>Ixodes hexagonus</i>	GERN et al. (1991), LIEBISCH et al. (1989)
	<i>Ixodes uriae</i>	OLSEN et al. (1993)
	<i>Ixodes trianguliceps</i>	DOBY et al. (1990)
	<i>Ixodes canisuga</i>	DOBY et al. (1991)
	<i>Ixodes acuminatus</i>	DOBY et al. (1990)
	<i>Ixodes frontalis</i>	ESTRADA-PENA et al. (1995)
	<i>Dermacentor reticulatus</i>	KAHL et al. (1992)
	<i>Haemaphysalis concinna</i>	DOBY et al. (1994)
	<i>Haemaphysalis punctata</i>	MARQUEZ & CONSTAN (1990)
Nordamerika	<i>Ixodes scapularis</i>	BURGDORFER et al. (1982)
	<i>Ixodes pacificus</i>	BURGDORFER et al. (1985)
	<i>Ixodes cookei</i>	LEVINE et al. (1991), MAGNARELLI & SWIHART (1991)
	<i>Ixodes dentatus</i>	ANDERSON et al. (1989) TELFORD & SPIELMAN (1989)
	<i>Ixodes neotomae</i>	LANE & BURGDORFER (1988)
	<i>Ixodes jellisoni</i>	LANE et al. (1999)
	<i>Amblyomma americanum</i>	SCHULZE et al. (1984), SCHULZE et al. (1986)
	<i>Rhipicephalus sanguineus</i>	RAWLINGS (1986)
	<i>Haemaphysalis leporispalustris</i>	ANDERSON & MAGNARELLI (1984), LANE & BURGDORFER (1988)
	<i>Dermacentor parumapertus</i>	RAWLINGS (1986)
	<i>Dermacentor variabilis</i>	ANDERSON & MAGNARELLI (1984)
	<i>Dermacentor albipictus</i>	MAGNARELLI et al. (1986)
	<i>Dermacentor occidentalis</i>	LANE & LAVOIE (1988)
Asien	<i>Ixodes persulcatus</i>	KORENBERG et al. (1987)
Japan	<i>Ixodes ovatus</i>	MIYAMOTO et al. (1992)
	<i>Ixodes persulcatus</i>	KAWABATA et al. (1987)
China	<i>Ixodes persulcatus</i>	CHENGXU et al. (1988)

Zur Biologie der Ixodidae im Allgemeinen sowie der Gattung *Ixodes* und der Art *Ixodes ricinus* im Speziellen existiert eine große Zahl an Veröffentlichungen, deren Ergebnisse SONENSHINE (1991, 1993) zusammenfaßte. Systematisch-taxonomische Übersichtsarbeiten auf morphologischer Basis lieferten u. a. SCHULZE (1936), ARTHUR (1963), NOSEK & SIXL (1972), KEIRANS & CLIFFORD (1978) und HILLYARD (1996), die typische Merkmale jeder dieser taxonomischen Kategorien darstellten und Bestimmungsgänge aufzeigten. In den letzten Jahren wurden phylogenetische Zusammenhänge der Metastigmata auf der Basis des Vergleichs bestimmter DNA-Sequenzen untersucht (BLACK & PIESMAN, 1994; BLACK et al., 1997; MANGOLD et al., 1998; FUKUNAGA et al., 2000).

Innerhalb Europas fehlt *Ixodes ricinus* nur in alpinen Hochlagen und im äußersten Norden (MACLEOD, 1936; AESCHLIMANN, 1972; NOSEK & SIXL, 1979). Die Verbreitung in einem Areal ist nach DANIEL et al. (1976) sehr häufig mosaikartig, das heißt, daß in einem Gebiet Standorte mit erheblich unterschiedlicher Individuendichte unmittelbar aneinandergrenzen. Der Grund dafür ist häufig eine anthropogene Beeinflussung in diesen Bereichen, z. B. die Anlage landwirtschaftlicher Monokulturen (CERNY, 1965) sowie ein unterschiedlich hohes Wirtstiovorkommen.

Nach umfangreichen Studien von GRAY et al. (1998) sind Hochrisikogebiete der Lyme-Borreliose nicht allein anhand einer hohen Zeckendichte zu identifizieren, sondern vor allem durch einen typischen Habitatscharakter, der von abwechslungsreicher Struktur mit Laubgehölzen und dem Vorkommen von reservoirkompetenten Wirten gekennzeichnet sein muß. DANIEL et al. (1998) schlagen den Einsatz von Satellitensystemen zur besseren Erkennung saisonaler Variationen im Habitat und damit verbundenen Änderungen der Aktivitätsdynamik von *Ixodes ricinus* innerhalb relativ kurzer Zeit vor.

2.2.2 Entwicklungszyklus

Die verschiedenen Formen und die Mechanismen von Entwicklungszyklen der Metastigmata wurden in der Literatur vielfach beschrieben. SONENSHINE (1991) unterscheidet nach der Wirtsanzahl pro Zyklus ein-, zwei- und dreiwirtige Zeckenarten. Alle ixodiden Zecken haben im Gegensatz zu den Argasidae und allen übrigen Taxa der Acari einen beschleunigten Entwicklungszyklus, in dem nur ein Nymphenstadium auftritt. *Ixodes ricinus* weist einen dreiwirtigen Entwicklungszyklus auf (GRAY 1991) (Abb. 2.2.2).

Die Wirtsphase der Zecken aller Stadien umfaßt im Vergleich zur Lebensphase in der Vegetation nur eine kurze Zeit. Die Paarung findet noch in der Vegetation oder am Wirt statt. Das vollgesogene Weibchen zieht seine Mundwerkzeuge aktiv zurück und läßt sich vom Wirt fallen. In der Laubstreuenschicht mit einer relativen Luftfeuchte, die nicht für längere Zeit unter 80 % sinken darf (MACLEOD, 1938; LEES, 1946; KAHL & KNÜLLE, 1988) findet die Eiablage statt. Nach SONENSHINE (1991) sind die Ixodidae hinsichtlich ihrer ovipositionellen Kapazität die Arthropodengruppe mit der stärksten Proliferation. Die Eizahl pro Weibchen beträgt bei *Ixodes ricinus* ca. 3.000 (KAHL, 1993). Die Überlebensrate subadulter Stadien ist nach PRETZMANN et al. (1964) signifikant niedriger als die der Adulti (s. o.). Sie beträgt bei Larven ca. 5 % und bei Nymphen ca. 20 % (PRETZMANN et al., 1964).

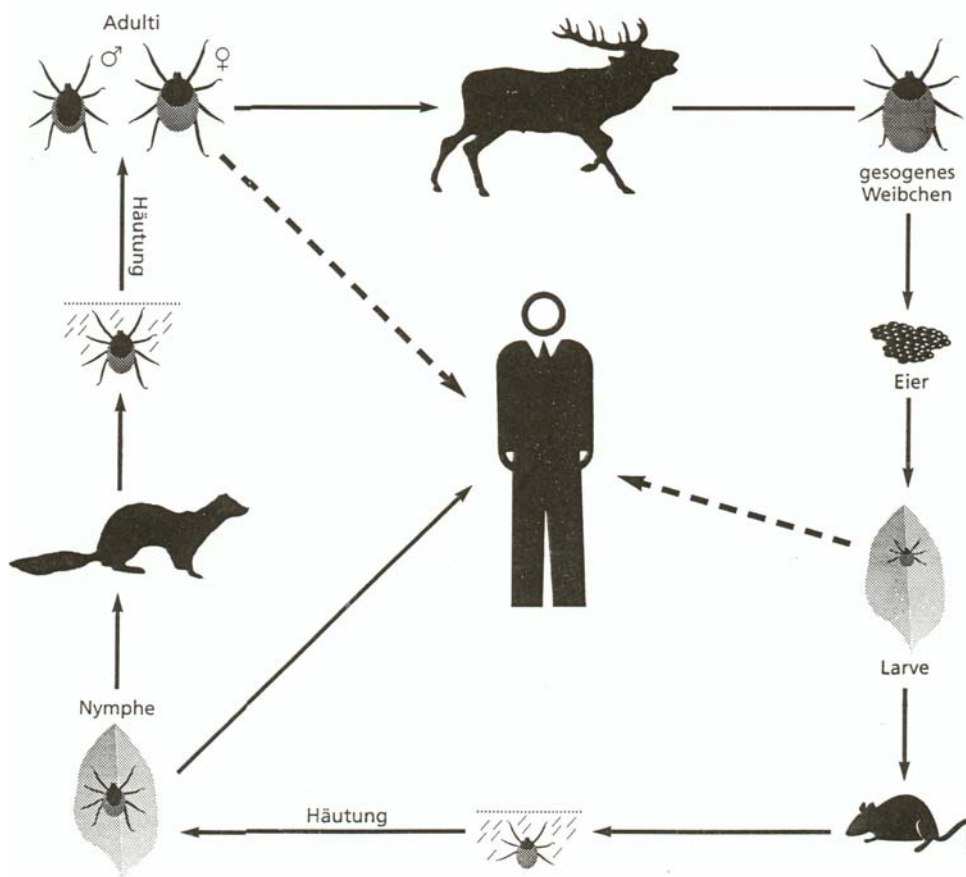


Abb. 2.2.2: Entwicklungszyklus von *Ixodes ricinus* L. und die entsprechende Infektionsgefährdung für den Menschen

Die Larven entwickeln ihre Wirtssuchaktivität in Bodennähe und befallen unter natürlichen Bedingungen fast ausschließlich kleine Säugetiere. Nach der Häutung steigt die nun entstandene Nympe zur Wirtssuche bis zu einer Höhe von etwa 50 cm in die Vegetation. Das Wirtsspektrum dieses Stadiums ist relativ breit und macht besonders die Euryphagie der Art

deutlich. Die Nymphe parasitiert an kleinen und größeren Säugetieren, Vögeln sowie an Eidechsen (Lacertidae). Im Verlauf der letzten Häutung differenzieren sich die Geschlechter morphologisch. Die wirtssuchaktive adulte Zecke ist in Höhen bis zu maximal etwa einem Meter in der Kraut- und unteren Strauchschicht zu finden. Während die männlichen Tiere in der Regel nicht parasitieren, findet man parasitierende adulte Weibchen unter natürlichen Bedingungen am häufigsten an verschiedenen Wildarten (Rehwild, Rotwild), aber auch an Haustieren. Larven und adulte Weibchen (Abb. 2.2.2, unterbrochene Pfeile), meist jedoch Nymphen (Abb. 2.2.2, durchgehender Pfeil) parasitieren unter gegebenen Umständen auch am Menschen (LIEBISCH et al., 1995) In dieser Studie erwiesen sich 68,4 % aller Zeckenstiche am Menschen von Nymphen stammend. DORN et al. (2002) ermittelten diesbezüglich 75,45 % parasitierender Nymphen im Verhältnis aller Stadien.

Die Dauer der Perioden innerhalb eines Entwicklungszyklus für *Ixodes ricinus* faßt GRAY (1991) nach vorhandener Literatur und nach eigenen Beobachtungen unter natürlichen Bedingungen in Irland zusammen (Tab. 2.2.2).

Tab. 2.2.2: Dauer einzelner Entwicklungsperioden bei *Ixodes ricinus* (zitiert nach GRAY (1991))

	nach SOULSBY (1985)	parasitierende Zecken in Irland unter natürlichen Bedingungen nach GRAY (1982)	
		im Frühjahr	im Herbst
Periode vor der Eiablage	7 - 22 Tage	14 - 21 Tage	21 - 28 Tage
Periode der Eiablage	30 Tage	16 Wochen	32 Wochen
Brutperiode bis Schlupf	2 - 36 Wochen	16 - 48 Wochen	46 - 54 Wochen
Parasitieren der Larven	2 - 6 Tage	-	-
Häutung der Larven	4 - 51 Wochen	11 - 13 Wochen	54 - 56 Wochen
Parasitieren der Nymphen	3 - 7 Tage	-	-
Häutung der Nymphen	8 - 28 Wochen	14 - 17 Wochen	44 - 46 Wochen
Parasitieren adulter Weibchen	5 - 14 Tage	-	-

Danach variiert die Gesamtzyklusdauer in Abhängigkeit von geographischer Lage und klimatischen Verhältnissen zwischen zwei und sechs Jahren. In Mitteleuropa beträgt sie durchschnittlich drei Jahre (ein Jahr pro Stadium). Es existieren zwei Diapause-Formen (BELOZEROV, 1982):

1. eine Quieszenz zur Überbrückung pessimaler Umweltbedingungen (Trockenheit in den Sommermonaten, Überwinterung) bei ungesogenen Stadien („behavioral diapause“) und
2. eine entwicklungsbedingte Diapause gesogener Stadien (Häutung) bzw. Embryonalentwicklung bis zum Schlupf der Larven („morphogenetic diapause“).

Der Entwicklungszyklus der Zecken steht in engem Zusammenhang mit ihrer saisonalen Aktivitätsdynamik und der dieser zugrundeliegenden Umweltfaktoren (Makroklima, Mikroklima, Vegetation, Wirtstierspektrum und -populationsdynamik).

2.2.3 Aktivitätsdynamik

Für eine Einschätzung der Infektionsgefährdung mit Pathogenen wurden in der zweiten Hälfte dieses Jahrhunderts eine Anzahl von Untersuchungen durchgeführt, die Aufschluß über die Dichte wirtssuchender Zecken aller Stadien geben sollten. *Ixodes ricinus* nutzt, wie die meisten Zecken, eine passive Strategie zur Wirtsfindung (SONENSHINE, 1993). MACLEOD (1939) maß die Aktivität an der Befallsrate der Wirtstiere (Schafe). Mit der Flaggfangmethode wird hingegen die Wirtssuchaktivität ermittelt. Nach PERRET et al. (2000) bestimmt die Wirtssuchaktivität sowohl Dichte als auch Populationsumfang der Zecken. Beide Definitionen des Begriffes „Aktivität“ beziehen sich auf die Parasit-Wirt-Beziehung, nicht auf sonstige physiologische Aktivitäten. Die Zecken sitzen an exponierten Stellen in der unteren Vegetation in einer „questing position“ (LEES, 1948), bei der das vordere Beinpaar antennenartig abgespreizt wird und warten auf einen vorbeistreifenden Wirt. Dabei werden sie über ein nur bei Zecken bekanntes sensorisches Organ, das Hallersche Organ, zusätzlich stimuliert. Diese paarigen Sinnesgruben, beiderseits an den Tarsen des ersten Beinpaares befindlich, nehmen Reize wie erhöhte Kohlendioxid- und/oder Ammoniakkonzentration in der umgebenden Atmosphäre sowie Erschütterungen oder Temperaturerhöhungen wahr. Die an den Tarsen befindlichen krallenartigen Fortsätze ermöglichen ein effektives Festhalten am Wirt (SONENSHINE, 1993; LIEBISCH, 1997).

Die Arbeiten von MACLEOD (1935, 1936, 1939), MILNE (1945, 1947) und LEES & MILNE (1951) zeigten erstmals grundlegende Ergebnisse zum Aktivitätsverhalten in Populationen von *Ixodes ricinus* für das Gebiet der Britischen Inseln. Es wurde für alle Stadien ein bimodaler Jahresverlauf der Aktivitätsdynamik festgestellt. Die Anzahl parasitierender Zecken an den untersuchten Schafen (MACLEOD, 1939) unterschied sich in den einzelnen Untersuchungsjahren. Desweiteren war eine höhere Aktivität der Nymphen gegenüber den adulten Weibchen festzustellen. Bei freilandgefangenen Zecken (LEES & MILNE, 1951) zeigte sich ein ähnliches Bild. Adulte Männchen und Weibchen wiesen keine signifikanten Unterschiede auf. Als Ursache der typischen Aktivitätsverläufe wurde vordergründig der Temperatureinfluß angegeben. In der Folgezeit wurde eine Reihe von Publikationen veröffentlicht, die in Abhängigkeit von geographischer Lage, Makro- und Mikroklima uni- oder bimodale Jahresaktivitätsverläufe nachwiesen. Nach KAHL & KNÜLLE (1988) kann die Aktivität in der Population in warmen und trockenen Sommern, besonders an sonnenexponierten Standorten so weit sinken, daß infolge dessen ein zweigipfelter Aktivitätsverlauf deutlich wird. Aus diesem Grund besteht die Möglichkeit, daß in Abhängigkeit der klimatischen Verhältnisse an ein und demselben Standort im Vergleich mehrerer Jahre unterschiedliche Aktivitätsmodalitäten feststellbar sind (KAHL, 1982; TÄLLEKLINT & JAENSON, 1996a). In Mitteleuropa wird die Jahresaktivität in *Ixodes ricinus*- Populationen häufig als bimodal angegeben. LOEW et al. (1964) zeigte für alpine und tiefer gelegene Gebiete Österreichs ein Maximum im Juni und einen zweiten Peak im August/September. NILSSON (1988) fand an verschiedenen Untersuchungsorten im Süden Schwedens sowohl an Wirtstieren als auch im Freiland eine deutliche Bimodalität der Aktivitätsdynamik. Weitere bimodale Verlaufskurven finden sich in den Untersuchungsergebnissen von KALSBECK & FRANSEN (1996) für Nymphen in Habitaten Dänemarks.

Mit ihren vergleichenden Untersuchungen zweier klimatisch unterschiedlicher Gebiete in Nordspanien zeigten MORENO & ESTRADA-PENA (1997), daß in submediterranen Tälern mit heißen, relativ trockenen Sommern und kalten Wintern typischerweise ein bimodaler, in Bergregionen mit höheren Niederschlagsmengen sowie milden Sommern ein unimodaler saisonaler Aktivitätsverlauf auftritt. Letztere Form, die für weniger sonnenexponierte, feuchtere Standorte typisch ist, wird auch von KURTENBACH et al. (1995) und anderen Autoren beschrieben. SCHMIDT (1970), der zu Beginn der 60er Jahre die Zeckenaktivität in einigen Habitaten Ostthüringens untersuchte, wies zum Teil ebenfalls unimodale Jahresverläufe nach.

Aktivitätsbeginn und -verlauf, die Anzahl wirtssuchaktiver Zecken, das Zahlenverhältnis der Entwicklungsstadien sowie Beginn und Dauer von Diapausen sind in der Literatur übereinstimmend auf die im jeweiligen Gebiet herrschenden biotischen und abiotischen Umweltfaktoren zurückzuführen. Die Maxima bimodaler Aktivitätsverläufe treten nach GRAY (1991) bei separaten, sich zum Teil überschneidenden *Ixodes ricinus*-Teilpopulationen im Frühsommer und im Herbst auf, wobei die Höhe des Herbstpeaks in der Regel niedriger ist. In dem zu Mitteleuropa vergleichsweise milderen Klima Irlands ist die Aktivität der Adulti in den meisten Jahren im Frühherbst höher als im Frühjahr, die der Nymphen im Herbst niedriger und die Larvalaktivität im Juli/August am höchsten, wobei ein kleinerer Peak etwa im Mai vorkommen kann. Meist saugen die überlebenden Larven des Vorjahres erst nach der Diapause im Frühjahr und häuten sich im Mitt- bis Spätsommer. In ähnlicher Weise erfolgt die Entwicklung der Nymphen. Sie überwintern in Abhängigkeit der klimatischen Verhältnisse im Herbst in gesogenem oder ungesogenem Zustand. Die jungen Adulti werden oft erst im übernächsten Frühjahr aktiv.

Der Aktivitätsverlauf von *Ixodes ricinus* in Mitteleuropa wird im Vergleich zu den Britischen Inseln durch den stärker kontinentalen Charakter des Klimas bestimmt. Der durchschnittliche Überwinterungserfolg beträgt bei Nymphen 20 %, bei Larven nur etwa 5 % (PRETZMANN et al., 1964). Die Häutung erfolgt bei beiden subadulten Stadien etwa zwischen Mitte Juli und Anfang Oktober. Während ungesogene Nymphen im folgenden Frühjahr aktiv werden, tritt bei im Herbst gesogenen Individuen dieses Stadiums eine Verzögerung der Entwicklung ein. Sie häuten sich nicht vor dem Sommer, und die jungen Adulti werden erst im Herbst oder im darauffolgenden Frühjahr aktiv (KAHL 1997a).

2.2.4 Abiotische Umweltfaktoren

Aktivitätsdynamik und Entwicklungszyklus von *Ixodes ricinus* werden sowohl von extrinsischen als auch von intrinsischen Faktoren beeinflusst. Unter extrinsischen Faktoren werden neben der geographischen Lage der Habitate und der darin herrschenden klimatischen Verhältnisse wie Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit, Niederschlagshöhe und Sonnenscheindauer alle im Habitat von *Ixodes ricinus* auftretenden Umweltkomponenten verstanden. Intrinsische Faktoren fassen die biochemischen und die physiologischen Eigenheiten der Zecke zusammen, die die Reaktion auf die äußeren Bedingungen bestimmen. Beide Arten von

Faktoren bedingen die geographische Verbreitung, die Lebensweise, das Wirtsspektrum und letztlich die Fähigkeit der Transmission von Pathogenen (DANIEL & DUSBABEK, 1994).

Von den extrinsischen Faktoren hat vor allem die Temperatur einen wesentlichen Einfluß auf den Entwicklungszyklus, die Aktivitäts- und Populationsdynamik von *Ixodes ricinus*. Dieser Aspekt wurde bereits in den 30er Jahren von MACLEOD (1934, 1935, 1939) nachgewiesen. Neben dem Einfluß der Temperatur betrachtete MILNE (1945) auch die Auswirkungen von Sonneneinstrahlung sowie Feuchtigkeit im Habitat. Von beiden Autoren wurde ein Zusammenhang von Temperaturverlauf und Häufigkeit freilandgefangener bzw. parasitierender Zecken aller Stadien dargestellt. Dabei nahm die Zahl gesammelter Individuen mit zunehmender Erhöhung der Sommertemperatur und der damit oft verbundenen geringeren relativen Luftfeuchte ab. Aktuelle Untersuchungen z. B. von PERRET et al. (2000) bestätigen diese Ergebnisse. Tageszeitliche Aktivitäten werden nach Untersuchungen von BELOZEROV (1982) neben der Temperatur besonders durch Solarstrahlung und Luftfeuchte bestimmt. BABENKO (1974) fand eine Korrelation von Solarstrahlung und der Dichte wirtssuchender Nymphen von *Ixodes ricinus* und *Ixodes persulcatus*, konnte allerdings im Gegensatz zu den bereits genannten Autoren keinen Zusammenhang zwischen Temperatur und Nymphendichte herstellen. Spätere Arbeiten (DANIEL, 1978; NOSEK, 1978; KAHL & KNÜLLE, 1988), die sich mit dem Einfluß der Temperatur detaillierter auseinandersetzten, bestätigen oben genannte Ergebnisse.

So beginnt nach KAHL & KNÜLLE (1988) die Aktivität von *Ixodes ricinus* bei Tagesmitteltemperaturen von 5 - 7 °C bzw. Tagesmaxima von ca. 10 °C (etwa März/April). In den Ergebnissen ihrer Untersuchungen in Berliner Forsten zeigte sich die höchste Wirtssuchaktivität im Frühsommer (Mai/Juni), wobei nach den Autoren auch im April oder im Juli eine hohe Zahl wirtssuchender Zecken zu finden sein kann. PERRET et al. (2000) gaben eine Tagesmindesttemperatur von 1,9 °C für das Einsetzen der Wirtssuchaktivität an. Ab 10,5 °C wurden nach den selben Autoren kontinuierlich, zwischen 6,6° und 8,0 °C gelegentlich Zecken gefangen. Die Tagesdurchschnittstemperaturen lagen bei -1,2 °C für das Einsetzen der Wirtssuchaktivität, bei 5,2 °C für kontinuierlichen und zwischen 1,9 und 3,8 °C für gelegentlichen Fang (PERRET et al., 2000). Diese in der Schweiz (Neuchatel) erzielten Resultate bestätigen im Wesentlichen die Ergebnisse von KAHL & KNÜLLE (1988).

Sonnenexponierte Standorte, besonders in regenarmen Jahren, begünstigen eine Sommerdepression des Aktivitätsverlaufes und zeigen aus diesem Grund häufig eine Bimodalität. Larven werden in den meisten Habitaten erst 1 - 2 Monate später aktiv als die übrigen Stadien (GRAY 1991). Die tageszeitliche Wirtssuchaktivität ist wesentlich von der mikroklimatischen Entwicklung abhängig, da das Mikroklima unmittelbaren Einfluß auf die Lebensaktivitäten der Zecke ausübt. NOSEK et al. (1978) gaben für Mitteleuropa einen Aktivitätsbeginn bei etwa 5 °C bis 15 °C Lufttemperatur an. Die Normalaktivität für Adulti liegt nach dem selben Autor bei Lufttemperaturen von etwa 18 °C bis 25 °C, die der Nymphen zwischen 10 °C und 22 °C und die der Larven zwischen 15 °C und 27 °C.

Insgesamt konnte aufgrund variierender klimatischer Verhältnisse in mehreren Gebieten und der gleichzeitig beobachteten regionalen Verschiebung der Aktivitätsmaxima von *Ixodes ricinus* ein unmittelbarer Zusammenhang von Klimafaktoren im Untersuchungsgebiet und der Aktivitätsdynamik abgeleitet werden, der auch in aktuellen Publikationen Bestätigung findet. Beispielsweise führten LINDGREN et al. (2000) aufgrund ihrer Populationsuntersuchungen von Anfang der 80er bis Mitte der 90er Jahre in Schweden die zunehmende Dichte und Verbreitung von *Ixodes ricinus* auf das im Verlaufe der Untersuchungsperiode milder werdende Klima zurück.

Auch der Einfluß weiterer extrinsischer Faktoren wurde schon frühzeitig in der Literatur beschrieben. So wies bereits LEES (1946) auf die Bedeutung eines hohen Luftfeuchteniveaus in den Mikrohabitaten von Zecken hin. Eingehende Untersuchungen zum Wasserhaushalt und den damit verbundenen ökophysiologischen Bedingungen lieferten KAHL & KNÜLLE (1988), KAHL (1989), KAHL (1991) und NEEDHAM & TEEL (1991). KNÜLLE & WHARTON (1964) bezeichneten den kritischen Wert der relativen Luftfeuchte, unter dem ein kontinuierlicher Wasserverlust eintritt als CEH (critical equilibrium humidity). Dieser Wert variiert in Abhängigkeit der Zeckenart zwischen 75 % und 94 %. Folglich müssen in Gebieten mit Zeckenvorkommen während der Wirtssuchaktivität zumindest mikroklimatisch entsprechende Mindestwerte dieses Parameters erreicht werden.

Keiner der Umweltfaktoren wirkt isoliert in den natürlichen Habitaten. Gemeinsam mit den häufig betrachteten abiotischen Komponenten Temperatur und relativer Luftfeuchte spielen Faktoren wie Sonnenlicht, Photoperiode, Niederschläge, Luftzirkulationen, Gaskonzentrationen in der Luft (besonders Kohlendioxid), Luftdruck, Magnetfelder, Solarstrahlung und

vielleicht noch einige derzeit unbekannte Einflüsse in der Wirkung ihrer Gesamtheit eine Rolle (DANIEL & DUSBABEK, 1994) und führen zu bestimmten Aktivitäten der Zecken. Eines der drei von LEONOVICH (1989) unterschiedenen Verhaltensmustern von Adulti der Art *Ixodes persulcatus* beschreibt das „Schutzsuch-Verhalten“ als Reaktion auf ungünstige klimatische Bedingungen, eine Strategie, die neben der Wirtssuchaktivität eine wesentliche Voraussetzung für die Existenz einer Zeckenpopulation darstellt.

Der Jahresverlauf der Aktivitätsdynamik von Zecken kann in der Regel gut am Jahrgang von Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen im Habitat und der damit verbundenen Verhaltensänderung der Zecken erklärt werden, wobei Besonderheiten im Witterungsverlauf des Vorsommers (z. B. lange Trockenperioden) und des Winters eine nicht unwesentliche Rolle spielen (BAUCH, 1972; LOYE & LANE, 1988; DANIELS, 1989; MISCEVIC et al., 1989; L'HOSTIS et al., 1995; CLARK, 1995; BERTRAND & WILSON, 1996; TÄLLEKLINT & JAENSON, 1996a).

2.2.5 Vegetation

Ixodes ricinus bevorzugt abwechslungsreiche, nicht zu trockene Biotope, z. B. lichte Wälder mit dichtem Unterholz, Wegränder, vergraste Waldlichtungen u. ä. (BABOS & EICHLER, 1960; NASS, 1963; KAHL & KNÜLLE, 1988) bzw. Mischwälder und Buschvegetation (SONENSHINE, 1993), die gleichzeitig optimale Bedingungen für potentielle Wirtstiere bieten. Wesentlich ist das Vorhandensein einer Laubstreuaufgabe des Bodens (KAHL & KNÜLLE, 1988).

Geeignete Habitate für *Ixodes ricinus* werden anhand des Vorkommens bestimmter Pflanzengesellschaften charakterisiert. Dazu gehören neben dem für Mitteleuropa ursprünglichen Querceto-Carpinetum-Typ mit Dominanz von Eichen (*Quercus spec.*) und Hainbuche (*Carpinus betulus*) vor allem sekundäre Pflanzengesellschaften, die die heutigen Misch- und Nadelwälder mit ihrem vielfältigen Artenspektrum in der Kraut- und Strauchschicht bilden und geeignete Mikrohabitate für jedes Zeckenstadium schaffen (LIEBISCH, 1978; WALTER & LIEBISCH, 1980). DANIEL & KOLAR (1991) wiesen insbesondere auf Saumbereiche von Mischwäldern als bevorzugte Habitate von *Ixodes ricinus* hin.

Für den europäischen Raum wurde der Einfluß bestimmter Pflanzengemeinschaften auf Zecken- bzw. Wirts- und Erregervorkommen durch die Einstellung bestimmter mikroklimatischer Bedingungen vielfach beschrieben (ROSICKY & HEJNY, 1961; LOEW et al., 1963; NOSEK et al., 1970; TOVORNIK, 1970). Bereits in einer früheren Arbeit wies MILNE (1944) auf Zusammenhänge von Dichteverteilung von Zecken und Vegetationstyp hin. Er fand Zusammenhänge zwischen Häufigkeit von Zecken und dem Vorkommen bestimmter Pflanzenarten in Nordengland. Weiterhin nahm nach diesen Untersuchungen die Nymphenanzahl mit der Dichte der Bodenvegetation zu.

Die Variabilität von Aktivitätsdichten im Jahresverlauf aufgrund unterschiedlicher Vegetationsstrukturen in den Habitaten wurde von GRAY (1991, nach 15 veröffentlichten Quellen) detailliert beschrieben (Abb. 2.2.3). Die Aktivitätsverläufe von Nymphen und Adulti waren in allen untersuchten Habitatstypen ähnlich. Während in offenen Wiesen die stärksten Wirtsuchaktivitäten der Frühjahrspopulation vergleichsweise am frühesten im Jahr (Ende März, Anfang April) mit relativ steilem Peak auftraten, waren die Verlaufskurven mit zunehmender Vegetationsdichte flacher. Bei meßbaren Peaks der Herbstpopulation zeigte sich ein ähnliches Bild, wobei die höchste Zeckendichte in freiem Gelände etwa in der Zeit von Anfang August bis Anfang September festzustellen war. Die maximale Frühjahrs-Aktivitätsdichte der Larven lag bei allen Habitatstypen etwa Ende Mai/Anfang Juni, wobei die höchste Aktivität in der unteren Vegetation von Laubwäldern gemessen wurde. Larven der Herbstpopulation zeigten ein ähnliches Verhalten wie Nymphen und Adulti, die Maxima traten jedoch noch im Sommerbereich auf.

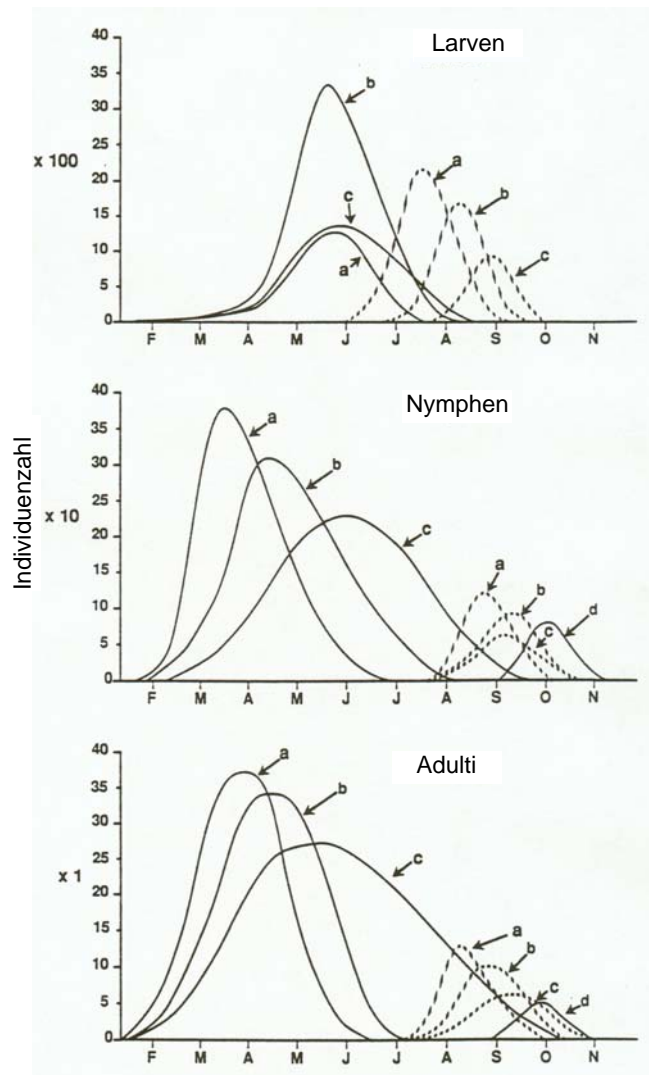


Abb. 2.2.3: Saisonale Aktivität von *Ixodes ricinus* in Habitaten mit unterschiedlicher Vegetationsstruktur unter Einfluß von Klima, Wirtsverfügbarkeit und Wetter nach GRAY (1991)
a) freie Wiese,
b) dichte Hangvegetation, sekundäre Laubwälder,
c) vor Witterungseinflüssen besonders geschützt liegende Gebiete,
d) vom Frühjahr stammende, im Herbst parasitierende Individuen:
—— Frühjahrspopulation, Herbstpopulation

Das Zeckenvorkommen steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Populationsdichte der entsprechenden Wirtstierarten. Nach WILSON et al. (1988) besteht eine direkte Beziehung zwischen Dichte der Zeckenpopulation und Populationsdichte des Wildes. Folglich muß die vorhandene Vegetationsstruktur den Lebensbedingungen eines Spektrums von Wirtstierarten entsprechen.

Dabei spielt möglicherweise eine bestimmte Höhe der Vegetation hinsichtlich der Wirtssuchaktivität eine Rolle. In Südafrika wurden entsprechende Untersuchungen unter Einbeziehung

des Verhaltens der Vertikalmigration an *Ixodes rubicundus* durchgeführt (FOURIE et al., 1996). Es zeigte sich, daß auf Untersuchungsflächen mit suboptimaler Vegetationshöhe (zu kurze Vegetation) sowohl das Ausmaß der vertikalen Migration als auch die Überlebensfähigkeit von *Ixodes rubicundus* sank. Diese Beobachtung führte die Autoren zu der Schlußfolgerung, daß bei entsprechenden Bearbeitungsmaßnahmen (z. B. Mähen) die Dichte von Zeckenpopulationen in der Vegetation und damit auch die Zeckeninfestation an den Wirtstieren abnimmt. Es kann davon ausgegangen werden, daß sich dieses Verhalten nicht auf die Zeckenart *Ixodes rubicundus* beschränkt.

Als limitierend für das Vorkommen von *Ixodes ricinus* werden in erster Linie anthropogene Einflüsse mit Veränderung der Vegetationsstruktur im Habitat angegeben (CERNY, 1965). Es erfolgt damit nicht nur eine Veränderung der Lebensgrundlage für die Zecke, sondern auch für deren potentielle Wirts- bzw. Reserviertiere. Dies betrifft vor allem Flächen mit land- und forstwirtschaftlicher Nutzung sowie Bebauung in urbanen Lebensräumen (LIEBISCH, 1997).

Voraussetzung für ein hohes Zeckenvorkommen ist das Vorhandensein einer Krautschicht, in deren Bereich sich eine Pufferzone zwischen feuchter Bodenschicht und äußerer Atmosphäre mit einer relativen Luftfeuchte von > 90 % ausbilden kann und somit die Möglichkeit des Überstehens trockener Sommermonate gegeben ist (MACLEOD, 1935; MILNE, 1944; KURTENBACH et al., 1995).

2.2.6 Wirtstiere

SONENSHINE (1975) kategorisiert Zeckenspezies hinsichtlich ihrer Wirtsspezifität in Spezialisten und Generalisten. Als euryphage Zecke kann *Ixodes ricinus* an einer größeren Anzahl verschiedener Arten von Wirbeltierwirten parasitieren, ist also ein typischer Generalist. Alle heimischen Schildzeckenarten sind dreiwirtig, d. h., jedes Stadium saugt einmal an einem Wirt. In Deutschland sind bis heute mindestens 35 Säugetier- (darunter auch Haustiere sowie der Mensch), 45 Vogel- und einige Reptilienarten bekannt, die als Wirte fungieren (WALTER & LIEBISCH, 1980). Im gesamten Verbreitungsgebiet parasitiert *Ixodes ricinus* nach heutigem Kenntnisstand an 148 Säugetier-, 149 Vogel- und 20 Reptilienarten (ANDERSON, 1991).

Das Wirtsspektrum der einzelnen Entwicklungsstadien ist wesentlich abhängig von deren Aktionsraum in der Vegetation. Während Larven mit einem relativ beschränkten vertikalen und horizontalen Aktionsradius in der unteren Krautschicht hauptsächlich bodenbewohnende Kleinsäuger befallen, kommen für Nymphen, die bis zu ca. 50 cm in die Vegetation steigen können, vermehrt kleinere und größere Wirbeltierwirte (Säugetiere, Vögel, Reptilien) in Frage (WALTER & LIEBISCH, 1980; MATUSCHKA et al., 1991; MATUSCHKA & SPIELMAN, 1992; DE BOER, 1993; GERN et al., 1997).

In Abhängigkeit vom Habitatstyp werden für Europa als Larven-Hauptwirte die Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) (RADDA, 1968; NILSSON & LUNDQUIST, 1978; NILSSON, 1988; MATUSCHKA et al., 1990a,b, 1991; AESCHLIMANN et al., 1986; GRAY et al., 1999), die Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) (RADDA et al., 1969; BAUCH, 1973; MATUSCHKA et al., 1990a,b, 1991), ferner die Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) (PRETZMANN et al., 1964; NILSSON & LUNDQUIST, 1978; NILSSON, 1988; GRAY et al., 1999) sowie einige andere Arten der Echten Mäuse (Muridae) und der Wühler (Arvicolidae) angegeben. Darüber hinaus spielen auch Spitzmäuse (Soricidae et Crociduridae) in dieser Hinsicht in einigen Gebieten eine Rolle. In Irland besitzt *Apodemus sylvaticus* aufgrund ihrer relativen Häufigkeit im Vergleich zu anderen potentiellen Säugetierwirten eine besondere Bedeutung, sowohl als Wirt insbesondere für Zeckenlarven als auch als Reservoir für *Borrelia burgdorferi* (siehe Kap. 2.3.1.) (GRAY et al., 1995).

Auf den Britischen Inseln gilt der Jagdfasan (*Phasianus colchicus*) als bedeutender Wirt für subadulte Zeckenstadien. Untersuchungen von CRAINE et al. (1994; 1995) zufolge war die Larveninfestation an dieser Vogelart zum Teil um das Dreifache höher als an *Apodemus sylvaticus*. Bereits AESCHLIMANN et al. (1974) wies auf die Rolle von Vögeln, insbesondere von Singvögeln, als häufige Wirtstiere für subadulte Stadien hin. Einer Arbeit von HUMAIR et al. (1993) zufolge zeigen Amseln (*Turdus merula*), Singdrosseln (*Turdus philomelos*) sowie Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) besonders hohe Infestationen.

Nach MATUSCHKA et al. (1993) können auch subadulte Stadien an größeren Wildarten parasitieren. Sie sind dann am Körper dieser Wirte überwiegend in den unteren Bereichen, etwa an den Extremitäten zu finden. Nymphen wurden häufig auch am Kopf dieser Wirte beobachtet.

Wirtssuchende Adulti findet man in Höhen von etwa 25 cm bis 100 cm. Ihre bevorzugten Wirte in Europa sind verschiedene Wildarten, insbesondere Reh- (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*). Seltener findet man sie an Igel (*Erinaceus europaeus*), Mardern (Mustelidae), Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*), Hasentieren (Lagomorpha) oder größeren Vögeln, wie Mäusebussard (*Buteo buteo*) oder Waldkauz (*Strix aluco*) (LIEBISCH, 1997).

Veränderungen in der Bestandsgröße zeckenrelevanter Wildarten haben offensichtlich eine evidente Bedeutung bei der Verbreitung von *Ixodes ricinus*. In Nordamerika wurde die erhöhte Abundanz von *Ixodes scapularis* als Folge von Bestandsvergrößerung und Ausbreitung des Weißwedelhirsches (*Odocoileus virginianus*) gesehen (SPIELMAN et al., 1985; BARBOUR & FISH, 1993). In Irland ergaben Untersuchungen von GRAY et al. (1999) ebenfalls eine Abhängigkeit der Zeckendichte von der Präsenz des Wildes.

2.3 Transmission und saisonale Verteilung von *Borrelia burgdorferi* im Naturherd

2.3.1 Überträger- und Barrierewirte

Zur Einordnung der Wirtstiere hinsichtlich ihrer Funktion bei der Aufrechterhaltung eines Naturherdes der Lyme-Borreliose und anderer durch Zecken übertragbarer Krankheiten stellte KAHL (1997b) folgendes Begriffsschema auf (Abb. 2.3.1).

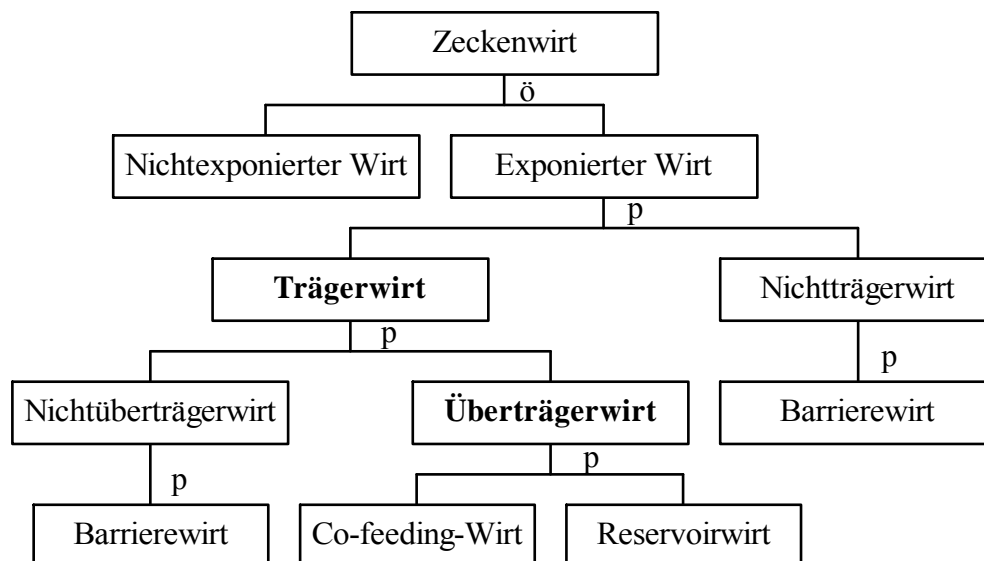


Abb. 2.3.1: Schema der Einteilung von Wirtstypen nach KAHL (1997b)

Im ökologischen Sinne (ö) erfolgt eine Einteilung in nichtexponierte und in exponierte Zeckenwirte. Als „exponiert“ werden potentielle Wirte bezeichnet, die generell einer Zeckeninfestation ausgesetzt sind. Diese werden wiederum nach physiologischen Gesichtspunkten (p) in Trägerwirte und Nichtträgerwirte untergliedert. Die Trägerwirte werden weiterhin in Nichtüberträgerwirte und in Überträgerwirte unterteilt. Nichtträger- und Nichtüberträgerwirte fungieren als sogenannte „Barrierewirte“ im Naturherd, sie unterbrechen also die Infektionskette. Da nach Untersuchungen von GERN & RAIS (1996) „Co-feeding-Transmission“ von *Borrelia burgdorferi* vorkommt, ist es nach KAHL (1997b) erforderlich, Co-feeding-Wirte und Reservoirwirte begrifflich als „Überträgerwirte“ zusammenzufassen. Dabei ist es möglich, daß ein Reservoirwirt gleichzeitig auch Co-feeding-Wirt sein kann.

In Europa sind *Apodemus flavicollis*, *Apodemus sylvaticus* und *Clethrionomys glareolus* als hauptsächliche Überträgerwirte (Reservoirwirte) bekannt (AESCHLIMANN et al., 1986, HOV-MARK et al., 1988; VITTOZ et al., 1990; DE BOER, 1993; TÄLLEKLINT & JAENSON, 1993). MATUSCHKA et al. (1994, 1996b, 1997) zeigten in ihren Untersuchungen die Reservoirkompetenz von Siebenschläfer (*Glis glis*), Wanderratte (*Rattus norvegicus*) und Hausratte (*Rattus rattus*), CRAINE et al. (1997) vom Grauhörnchen (*Sciurus carolinensis*) in Großbritannien, das in einigen Gebieten relativ zahlreich ist und als Kulturfolger zu einem erhöhten Risiko der Lyme-Borreliose beitragen kann. PIESMAN & GRAY (1994) wiesen auf die vorrangige Bedeutung verschiedener Nagetiere (Rodentia) als Borrelien-Reservoir hin, es wurden jedoch auch Spitzmäuse (*Sorex araneus*, *Sorex minutus*) als reservoirkompetent identifiziert (TÄLLEKLINT & JAENSON, 1993). Einer Studie zufolge kamen in einem Gebiet im Westen Irlands hauptsächlich Vögel als Überträgerwirte für *Borrelia burgdorferi* in Betracht, da in den Zecken ausschließlich *Borrelia garinii* und *Borrelia valaisiana* nachweisbar waren. Desweiteren waren die Kleinsäuger dort nur in sehr geringer Zahl infiziert (GRAY, 1999; 2000).

Die Reservoirkompetenz verschiedener Vogelarten sowie größerer Säugetiere (z. B. Cervidae) ist in der Literatur umstritten. Während AESCHLIMANN et al. (1986) das Europäische Reh (*Capreolus capreolus*) für reservoirkompetent hält, kommt diese Wildart als Überträger von *Borrelia burgdorferi* nach TÄLLEKLINT & JAENSON (1993) nicht in Frage und würde somit, in gleicher Weise wie der nordamerikanische Weißwedelhirsch (TELFORD III et al., 1988), nach der Definition von KAHL (1997) als Barrierewirt fungieren. Auch für Irland wurden die Cervidae als nicht besonders geeignete Reservoirwirte beschrieben (GRAY et al., 1999).

MATUSCHKA et al. (1993) vermuteten, daß im Blut der in die Untersuchung einbezogenen heimischen Ungulata-Arten (*Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Dama dama*, *Ovis ammon musimon*) ein spirochaetocidaler Faktor vorläge, welcher die im Mitteldarm der Zecke vorhandenen Borrelien während der Diapause nach dem Saugakt abtötet. Diese Schlußfolgerung ergab sich aus der Tatsache, daß weniger als 1 % der am Wild gesogenen und entweder vor oder nach der Häutung zum nächsten Stadium untersuchten Zecken im Mitteldarm *Borrelia burgdorferi* aufwiesen.

Die Rolle von Vögeln wird hinsichtlich ihrer Funktion im Naturherd der Lyme-Borreliose sowohl in Europa als auch in Nordamerika in der Literatur kontrovers diskutiert (MATHER et al., 1989; ANDERSON et al., 1990). Während MATUSCHKA & SPIELMAN (1992) verschiedene Vogelarten wie beispielsweise die Amsel (*Turdus merula*) als Barrierewirte einstufen, sehen HUMAIR et al. (1993) das Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) als potentiellen Überträgerwirt, in geringem Umfang auch Amsel (*Turdus merula*) und Singdrossel (*Turdus philomelos*). Ihren Untersuchungen zufolge waren 16 % der von Singvögeln abgesammelten Larven und 22 % der Nymphen mit *Borrelia burgdorferi* s. l. infiziert. Anhand von durchgeführten Hautbiopsien und Xenodiagnosen gehört nach CRAINE et al. (1997) auch der Jagdfasan (*Phasianus colchicus*) zu den Reservoirwirten von *Borrelia burgdorferi*. Zu dieser Erkenntnis gelangten auch KURTENBACH et al. (1998b). Bei neueren Untersuchungen verschiedener Singvögel lies sich mittels Hautbiopsien ein Infektionsstatus mit *Borrelia valaisiana* und *Borrelia garinii* feststellen. HUMAIR (2002) ist allerdings der Ansicht, daß diese Daten keine definierten Aussagen über eine Reservoirkompetenz zulassen. Anhand von Xenodiagnosen konnte auch HUMAIR (2002) die Möglichkeit einer Spirochaetenübertragung auf borrelienfreie Zecken ermitteln. Auf der Grundlage von PCR-Untersuchungen halten ebenso KAISER et al. (2002) eine Reservoirkompetenz verschiedener Singvogelarten, darunter Nachtigall (*Luscinia megarhynchos*), Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*), Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*) und Heckenbraunelle (*Prunella modularis*) für möglich.

Als sicher kann die Rolle von heimischen Reptilienarten, insbesondere von Eidechsen (Lacertidae) als Barrierewirte betrachtet werden. In entsprechenden Untersuchungen wurde keine der an diesen Wirten parasitierenden Zecken mit Borrelien infiziert (MATUSCHKA et al., 1992), obwohl Zaun- und Waldeidechsen durchaus eine hohe Infestation subadulter *Ixodes ricinus* aufweisen können (bis ca. 70 Nymphen pro Wirt; MÖLLER, 1996).

2.3.2 Transmissionsmodi und Prävalenzverhalten von *Borrelia burgdorferi*

In der Literatur sind der transstadiale und der transovariale Transmissionsmodus von *Borrelia burgdorferi* beschrieben worden. Bei der transstadialen (horizontalen) Übertragung, die primäre Bedeutung in den Naturherden der Borreliose hat, werden die mit der Blutmahlzeit aufgenommenen und im Mitteldarm der Zecke angereicherten Erreger mit jeder Häutung weitergegeben. Generell wird festgestellt, daß dadurch die Borrelienprävalenz von Stadium zu Stadium zunimmt (z. B. WILSKE et al., 1987; KAHL et al., 1989). Beispielsweise fand BERGMANN (1990) bei freilandgefangenen Zecken in Norddeutschland Borrelienprävalenzen von 1,1 % bei Larven, von 4,1 % bei Nymphen und von 13 % bei Adulti, während OLBRICH & FINKBEINER-WEBER (1990) im gleichen Gebiet mit 3,14 % bei Larven, 8,57 % bei Nymphen und ca. 30 % bei Adulti höhere Prozentwerte ermittelten.

Ein weiterer Weg der Erregerverbreitung ist die transovariale Transmission. Werden die Ovarien des Weibchens mit dem Erreger besiedelt, besteht die Möglichkeit der Übertragung auf die Eier und damit auf die Larven der Folgegeneration. Erste Untersuchungen zum Vorkommen der transovarialen Übertragung lieferten BOSLER et al. (1983), STANEK et al. (1986) und BURGDORFER et al. (1989).

Eine wesentliche Rolle im Übertragungsprozeß von *Borrelia burgdorferi* und damit für die Ausbreitung des Erregers im Naturherd spielen Co-feeding-Prozesse (GERN & RAIS, 1996). Durch die Übertragung der Erreger von Vektor zu Vektor über den Wirt ist die Möglichkeit zur schnelleren Verbreitung im Naturherd gegeben.

Die Infektionsraten der transovarial infizierten, gesogenen *Ixodes ricinus*- Larven werden in der Literatur überwiegend mit niedrigen Werten (0 % - 5 %) angegeben (WILSKE et al., 1987; ZHIOUA et al., 1988; MEHL et al., 1989; DOBY et al., 1990; MISEREZ et al., 1990; BERGMANN, 1990). Lediglich in Untersuchungen von RIJPKEMA & BRUININK (1996) finden sich mit 3 % - 20 % relativ hohe Borrelienprävalenzen in Larven. Auch HALOUZKA et al. (1995) ermittelten einen für das Larvalstadium hohen Prozentsatz freilandgefangener, infizierter Individuen (6,3 %). KAHL et al. (1999) wiesen in ihren Untersuchungen eine potentielle Möglichkeit der Übertragung von *Borrelia burgdorferi* auf Wirtstiere nach, hielten es aber für verfrüht, *Ixodes ricinus*-Larven eine bedeutende Rolle als Vektor im Naturherd zuzuschreiben. Allerdings ist aufgrund der hohen Abundanz parasitierender Larven an Kleinsäugetern trotz der niedrigen Borrelienprävalenz ein Argument für eine Funktion als Überträger von Spirochaeten gegeben

(KAHL et al., 1998). Hierfür sind in Zukunft weitere Untersuchungen notwendig. Die epidemiologische Bedeutung der transovarialen Transmission wurde zunächst als gering eingeschätzt (MATUSCHKA & SPIELMAN, 1986; SONENSHINE & MATHER, 1994). In mehreren Studien zeigte sich jedoch das potentielle Infektionsvermögen der Larven sowohl im Freiland als auch im Laborversuch. STANEK et al. (1986) sowie KRAMPITZ (1986) wiesen an splenektomierten Gerbilen (*Meriones unguiculatus*) und Weißen Mäusen larvenvermittelte Infektionen mit *B. burgdorferi* s. l. nach. TOUTOUNGI & GERN (1993) beobachteten eine Borrelienübertragung von transovarial infizierten *I. hexagonus* - Larven auf den Igel. Auf die Bedeutung von Zeckenlarven als Vektor wurde aufgrund der mitunter hohen Befallsdichte auf den Reservoirwirten mehrfach hingewiesen (DE BOER et al., 1993; KURTENBACH et al., 1995; RANDOLPH & CRAINE, 1995). KAHL et al. (1999) untermauerten diese These mit Xenodiagnoseversuchen wie STANEK et al. (1986) und KRAMPITZ (1986) an Mongolischen Gerbilen. Auch neueste Untersuchungen von HAMMER et al. (2002) zeigten, daß das Larvenstadium durchaus in der Lage ist, einen Wirt mit *Borrelia burgdorferi* s. l. zu infizieren. Im Experiment der Autoren waren 13 von 19 Mongolischen Gerbilen, die von freilandgefangenen Zeckenlarven parasitiert wurden, seropositiv. Vier der 13 Gerbile zeigten eine positive Xenodiagnose.

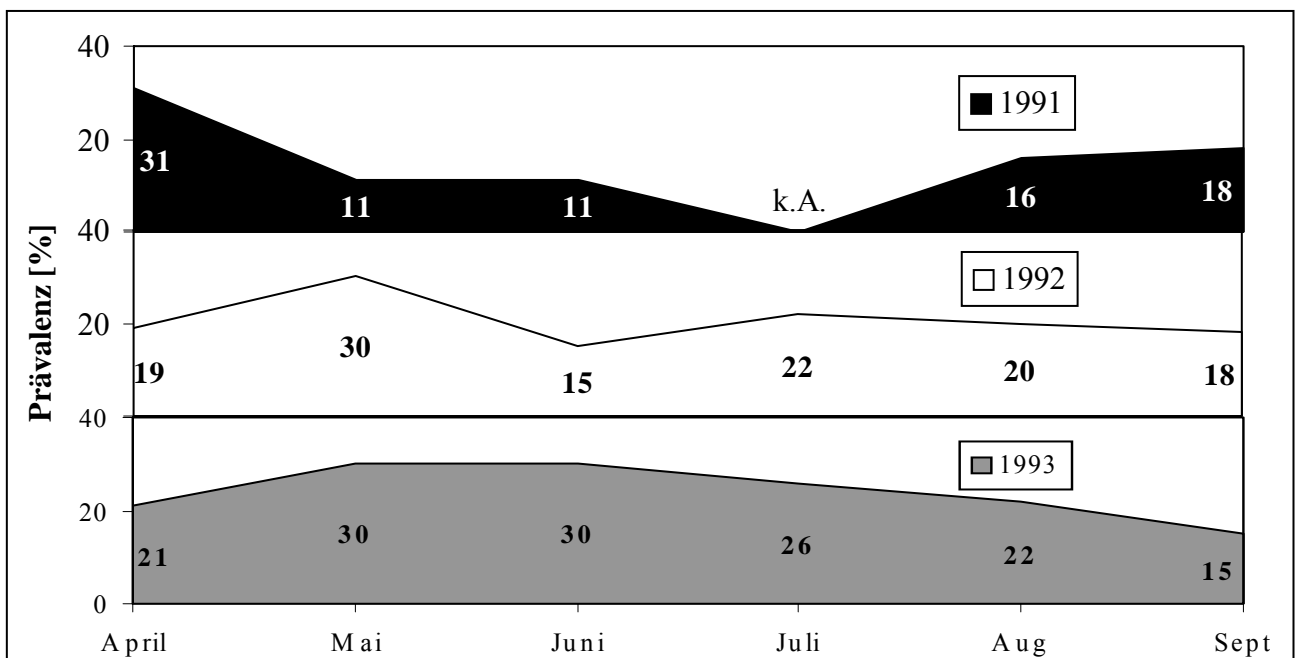


Abb. 2.3.2: Borrelienprävalenzen in *Ixodes ricinus*-Nymphen im Jahresverlauf nach TÄLLEKLINT & JAENSON (1996a)

Das Nymphenstadium erfüllt eine wichtige Funktion in der Aufrechterhaltung des Naturherdes der Lyme-Borreliose, vor allem durch die Vielfalt potentieller Wirtstiere. Die Borrelienprävalenz liegt mit ca. 5 % - 30 % (KAHL, 1999) wesentlich höher als die der Larven. TÄLLEKLINT & JAENSON (1996a) bestätigten diese Feststellung in ihren monatlichen Untersuchungen (April – September) der Jahre 1991 – 1993 (Abb. 2.3.2).

Im ersten Untersuchungsjahr (1991) wurde ein starker Abfall der Borrelienprävalenz von April (31 %) zu Mai (11 %) beobachtet, während im Spätsommer eine leichte Erhöhung eintrat. Im zweiten Untersuchungsjahr (1992) bewegten sich die Werte um ca. 20 % (außer einem Maximum im Mai mit 30 % und einem Minimum mit 15 % im Juni). Eine kontinuierlich hohe Borrelienprävalenz konnte im dritten Untersuchungsjahr (1993) im Mai und im Juni festgestellt werden, die im Laufe des Spätsommers nur langsam abnahm. Weiterhin kamen TÄLLEKLINT & JAENSON (1996b) zu dem Schluß, daß die Borrelienprävalenz mit der Nymphendichte bis zu zehn Nymphen pro 100 m² steigt und ab einer Dichte von 20 Nymphen pro 100 m² wieder sinkt (Abb. 2.3.3). Mitunter wurden bei Nymphen saisonale Maximalprävalenzen im November gefunden (HUBALEK et al., 1994).

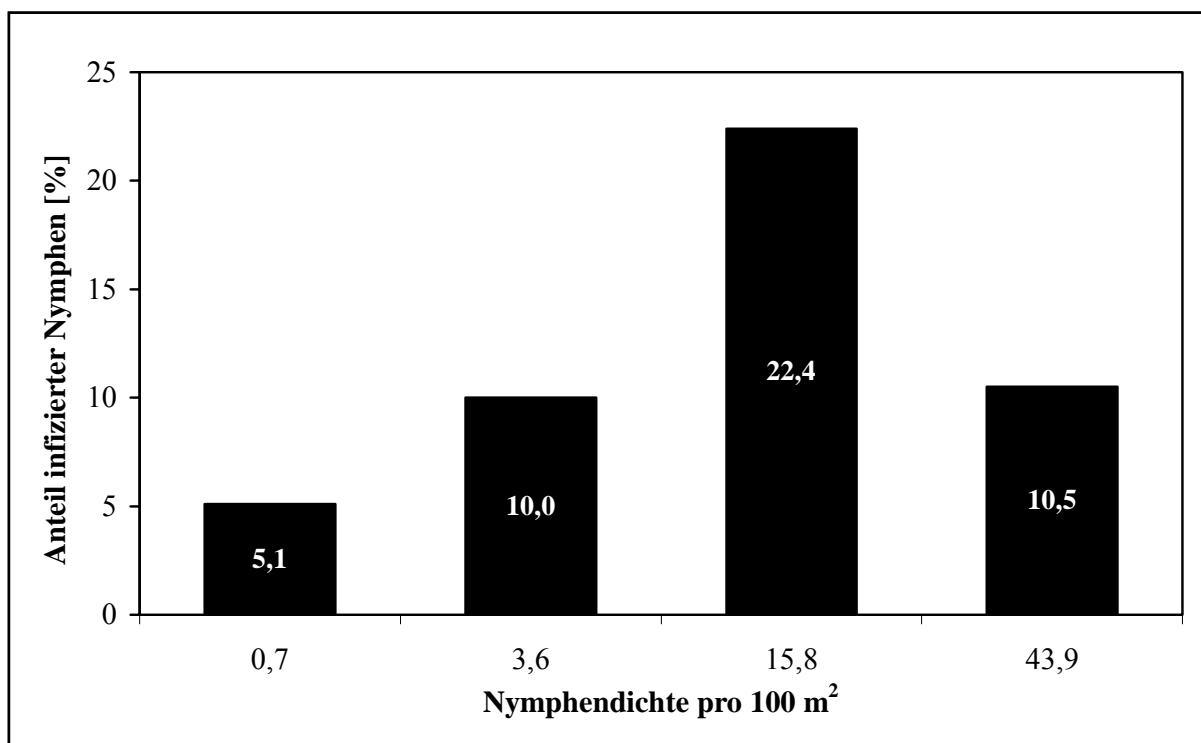


Abb. 2.3.3: Anteil mit *Borrelia burgdorferi* s. l. infizierter *Ixodes ricinus*-Nymphen in Abhängigkeit von der Nymphendichte nach TÄLLEKLINT & JAENSON (1996b)

Tab. 2.3.1: Borrelienprävalenzen freilandgefangener Zecken der Art *Ixodes ricinus* L., 1758 in Europa (verschiedene Literaturdaten)

Quelle	Fangregion	Stadium	Prävalenz [%]	Anmerkung
KAHL et al. (1989)	Berlin/West (D)	Nymphen Weibchen Männchen	2,5 10,2 5,3	1986; minimale Infektionsrate (Poolproben)
HUBALEK et al. (1990)	Süd-Mähren (CZ)	Weibchen Männchen	9,4 7,2	
REHAČEK et al. (1991)	Mehrere Standorte (SL) Michalovce (SL)	Weibchen Männchen Weibchen Männchen	9,6 8,7 36,6 21,0	1985 - 1989 1985 - 1989
KAHL et al. (1992)	Torgau/Sa. (D)	Nymphen	15,5 – 21,0 12,1 – 20,7	Juli September
MEJLON & JAENSON (1993)	Torö, Kungshamn-Morga (SWE)	Larven Nymphen Weibchen Männchen	0 6,8 – 12,9 15,4 – 36,4 6,7 – 27,3	1988 - 1989
HUBALEK et al. (1994)	Süd-Mähren (CZ)	Nymphen Weibchen Männchen	12,4 – 20,9 15,4 – 21,2 11,8 – 25,9	Eichenmischwald, Jahresdurchschnitt
JUNTILA et al. (1994)	Mehrere Standorte (FIN)	Nymphen Weibchen Männchen	3,8 7,5 5,3	
KIRSTEIN et al. (1997a)	Co. Kerry (IRL)	Total	29,4 13,6 24,2 18,1	Waldgebiet Straßenrand Aboretum Nationalpark
KIRSTEIN et al. (1997b)	Mehrere Standorte (IRL)	Nymphen Weibchen Männchen	13,1 20,7 19,5	
SCHEIBE et al. (1998)	Schweiz Deutschland Schweden Slowenien Rußland USA (Nordosten)	Nymphen Nymphen Adulti Nymphen Adulti Nymphen Adulti Adulti Nymphen Adulti	5 – 34 3 – 26 11 – 34 < 15 13 – 19 4 23 bis 30 25 – 50 > 50	landesweite Durchschnittswerte

Bei den adulten, ungesogenen Zecken sind die Prävalenzen von *Borrelia burgdorferi* häufig ausgeglichen (Tab. 2.3.1). Die Borrelienprävalenz liegt aufgrund der Aufnahme zweier Blutmahlzeiten im bisherigen Entwicklungszyklus im Adultstadium meist höher als bei den Nymphen. In der Tabelle (Tab. 2.3.1) sind einige auf Untersuchungen freilandgefangener Zecken basierender Borrelienprävalenzen Europas aufgeführt.

Die Erregersaisonalität und damit die Borrelienprävalenz in Vektoren und Wirtstieren sowie das Infektionsrisiko für Mensch und Haustiere ist von verschiedenen ökologischen Faktoren abhängig. GINSBERG (1988) fand eine Möglichkeit der Modellierung für die Ausbreitung der Lyme-Borreliose auf der Grundlage der im System wirkenden Faktoren. Im Mittelpunkt der in Nordamerika durchgeführten Untersuchungen standen die Zusammenhänge zwischen den Zecken (*Ixodes scapularis*) als Vektoren, den Wirbeltierwirten und den Spirochaeten als Erreger.

Die Erregerprävalenz wird errechnet aus der Infektionsdichte innerhalb der Population einer bestimmten, im Untersuchungsgebiet am häufigsten vorkommenden, reservoirkompetenten Wirtsart, der Infektiosität des Wirtes (ermittelt aus dem Anteil borrelienpositiver Zecken, die durch den Saugakt am Wirt infiziert wurden) und der Gesamtzahl der an der Wirtstierart parasitierenden Zecken. Auf der Grundlage dieser Parameter kann die Borrelienprävalenz im Naturherd saisonal über mehrere Jahre simuliert werden. Sie ist hoch, wenn die Parameterwerte ebenfalls hoch sind.

Ein weiteres, vom Ansatz her ähnliches mathematisches Modell entwickelten MATHER et al. (1989). Es beinhaltet allerdings drei ökologische Parameter, welche die Rolle reservoirkompetenter Wirtstiere und Pathogene, im spezifischen Fall *Burgdorferi burgdorferi*, in räumlicher und zeitlicher Hinsicht definieren: die Wirtsdichte, das Infektionsvermögen des Wirtes zum Vektor und der Grad des Wirt-Vektor-Kontaktes, wobei sich diese Parameter unabhängig voneinander verhalten sollen.

So sind die Erreger im Jahresverlauf unterschiedlich im Naturherd verteilt. Innerhalb der Vegetationsperiode einer Saison liegt die Hauptkonzentration von *Borrelia burgdorferi* in den Wirtstieren, während der Wintermonate dagegen in den Zecken, die dann selbst die Rolle eines Reservoirwirtes einnehmen (TÄLLEKLINT & JAENSON, 1995).

3 Eigene Untersuchungen

3.1 Aufgabenstellung

Der in der Literaturübersicht dargestellte Erkenntnisstand in der Epidemiologie der Lyme-Borreliose wurde seit der Entdeckung des Erregers ständig weiterentwickelt und ist umfassender geworden. Es stellte sich die Frage, wie dieser anhand der Untersuchungen in der Region Thüringen bereichert werden kann. Eine große Bedeutung hatte in der vorliegenden, von epidemiologischen Aspekten geprägten Arbeit die Auswahl der Untersuchungsgebiete, da gerade bei epidemiologischen Betrachtungen die Regionalität eine entscheidende Rolle spielt. Die Wahl erfolgte nach verschiedenen Gesichtspunkten. Einerseits wurde aufgrund der Funktion von *Ixodes ricinus* als Hauptvektor von *Borrelia burgdorferi* von Lage und Charakteristik der Gebiete eine ausreichende Abundanz von *Ixodes ricinus* und seiner Wirtstiere erwartet, das heißt, für die Durchführung von repräsentativen Fängen sollte eine ausreichende Zahl von Zecken dieser Art garantiert sein. Andererseits sollte es sich um von verschiedenen Personengruppen stärker frequentierte Gebiete handeln, da eine Einschätzung des Infektionsrisikos hier von größerer Bedeutung ist.

Die drei ausgewählten Untersuchungsgebiete unterscheiden sich hinsichtlich ihrer makroklimatischen Verhältnisse kaum voneinander und stellen als Waldsaumhabitats den typischen Lebensraum von *Ixodes ricinus* dar. Sie differieren aber in ihren Habitatsstrukturen (ausführlich beschrieben unter 3.2.2), welche in der Ergebnisdarstellung verglichen werden sollen. Zum einen fiel die Wahl auf den Belvedere-Park in Weimar mit lockerer Gebüschstruktur, Wiesenabschnitten und nur vereinzelt Hochwaldelementen in den Saumbereichen. Der Park wird sehr stark von Touristen und Erholungssuchenden frequentiert. Das Untersuchungsgebiet 2 in Bad Berka unterscheidet sich durch eine klassische Waldsaumstruktur mit mittlerer anthropogener Beeinflussung. Die Nebenwaldwege hinter den Kliniken von Bad Berka werden gelegentlich von Patienten besucht. Viel stärker dagegen wird das Untersuchungsgebiet 3 in Dienstedt personell frequentiert, da dieses Habitat an intensiv land- und forstwirtschaftlich genutzte Flächen grenzt. Im Gegensatz zu vielen anderen Arbeiten auf diesem Gebiet bestand eine methodische Besonderheit der vorliegenden Untersuchungen im Erzielen sehr hoher Fangzahlen von Adulti und Nymphen, die durch eine entsprechende Anzahl von Fangtagen innerhalb von drei Vegetationsperioden und einen kontinuierlichen Befang der Flächen erreicht wurden.

Als eines der Hauptziele der Arbeit wurde die Ableitung der Aktivitätsdynamik des Vektors

Ixodes ricinus für längere Zeiträume benannt. Zum Erreichen dieses Zieles wurde die Aufgabe darin gesehen, als wesentlichen ökologischen Parameter die Aktivitätsdichte von *Ixodes ricinus* zu verschiedenen Zeitpunkten zu bestimmen, die durchschnittliche Anzahl wirtssuchaktiver Individuen pro Fangfläche in der unteren Strauch- und oberen Krautschicht festzustellen und sowohl zeitlich als auch räumlich miteinander zu vergleichen. Ein nächster Schritt war die Ermittlung der Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* in freilandgefangenen Zecken der jeweiligen Untersuchungsgebiete sowie der räumliche und zeitliche Vergleich der erhaltenen Daten untereinander. Es ergab sich die Frage, ob Zusammenhänge zwischen Wirtssuchaktivität der Zecken und der Durchseuchungsrate mit *Borrelia burgdorferi* bestehen. Ein Weg in der Beantwortung dieser Frage wurde im Erstellen von Korrelationen der einzelnen Daten gesehen.

Um zu einem Gesamtbild der Naturherdsituation in den Untersuchungsgebieten zu gelangen, das alle Komponenten berücksichtigt, sollte zusätzlich eine Betrachtung der Infestation von im Habitat vorkommenden Wirts- bzw. Reserviertieren für *Ixodes ricinus* sowie deren Borrelienprävalenzen erfolgen. Damit können Rückschlüsse auf die Bedeutung verschiedener Wirtstierarten in den jeweiligen Untersuchungsgebieten gezogen werden.

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Zeckenfang

Die Dynamiken der Wirtssuchaktivität in einer Zeckenpopulation lassen sich aus den Fangzahlen pro Aufnahme unter definierten Bedingungen ableiten und, bezogen auf bestimmte Habitate oder Zeiträume, miteinander vergleichen.

Die Feldarbeiten zur Untersuchung der Aktivitätsdynamik erfolgten in drei Habitaten des Ilmtals, welche aufgrund ihrer Struktur als besonders zeckenexponiert eingeschätzt wurden (Abb. 3.2.1).

Das Sammeln der Zecken fand in Abhängigkeit von der Witterung 3 - 5 mal im Monat statt (1995: 1 – 2 mal). Dazu wurden folgende Bedingungen festgelegt:

1. Die Fläche der Fangstrecke wurde in jedem Untersuchungsgebiet genau definiert. Sie betrug jeweils ca. 100 m².
2. Es kamen immer die gleichen Baumwoll-Fangtücher zum Einsatz (Maße: ca. 1 m x 2 m), die beim Streifen über die Kraut- und niedere Strauchschicht ein potentiell Wirtstier, insbesondere des Nymphen- und Adultstadiums von *Ixodes ricinus*, imitierten. Die Kontrolle der Fangtücher erfolgte alle 10 bis 15 Schritte. Ein zu langer Streifen birgt ein erhöhtes Risiko des Verlierens von Zecken, einer wesentlichen Fehlerquelle, in sich.
3. Die Sammlung wurde jeweils etwa zur gleichen Tageszeit bei vergleichbaren Witterungsbedingungen durchgeführt. Grenzen der Durchführbarkeit des Sammelns existierten vor allem bei Nässe in der Vegetation, nach intensiven Mäharbeiten sowie in sehr heißen und trockenen Perioden, insbesondere an sonnenexponierten Standorten.
4. Nach der Aufnahme erfolgte die Zählung der Tiere sowie das Sortieren nach Stadium bzw. Geschlecht der Adulti. Stichprobenartig wurde bei den Stadien/Geschlechtern die Art nach ARTHUR (1963) und HILLYARD (1996) bestimmt und in allen Fällen als *Ixodes ricinus* L., 1758 identifiziert.
5. Bei den Aktivitätsuntersuchungen in den Jahren 1996 und 1997 wurden die Tiere nach jedem Flaggenzug zurück in die Vegetation gesetzt, um Fehler durch gegebenenfalls zu hohe Entnahmezahlen aus der Fangstrecke und damit vermeidbare Einflüsse auf die Population auszuschließen.

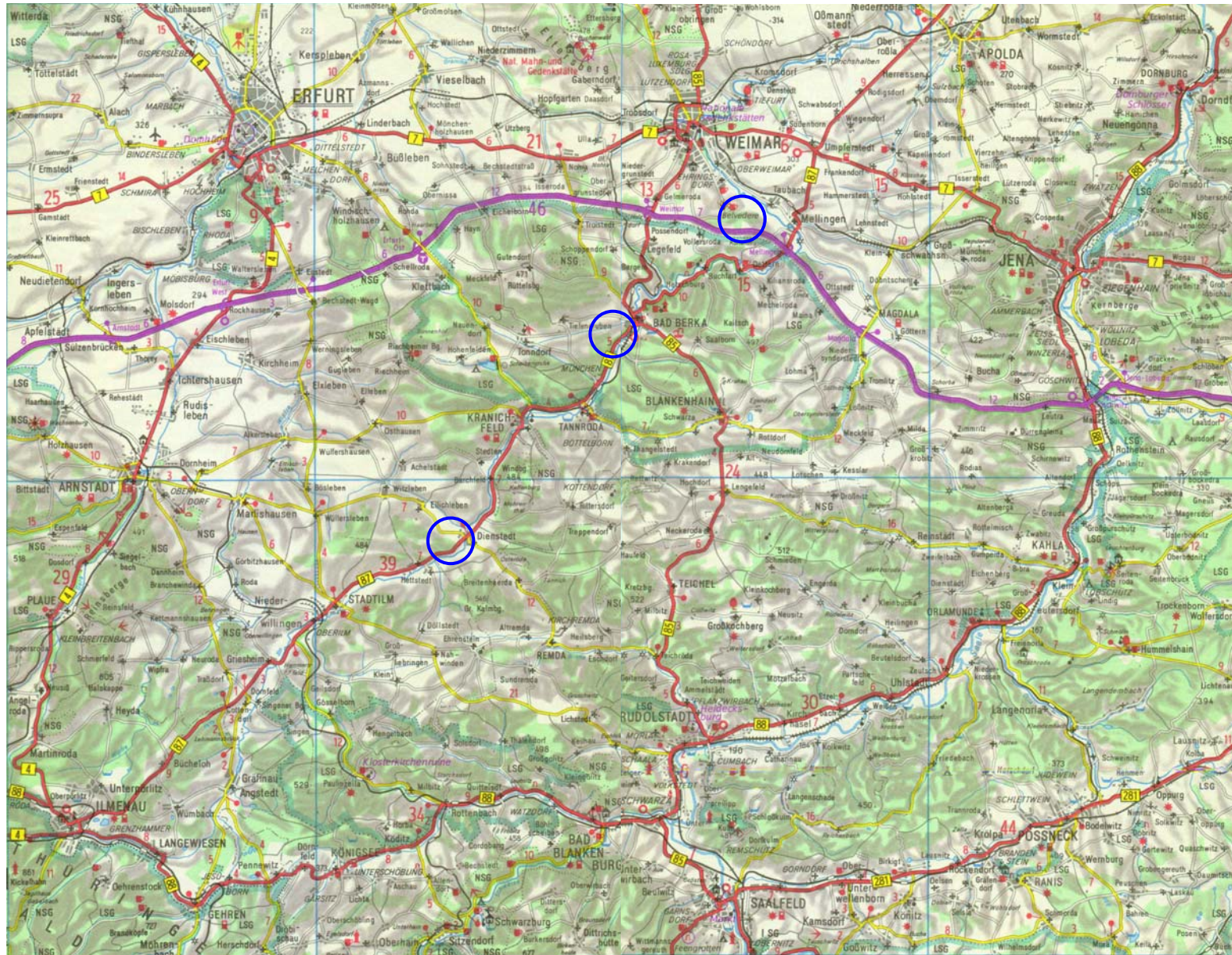


Abb. 3.2.1: Lage der einzelnen Untersuchungsgebiete in Thüringen

Die Sammlung von *Ixodes ricinus*- Nymphen und -Adulti zur Untersuchung der Durchseuchungsrate mit *Borrelia burgdorferi* fand außerhalb der definierten Fangstrecken statt. Im Gegensatz zu den Streckenfängen wurde hier nicht mit dem Ziel gesammelt, zu vergleichbaren Ergebnissen zu gelangen und deshalb eine definierte Fangtechnik anzuwenden, sondern jeweils maximale Individuenzahlen entsprechend der vorhandenen Bedingungen hinsichtlich Witterung und Habitat zu erhalten. So wurde zu diesem Zweck die Vegetation nur an bestimmten zeckenreichen Stellen mehrmals und intensiver abgestreift.

3.2.2 Charakterisierung der Fangflächen und der Fangbedingungen

Bei den ausgewählten Fangstrecken handelte es sich in allen drei Fällen um differenziert strukturierte Waldsaumhabitats entlang des Ilmtals.

Das Untersuchungsgebiet „Belvedere“ (USG 1) befindet sich an der östlichen Grenze des Schloßparkes „Belvedere“, 2 km südlich der Stadt Weimar. Die Bad Berkaer Fangflächen (USG 2) (50°53'N, 11°15'E) liegen etwa 200 m hinter den Zentralkliniken der Stadt in 337,7 m Höhe auf der Erhebung „Salzkopf“. In dem Dienstedter Untersuchungsgebiet (USG 3) (50°48'N, 11°09'E) fanden die Untersuchungen südwestlich der Ortschaft Dienstedt (bei Kranichfeld) in einer Höhe von 335 - 360 m (Maichlitzer Berg) statt. Zum Vergleich mit dem Waldsaumhabitat wurde 1997 im gleichen Gebiet zusätzlich eine weitere Aufnahmefläche mit Waldwiesencharakter („Dienstedt II“, USG 4) in die Untersuchungen einbezogen.

Die Auswahl erfolgte nach Biotopstrukturen (ausgeprägte Kraut- und niedere Strauchschicht, Laubstreuschicht, hohe Vielfalt und Anzahl an potentiellen Wirtstierarten), die auf eine hohe Abundanz von *Ixodes ricinus* und der entsprechenden Wirtstiere schließen ließen, sowie nach getesteter Wirtssuchaktivität in diesen Gebieten.

Eine umfangreiche vegetationskundliche Charakterisierung der Gebiete erfolgte 1996 durch KÖHLER (nach der Methode von BRAUN-BLANQUET 1964), auf deren Ergebnissen die folgende Beschreibung beruht.

Das USG 1 („Belvedere“) zeigt in seiner Struktur einen teilweise parkartigen Charakter mit aufgelockertem Gebüschmantel, einen Randstreifen Feucht- und Fettwiese und den Übergang in ein Stück Buchenhochwald. Die Strauchschicht (Gebüschmantel) umfaßt eine relativ hohe Artenzahl einschließlich einiger Ziergehölzarten (*Syringia vulgaris*, *Spiraea media*, *Philadelphus coronarius*), die den Parkcharakter unterstreichen. Die Artenzusammensetzung aller Teilbereiche ist in Abhängigkeit der Standortverhältnisse räumlich und zeitlich unterschiedlich. In einigen Teilen des Aufnahmegebietes liegt eine mäßige bis starke anthropogene Beeinflussung durch zusätzlichen Nährstoffeintrag und sporadische Mahd der Krautschicht im Bereich des Gebüschstreifens vor. Die Unterschicht des Buchenwaldbestandes ist, vorrangig durch die geringe Lichtstärke in der Vegetationsperiode, relativ schwach entwickelt und erreicht ihre maximale Ausprägung im Frühjahr und Herbst. Deutlich dominierend sind hingegen lichtliebende Arten in den Wiesenbereichen.



Abb. 3.2.2: Habitatsfoto des USG 1 („Belvedere“)

Beim USG 2 („Bad Berka“) handelt es sich um das Fanggebiet mit der geringsten Gesamttagelichtstärke. Beidseitig von einem Waldweg befindet sich ein relativ schmaler Wiesensaumstreifen, der sich auf einer Seite in eine Richtung hin verbreitert und im Bereich einer Wegkreuzung in ein Stück Wiese übergeht. Innerhalb des sich an den Saumstreifen anschließenden Gebüschmantels verläuft auf derselben Seite ein Entwässerungsgraben, dessen Wasserstand in Abhängigkeit von Niederschlagsmenge und -häufigkeit schwankt. Der Gebüschmantel wird beidseitig des Weges zu einem wesentlichen Teil von *Rubus*-Arten bestimmt, wobei die Ausprägung auf der

Wegseite ohne Entwässerungsgraben geringer ist. Die sich anschließenden Nadelgehölzforste, bestehend aus Kiefern- bzw. Fichtenhochwald lassen eine relativ geringe Sonnenexposition zu. Es lassen sich eine Reihe Zeigerarten für niedrigen pH-Wert des Bodens (*Oxalis acetosella*, *Stellaria graminea* u. a.) und für Wechselfeuchte (*Frangula alnus*, *Myosotis palustris*, *Mentha arvensis* u. a.), aber auch typische Frische- bzw. Feuchtezeiger (z. B. *Glechoma hederacea*, *Equisetum sylvatica*) nachweisen. In den Wiesenbereichen finden sich hingegen für lichtliebende, hochwachsende Arten (z. B. *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium arvense*, *Cirsium oleraceum*) trotz Seitenschattenbeeinflussung ausreichende Lebensbedingungen.



Abb. 3.2.3: Habitatsfoto des USG 2 („Bad Berka“)

USG 3 („Dienststedt I“), ebenfalls Waldsaumbereiche beidseitig eines Wirtschaftsweges, unterscheidet sich im Wesentlichen von den anderen Untersuchungsgebieten durch die unmittelbare Angrenzung an land- und forstwirtschaftlich intensiv genutzte Flächen. Durch diesen starken anthropogenen Einfluß, gekennzeichnet durch eine Anzahl von Ruderalbereichen bzw. Bereiche mit sehr hohem Stickstoffgehalt im Boden durch Nährstoffeintrag, zeigt auch die Vegetation eine von den anderen Untersuchungsgebieten etwas abgewandelte Struktur. Zum Teil flächig entwickelte Waldsäume zeigen einen ruderalen Charakter mit der Dominanz stickstoffliebender Pflanzenarten. Auffallend ist die im oberen Waldsaumbereich zahlreich auftretende Pestwurz (*Petasitis hybridus*). Mit der Ausbildung ihrer großflächigen Laubblätter ab Juli sind in diesem Teilgebiet vorwiegend schattenertragende bzw. schnell aufwachsende Pflanzenarten zu finden (*Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Dactylis glomerata*). In den unteren Waldmantel-

und Waldsaumbereichen dominiert eine ausgeprägte Strauchschicht mit Arten wie *Sambucus nigra*, *Lonicera xylosteum* oder *Prunus spinosa*. Die Krautschicht ist durch den schattigen Standort relativ schwach entwickelt.



Abb. 3.2.4: Habitatsfoto des USG 3 („Dienstedt“)

Die Vergleichsfangfläche USG 4 („Dienstedt II“), eine Waldlichtung, unterschied sich in wesentlichen Merkmalen von den Waldsaumbiotopen. Sie bestand aus einer Waldwiese mit verstreut auftretenden *Rubus*-Sträuchern. Die Gesamttageslichtmenge dieser Fangstrecke war im Vergleich mit den anderen Habitaten am höchsten. Umstehende Laubgehölze sicherten eine gut entwickelte Laubstreuschicht. Neben dem Vorkommen von *Clethrionomys glareolus* und *Apodemus spec.* (Sichtnachweise) bestand im Untersuchungszeitraum eine relativ hohe Dichte des Rehwildes (*Capreolus capreolus*), das die Wiese als Äsungsplatz nutzte.

3.2.3 Erfassung klimatischer Daten

Die Sammlung der Zecken erfolgte 1 x pro Woche, etwa zwischen 9.⁰⁰ - 11.⁰⁰ Uhr und zwischen 13.⁰⁰ - 14.⁰⁰ Uhr. Bei jeder Aufnahme der Aktivitätsdynamik wurden die Werte der Temperatur und der relativen Luftfeuchte in der Aktivitätszone von *Ixodes ricinus* auf der Fangstrecke mit einem kombinierten Meßfühler der Firma AHLBORN ermittelt. Die Messung erfolgte dreimal pro Fang; die Werte wurden gemittelt. Die Wetterwerte der Fangtage (Großwetterlage) wurden

freundlicherweise von der Wetterstation Weimar zur Verfügung gestellt. Die mikroklimatischen Daten wurden unmittelbar über der Krautschicht bei den zum Zeitpunkt herrschenden Witterungsverhältnissen an mehreren Stellen im Untersuchungsgebiet aufgenommen und gemittelt.

3.2.4 Bestimmung der Borrelienprävalenz im Vektor

3.2.4.1 Methodik des Spirochaetennachweises

Der Transport der gesammelten Zecken erfolgte in gekühlten Plastikubes, die zur Aufrechterhaltung einer hohen Luftfeuchte mit einigen Grashalmen versehen wurden. War die Aufbewahrung über einen längeren Zeitraum (mehrere Tage) notwendig, wurden die Tiere nach BAUCH (1966) in speziell präparierte Glasröhrchen überführt, die ebenfalls die lebensnotwendige Luftfeuchte garantierten.

Vor der Zeckenpräparation zur Isolierung von Spirochaeten erfolgte zunächst eine Desinfektion der Tiere in drei verschiedenen Konzentrationen von Ethylalkohol (70 %, 50 %, 30 %) von ca. 4 bis 5 Minuten pro Alkoholstufe sowie eine Spülung in PBS-Puffer mit $MgCl_2 \cdot 6 H_2O$. Nach der terminalen Eröffnung des abdominalen und thorakalen Bereiches der Adulti wurde der Darmtrakt mit den anliegenden Speicheldrüsen und Malpighischen Gefäßen sowie den Genitalorganen herauspräpariert und der Darminhalt gewonnen. Die vorbereiteten Objektträger wurden mit dem Homogenat der inneren Organe und dem Darminhalt in jeweils ca. 10 bis 20 μl PBS pro Probe beschichtet und bei Zimmertemperatur (ca. 20 °C) getrocknet. Zecken subadulter Stadien wurden generell vollständig homogenisiert. Eine Probe entsprach der Präparation einer adulten Zecke oder einem Pool von drei präparierten Nymphen. Die Durchführung des indirekten Immunfluoreszenztestes wird in Tabelle 3.2.1 dargestellt.

Durch die Nutzung polyklonaler Antikörper ist es möglich, die Gattung *Borrelia* zu identifizieren. In den vorliegenden Untersuchungen wurden Antikörper von Kaninchenseren gegen den Stamm 1B29 von *Borrelia burgdorferi* verwendet. Als Fluoreszenzfarbstoff kam Fluorescein zum Einsatz.

Tab. 3.2.1: Durchführung des indirekten Immunfluoreszenztestes

Arbeitsschritt	Durchführung
Lufttrocknung	IFT-Objektträger mit drei Feldern
Fixierung	10 min in Aceton (-20 °C)
Lufttrocknung	
Antiserum	Beschichtung mit 15 µl Kaninchen-Anti-Borrelien-Konjugat (1 : 200) im Überschuß
Inkubation	60 min in feuchter Kammer bei 33 °C
Waschen	1 mal bidestilliertes Wasser, 3 mal PBS-Puffer (entfernen nichtgebundener Bestandteile)
Lufttrocknung	
FITC-Markierung ¹⁾	Beschichten mit 15 µl fluoresceinmarkiertem Ziege-Anti-Kaninchen IgG (H + L)-Konjugat (1 : 200); (Forschungsreagenzien Immundiagnostik diANOVA Hamburg)
Inkubation ¹⁾	60 min in feuchter Kammer bei 33 °C
Waschen ¹⁾	1 mal bidestilliertes Wasser, 3 mal PBS-Puffer
Lufttrocknung ¹⁾	
Einbettung ¹⁾	Auftragen von gepufferter Glyzerinlösung (Einbettungsmedium, Fa. BAG); mit Deckglas versehen
Mikroskopieren ¹⁾	Zeiß-Mikroskop Axiolab, Objektiv Plan-Neofluar (100 x/1,30 Oil), Vergrößerung 1.000fach

¹⁾ erfordert abgedunkelten Arbeitsplatz

Die Untersuchungen zur Identifizierung der Art *Borrelia burgdorferi* sensu lato aller drei Untersuchungsgebiete wurde mittels Immunfluoreszenztest (s. o.) unter Zuhilfenahme verschiedener monoklonaler und polyklonaler Antikörper (MAB 9724, MAB 5332, MAB H3TS, MAB 11G1, PAB) durchgeführt (MACEDO-AGUIRRE et al., 1994).

Die Zecken an Kleinsäugetieren wurden nach Stadien sortiert und in bereits parasitierende („gesogene“) und noch nicht parasitierende („ungesogene“) Tiere eingeteilt. Als parasitierend galten alle Zecken, deren Hypostom bereits in der Haut ihrer Wirtstiere verankert und somit theoretisch eine Infektionsmöglichkeit gegeben war.

3.2.4.2 Bestimmung der Borrelienprävalenz in *Ixodes ricinus*-Populationen

Die Borrelienprävalenz in einer *Ixodes ricinus*- Population entspricht dem prozentualen Anteil borrelienpositiver Individuen an der Gesamtindividuenzahl. Da die gesamte Population jedoch nicht gänzlich erfaßt werden kann, sondern stets die Anzahl gefangener Zecken von den Stichproben als Grundlage genommen wird, ist der Wert der Realrate nie genau zu ermitteln. Werden mehrere Zecken pro Präparat untersucht („Pool“), dient folgende Formel von DE BOER et al. (1993) zur Berechnung der annähernden Realrate :

$$p = 1 - \sqrt[n]{1 - f}$$

p ⇒ reale Durchseuchungsrate

f ⇒ Verhältnis positiver Pools zur Gesamtzahl der Pools

n ⇒ Individuenzahl pro Pool

In den vorliegenden Untersuchungen beträgt die Individuenzahl pro Pool für Nymphen $n = 3$, für Larven an Kleinsäugetieren $n = 2$. Wird nur ein Tier pro Präparat untersucht (Adulti), entspricht das Verhältnis von der Zahl der Positivproben zur Gesamtprobenzahl bereits der realen Durchseuchungsrate.

3.2.5 Untersuchung potentieller Wirtstiere von *Ixodes ricinus*

Für die Erfassung der Zeckenbefallsraten (Infestationen) bzw. der Prävalenzen potentieller Erregerreservoirs oder Co-feeding-Wirte von *Borrelia burgdorferi* war es notwendig, Fänge häufig vorkommender Kleinsäugetiere in den Untersuchungsgebieten vorzunehmen. Der Fang erfolgte in den Monaten Mai bis Oktober der Jahre 1996 und 1997 im USG 2 („Bad Berka“), jeweils in 3 bis 4 zusammenhängenden Fangperioden. Zum Einsatz kamen im ersten Untersuchungsjahr 65 handelsübliche Schlagfallen, im zweiten Untersuchungsjahr 8 Longworth-Lebendfallen (127 mm x 60 mm x 53 mm) mit Nestkasten (139 mm x 66 mm x 85 mm) sowie 50 Käfigfallen (Oos-Drahtgitterfallen) mit Wippe (150 mm x 50 mm x 50 mm) und Nestkasten (160 mm x 75 mm x 75 mm) nach HALLE (1994), die mit einem Haferflocken-Sonnenblumenöl-Gemisch beködert und in einem Abstand von ca. 5 - 7 m entlang der Untersuchungsfläche aufgestellt wurden. Somit sind die Untersuchungsbedingungen methodisch in beiden Untersuchungsjahren zu trennen. Die Kontrolle der gespannten Schlagfallen fand während der Nachmit-

tags- und Abendstunden ständig statt, währenddessen sie nachts entspannt blieben. Die Untersuchung der Lebendfallen erfolgte täglich in den Vormittagsstunden. Bei den gefangenen, frischtoten Kleinsäufern aus den Schlagfallen erfolgte, wenn die Möglichkeit bestand, eine Blutentnahme durch Herzpunktion mit einer Insulinspritze. Bei den Tieren (außer den Spitzmäusen) aus den Lebendfallen wurde nach einer kurzen Betäubung mit Ether nach einer Methode von WIGGENHAUSER (1990) venöses Blut aus dem Plexus retroorbitalis (= Plexus retrobulbaris) mittels einer Kanüle (max. 0,7 ml bei einem Körpergewicht von 20 g) entnommen. Noch während der Betäubung erfolgte die Bestimmung der Kleinsäuger, eine individuelle Markierung durch Ohrkerben, um Mehrfachaufnahmen der Blutproben zu vermeiden, und die Erfassung der Zecken. Die Zecken jedes einzelnen Kleinsäugers wurden gezählt und nach Stadien sortiert. Es ließen sich so die Anzahl von Zecken pro Stadium und Wirtstier oder mittlere Häufigkeiten von Zecken pro Stadium und Wirtstierart ermitteln, die im Untersuchungsgebiet unter verschiedenen Gesichtspunkten miteinander verglichen werden konnten (z. B. jahreszeitlich, Häufigkeit parasitierender Zecken zwischen zwei Wirtstierarten oder zwischen Geschlechtern oder Altersstufen innerhalb einer Wirtstierart).

Zur Serumgewinnung wurden die Blutproben 2 x 10 min bei 2.000 U/min zentrifugiert und zunächst in beschrifteten Eppendorf-Tubes bei -20 °C aufbewahrt. Der Antikörpernachweis gegen *Borrelia burgdorferi* im Serum erfolgte mit Hilfe des indirekten Immunfluoreszenztestes (MAGNARELLI et al., 1984; ANDERSON & DOBY, 1991; MÜLLER, 1997*). Das Serum wurde in verschiedenen Konzentrationen auf das *Borrelia burgdorferi*- Vollantigen des Stammes B31 aufgetragen. Bei Vorhandensein von Antikörpern ist es möglich, über eine Verdünnungsreihe (1 : 20, 1 : 40, 1 : 80, 1 : 160, 1 : 320, 1 : 640, 1 : 1.280) deren Titer zu bestimmen. Die Probe wird bei einer Verdünnung von 1 : 80 als Borrelien- positiv gewertet. Über FITC- gekoppelte anti-Maus-IgG werden zusätzlich Antigen-Antikörper-Komplexe geringer Konzentrationen sichtbar gemacht.

Neben den Kleinsäufern wurde in den Jahren 1996 und 1997 das Europäische Reh (*Capreolus capreolus* L.) als Wirtstier von *Ixodes ricinus* und als potentieller Wirt für *Borrelia burgdorferi* in die Untersuchungen einbezogen. Gesogene und ungesogene Zecken verschiedener Stadien wurden von erlegten Stücken Rehwild aus verschiedenen Gebieten Thüringens abgesammelt und mittels IFT auf Spirochaeten untersucht. Männliche Adultzecken wurden generell als nicht

* Die Untersuchungen erfolgten durch MÜLLER (1997).

gesogen definiert, da sie als Adulti kaum parasitieren. Das Absammeln erfolgte kurz nach Eingang der erlegten Stücke stichprobenartig. Die höhere Zahl abgesammelter Zecken im zweiten Untersuchungsjahr (1997) basiert auf einer entsprechend größeren Stückzahl von zur Verfügung stehendem Rehwild, nicht auf eine höhere Infestation.

3.2.6 Statistische Methoden

Wie in der Aufgabenstellung beschrieben, galt es, den Einfluß von Untersuchungsjahr und Untersuchungsfläche in Bezug zu den ermittelten Individuenzahlen pro Fangtag darzustellen. Dafür wurden die Fangzahlen mittels Zweifaktorieller ANOVA hinsichtlich Untersuchungsjahr (Faktor 1) und -fläche (Faktor 2) berechnet. Zu diesem Zweck mußten die Datenreihen zwei Voraussetzungen erfüllen. Der wichtigste Aspekt war hierbei das Vorliegen einer Gleichheit der Varianzen, die mittels Levene-Test (Explorative Datenanalyse) ermittelt wurde. Als Post-Hoc-Test kam für Datenreihen gleicher Varianzen der LSD-Test nach Fisher zur Anwendung, für Datenreihen ungleicher Varianzen der Games-Howell-Test, der die Varianzgleichheit nicht voraussetzt. Vorher wurde die Normalverteilung der Daten überprüft. Bei Nichtnormalverteilung der Daten erfolgte eine Transformation. Dabei kamen Quadrat- und Kubikwurzelfunktionen zum Einsatz. Logarithmische Funktionen konnten nicht angewendet werden, da die meisten Datenreihen Zahlenwerte mit dem Betrag „Null“ enthielten. Das bedeutet, daß an einigen Fangtagen kein einziges Individuum gesammelt werden konnte. Zur Ermittlung der Unterschiede zwischen den einzelnen Untersuchungsjahren auf einer bestimmten Fläche bzw. zur Klärung der Frage, ob sich die Untersuchungsflächen innerhalb eines Jahres bezüglich Aktivitätsdynamik und Individuenzahlen unterscheiden, wurde nachträglich eine Einfaktorielle ANOVA (paarweise Mehrfachvergleiche) berechnet, bei der unter oben genannten Kriterien (Normalverteilung, Gleichheit der Varianzen) LSD-Test bzw. Games-Howell-Test zur Anwendung kamen. Mittelwertsvergleiche von nur zwei Gruppen erfolgten über den t-Test bei unabhängigen Stichproben, da Post-Hoc-Tests der Einfaktoriellen ANOVA bei weniger als drei miteinander zu vergleichenden Gruppen nicht angewendet werden können.

Die Borrelienprävalenzen als Verhältnisse positiver und negativer Fälle wurden mit Hilfe des χ^2 -Testes in Form von Kreuztabellen untereinander auf Signifikanz untersucht.

Für die statistische Auswertung der Ergebnisse wurde SPSS 11.0 für MS Windows verwendet.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Vektor *Ixodes ricinus*

3.3.1.1 Aktivitätsdynamik

Im Folgenden werden die Ergebnisse nach zwei verschiedenen Gesichtspunkten erläutert. Die Darstellung der Resultate erfolgt sowohl bezogen auf die einzelnen Untersuchungsjahre als auch auf die einzelnen Untersuchungsflächen. Damit besteht die Möglichkeit, zwei unterschiedliche Varianzen innerhalb eines Plots zu berücksichtigen. So können Unterschiede von Jahr zu Jahr deutlich gemacht werden, wie z. B. die Beeinflussung der Aktivitätsdynamik durch klimatische Unterschiede der einzelnen Jahre. Weiterhin wird der Einfluß der verschiedenen Habitatstrukturen in den jeweiligen Untersuchungsjahren gezeigt.

Im Rahmen der Aktivitätsuntersuchungen von *Ixodes ricinus* wurden insgesamt 4.467 Individuen, davon 2.373 Nymphen, 1.046 Weibchen und 1.048 Männchen erfaßt. Die Gesamtzahl der gefangenen Tiere verteilte sich relativ gleichmäßig auf die einzelnen Untersuchungsjahre. Im Jahr 1995 wurden 1.274 Individuen erfaßt (28,5 % der Gesamtfangzahl). Dabei entfielen 699 auf Nymphen und 575 auf adulte Tiere. Im zweiten Untersuchungsjahr (1996) wurden von allen drei Untersuchungsjahren die meisten Zecken der Art *Ixodes ricinus* gefangen. Die Zahl belief sich auf 1.751 (39,2 % der Gesamtfangzahl; 831 Nymphen und 920 Adulti). In der dritten Fangsaison (1997) konnten 1.442 Individuen gesammelt werden mit 843 Nymphen und 599 Adulti (32,3 % der Gesamtfangzahl).

Unter Berücksichtigung der Zahl der Aufnahmen in jedem Untersuchungsjahr ergibt sich daraus die mittlere Individuenzahl pro Aufnahme (Tab. 3.3.1, S. 47). Die durchschnittliche Anzahl gesammelter Männchen und Weibchen ist annähernd gleich, sie wurden zu Adulti zusammengefaßt. Sowohl bei diesen als auch bei den Nymphen konnte im Ilmtal eine abnehmende Individuenzahl pro Fangtag im Laufe der Untersuchungsjahre beobachtet werden (Tab. 3.3.1; S. 47). Während 1995 in allen drei Habitaten des Ilmtals pro Aufnahme durchschnittlich 60,7 Individuen erfaßt wurden, reduzierte sich diese Zahl im darauffolgenden Jahr mit 31,8 Individuen etwa um die Hälfte. Im dritten Untersuchungsjahr konnten nur noch 17,8 Individuen pro Aufnahme registriert werden.

Tabelle 3.3.1: Mittlere Individuenzahl und Stadienverhältnis von *Ixodes ricinus* pro Aufnahme und Jahr und in der Region Ilmtal und den einzelnen Untersuchungsgebieten in den Jahren 1995 - 1997

USG	1995			1996			1997		
	Nymphen	Adulti	Adulti : Nymphen	Nymphen	Adulti	Adulti : Nymphen	Nymphen	Adulti	Adulti : Nymphen
Ilmtal gesamt	33,3 ± 27,1	27,4 ± 15,3	1 : 1,22	15,1 ± 14,7	16,7 ± 7,8	1 : 0,90	10,4 ± 7,8	7,4 ± 3,8	1 : 1,41
Belvedere	61,6 ± 54,9	33,4 ± 27,0	1 : 1,84	25,4 ± 22,7	16,1 ± 15,0	1 : 1,58	13,6 ± 15,1	5,2 ± 4,0	1 : 2,62
Bad Berka	25,6 ± 25,0	24,6 ± 23,0	1 : 1,04	13,2 ± 18,3	14,9 ± 15,0	1 : 0,89	10,2 ± 16,1	5,3 ± 4,0	1 : 1,92
Dienstedt I	12,7 ± 13,8	24,1 ± 23,0	1 : 0,53	7,9 ± 7,8	19,2 ± 13,0	1 : 0,41	7,5 ± 8,3	11,8 ± 10,0	1 : 0,64

Der Rückgang der mittleren Individuenzahlen zeigte sich sowohl bei den Nymphen als auch bei den Adulti zwischen 1995 und 1996 sehr deutlich, konnte aber nicht signifikant nachgewiesen werden (Anhang-Tab. 1; Post-Hoc-Test der Zweifaktoriellen ANOVA, $n = 157$, $p = 0,074$). Zwischen den Untersuchungsjahren 1995 und 1997 waren diese Unterschiede bei beiden Stadien hochsignifikant (Post-Hoc-Test der Zweifaktoriellen ANOVA, $n = 157$, $p_{\text{Nymphen}} = 0,003$, $p_{\text{Adulti}} < 0,001$), zwischen 1996 und 1997 nur bei den Adulti (Anhang-Tab. 1; Post-Hoc-Test der Zweifaktoriellen ANOVA, $n = 157$, $p < 0,001$).

Bei Betrachtung der Habitate im Einzelnen wurde dieser Aspekt in allen drei Untersuchungsgebieten festgestellt (Tab. 3.3.1, S. 47). Während der Rückgang der Aktivität im USG 1 („Belvedere“) sowohl bei den Adulti als auch bei den Nymphen deutlich erkennbar ist, aber nur bei den Nymphen zwischen 1995 und 1997 (Einfaktorielle ANOVA, $n = 51$, $p = 0,044$) sowie 1996 und 1997 signifikant nachgewiesen werden konnte (Einfaktorielle ANOVA, $n = 51$, $p = 0,001$), erwies er sich im USG 2 in den gleichen Jahren nur bei den Adulti als signifikant (Anhang-Tab. 2; Einfaktorielle ANOVA, $n = 53$, $p = 0,001$). Im USG 3 dagegen war die Abnahme der Aktivität bei beiden Stadien statistisch nicht zu sichern (Anhang-Tab. 2).

Werden die Habitate untereinander verglichen, ohne die einzelnen Untersuchungsjahre zu berücksichtigen, zeigen sich bezüglich der mittleren Individuenzahlen bei den Nymphen generell signifikante Unterschiede zwischen „Belvedere“ und „Bad Berka“ sowie zwischen „Belvedere“ und „Dienststedt“ (Anhang-Tab. 1; Post-Hoc-Test der Zweifaktoriellen ANOVA, $n = 157$, $p < 0,001$), wobei die durchschnittliche Zahl gefangener Nymphen im USG 1 („Belvedere“) am höchsten war. Während diese Unterschiede bei den Nymphen in allen drei Untersuchungsjahren zwischen „Belvedere“ und „Dienststedt“ signifikant sind (Anhang-Tab. 3; Einfaktorielle ANOVA, $n_{1995} = 21$, $p_{1995} = 0,021$; $n_{1996} = 55$, $p_{1996} = 0,001$; $n_{1997} = 81$, $p_{1997} = 0,040$), konnten sie zwischen „Belvedere“ und „Bad Berka“ lediglich 1996 signifikant nachgewiesen werden (Einfaktorielle ANOVA, $n = 55$, $p = 0,022$).

Bei den Adulti war der Einfluß der Habitate weniger stark ausgeprägt (Zweifaktorielle ANOVA, $n = 157$, $p = 0,427$). Dennoch unterschied sich die mittlere Individuenzahl des Habitates „Dienststedt“ signifikant von den beiden anderen Untersuchungsflächen über den gesamten Untersuchungszeitraum (Anhang-Tab. 1; Post-Hoc-Test der Zweifaktoriellen ANOVA, $n = 157$, $p = 0,047$).

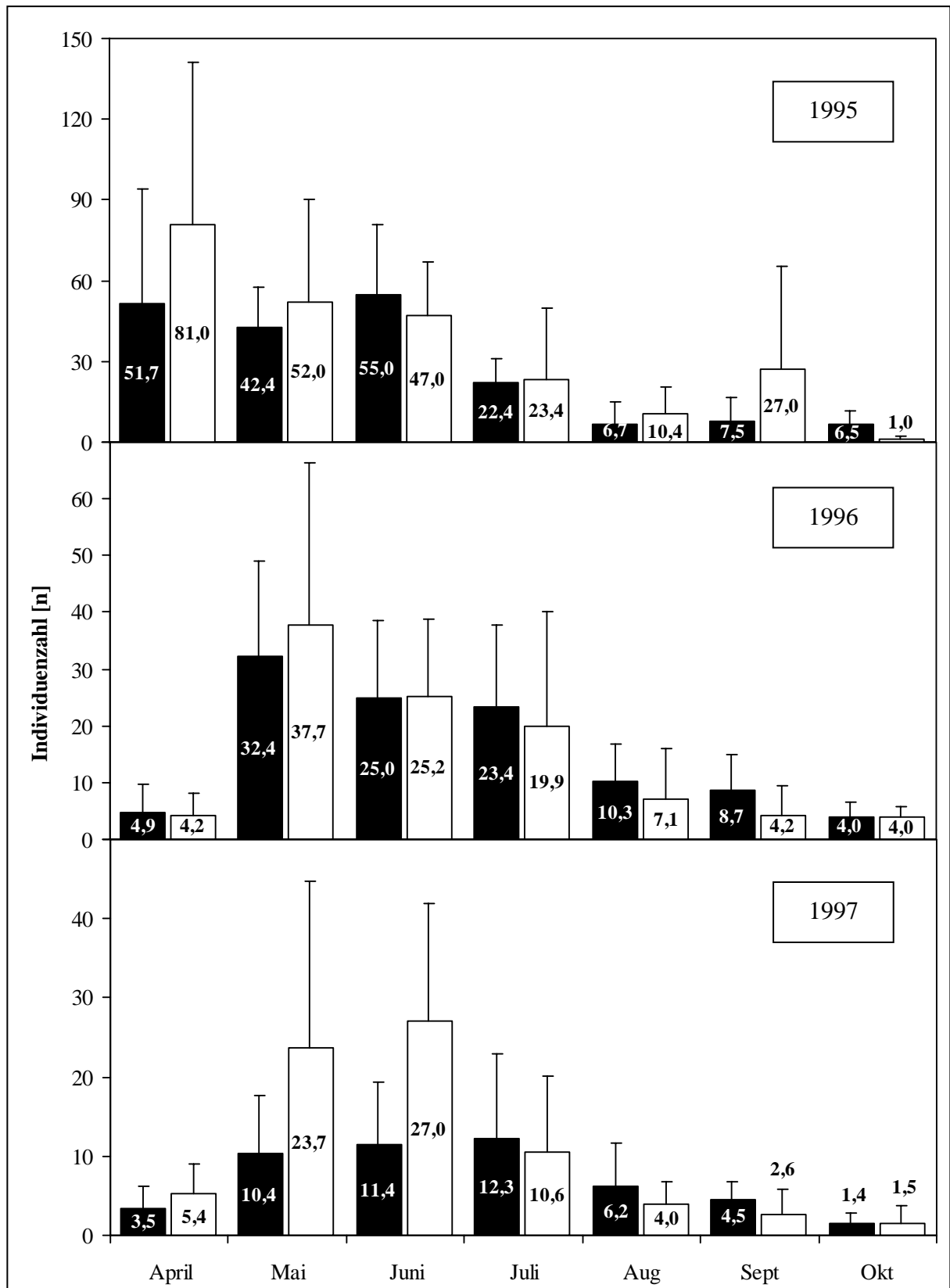


Abb. 3.3.1: Aktivitätsdynamik von Nymphen (weiße Säulen) und Adulti (schwarze Säulen) der Zecke *Ixodes ricinus* im Jahresverlauf aller drei Habitate des Ilmtals (Belvedere, Bad Berka, Dienstedt) in den Jahren 1995 – 1997 (Einfaktorielle ANOVA; signifikante Unterschiede zwischen den Monaten siehe Anhang-Tab. 4).

Werden die Untersuchungsjahre einzeln betrachtet, kann dieser Aspekt nur im dritten Untersuchungsjahr (1997) statistisch gesichert werden (Anhang-Tab. 3; Einfaktorielle ANOVA, $n = 157$, $p < 0,001$). In diesem Jahr betrug die durchschnittliche Zahl gesammelter Adulti im USG 3 („Dienstedt“) mehr als das Doppelte gegenüber den beiden anderen Untersuchungsgebieten (Tab. 3.3.1).

Bei der Betrachtung der monatlichen Fangzahlen pro Aufnahme in allen Fanggebieten zeigt sich von 1995 - 1997 in jedem Jahr ein unimodaler Verlauf der Aktivitätsdynamik mit einem Maximum im Frühjahr (Abb. 3.3.1, S. 49). Im Jahr 1995 lag das Maximum im April, in den anderen Untersuchungsjahren im Mai bzw. im Juni. Einem im Frühjahr steil ansteigenden Dichtepeak, der im Untersuchungsjahr 1996 deutlicher ausgeprägt war als 1997 (signifikante bis hochsignifikante Unterschiede bei beiden Stadien in beiden Jahren zwischen den Monaten April und Mai; Anhang-Tab. 4; Einfaktorielle ANOVA, $n_{1996} = 55$, $p_{1996, \text{ beide Stadien}} < 0,001$; $n_{1997} = 81$, $p_{1997, \text{ Nymphen}} < 0,001$, $p_{1997, \text{ Adulti}} = 0,008$) bzw. einem bereits zu Beginn der Fangsaison hohen Dichtelevel im Jahr 1995 folgte eine kontinuierliche Abnahme der Werte im Laufe des Jahres. Während 1995 die Adulti im April bzw. Mai eine signifikant höhere Aktivitätsdynamik aufwiesen als in den Monaten August und Oktober, zeigten die Nymphen lediglich zwischen dem Frühjahrsmonat Mai und dem Herbstmonat Oktober signifikante Unterschiede (Anhang-Tab. 4). In den darauffolgenden Untersuchungsjahren war die Abnahme der Wirtssuchaktivität beider untersuchter Stadien zwischen den Frühjahrs- und Sommer- bzw. Herbstmonaten zum Teil hochsignifikant (Einfaktorielle ANOVA, Anhang-Tab. 4). Dieser saisonale Rückgang der Aktivität von *Ixodes ricinus* kann in Abb. 3.3.2 (S. 51) noch deutlicher gezeigt werden, wobei die Monate April, Mai und Juni zu „Frühjahr“, Juli und August zu „Sommer“ sowie September und Oktober zu „Herbst“ zusammengefaßt wurden.

Sowohl Männchen als auch Weibchen wiesen eine hochsignifikante Aktivitätsabnahme zwischen Frühjahr und Herbst sowie zwischen Sommer und Herbst auf (Einfaktorielle ANOVA, $n = 157$; Anhang-Tab. 5). Bei den Nymphen konnten generell hochsignifikante Unterschiede ermittelt werden (Einfaktorielle ANOVA, $n = 157$; $p < 0,001$; Anhang-Tab. 5).

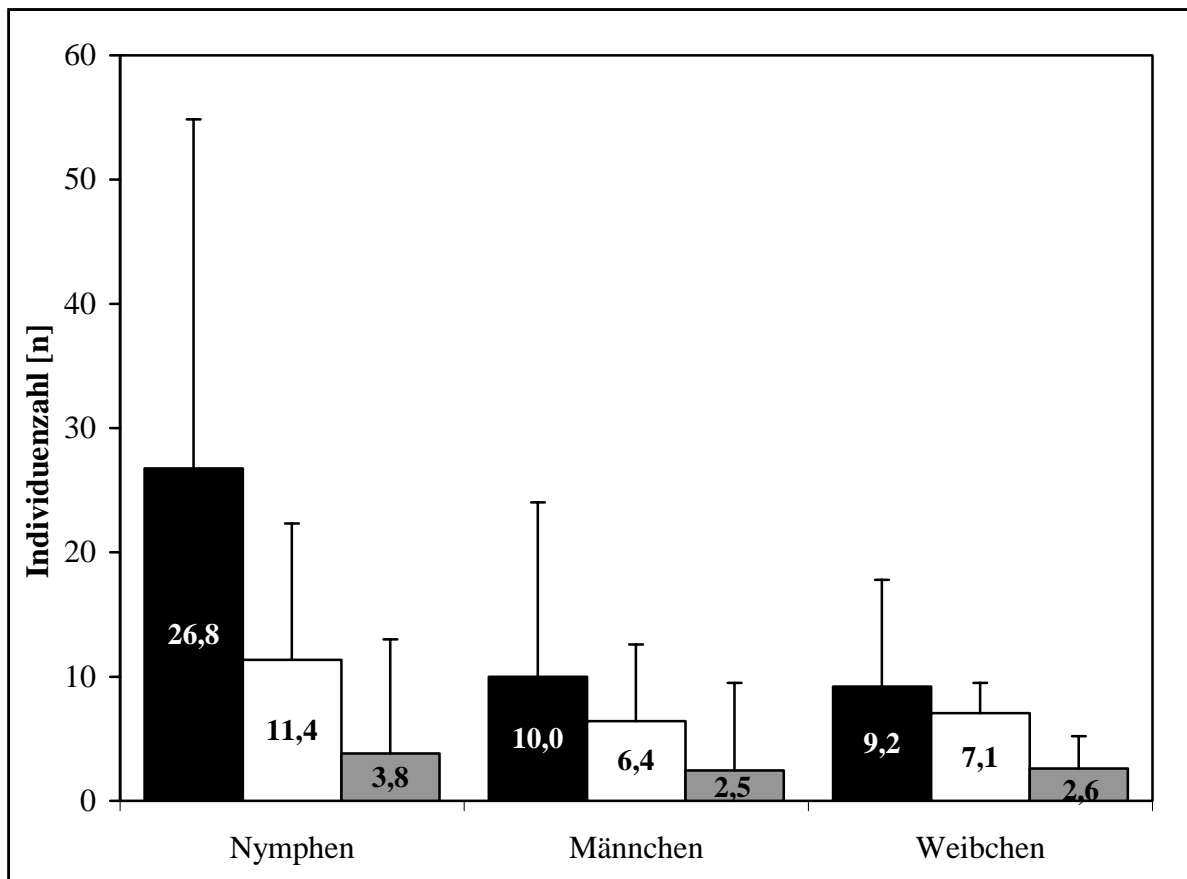


Abb. 3.3.2: Saisonale Aktivität von *Ixodes ricinus* in allen drei Habitaten des Ilmtals (Belvedere, Bad Berka, Dienstedt) pro Stadium (Nymphen) bzw. Geschlecht (Männchen, Weibchen) und Jahreszeit (Frühjahr – schwarze Säulen; Sommer – weiße Säulen; Herbst – graue Säulen) aller Untersuchungsjahre (1995, 1996, 1997; Einfaktorielle ANOVA, signifikante Unterschiede siehe Anhang-Tab. 5).

Bei näherer Betrachtung des Jahresverlaufes der Wirtssuchaktivität der Nymphen fällt im Untersuchungsjahr 1995 im September eine leichte Erhöhung der durchschnittlichen Fangzahlen auf (Abb. 3.3.1, S. 49). Statistisch konnte diese Erhöhung gegenüber dem vorangegangenen und nachfolgenden Monat nicht gesichert werden (Einfaktorielle ANOVA; $n = 21$; $p_{\text{Aug-Sept}} = 1,000$; $p_{\text{Sept-Okt}} = 0,977$).

Die jeweils zusammengehörigen Jahresverlaufskurven der Aktivität von Adulti und Nymphen waren einander dabei grundsätzlich ähnlich, wobei das Verhältnis der Fangzahlen Adulti : Nymphen durchschnittlich etwa 1 : 1,3 betrug. Vergleicht man die Ergebnisse der einzelnen Habitats bezüglich des Nymphenanteils an der Gesamtfangzahl im Detail, sind folgende Unterschiede hervorzuheben:

1. Die Zahl wirtssuchaktiver Nymphen pro Fangfläche war in allen Untersuchungsjahren im parkähnlichen Habitat „Belvedere“ am höchsten (Tab. 3.3.1, S. 47). Besonders im Frühjahr 1995 waren in diesem Gebiet vergleichsweise hohe Nymphendichten nachweisbar.
2. Im Habitat „Bad Berka“ waren die Fangzahlen von Nymphen und Adulti in den Jahren 1995 und 1996 nahezu ausgeglichen, während 1997 die durchschnittliche Zahl der Nymphen etwa um das Doppelte höher lag als die der Adulti (Tab. 3.3.1; S. 47).
3. Das Dienstedter Waldrandhabitat zeigte mit einer in jedem Untersuchungsjahr höheren Aktivitätsdichte der Adulti gegenüber den Nymphen ein im Vergleich zum „Belvedere“ umgekehrtes Verhältnis (Tab. 3.3.1; S. 47).

Zum Vergleich mit den Waldsaumhabitaten wurde zusätzlich ein Waldwiesengebiet in der Nähe der Standarduntersuchungsfläche 3 („Dienstedt“) in die Untersuchungen einbezogen (Abb. 3.3.3, S. 51). Dieses Untersuchungsgebiet („Dienstedt II“) unterscheidet sich von den anderen im Wesentlichen durch eine weitgehend baumfreie Fläche mit eingestreuten Strauchgehölzen. Auch in diesem Habitat läßt sich ein recht ähnliches Bild bezüglich des Verlaufes der Wirtssuchaktivität erkennen (Abb. 3.3.3).

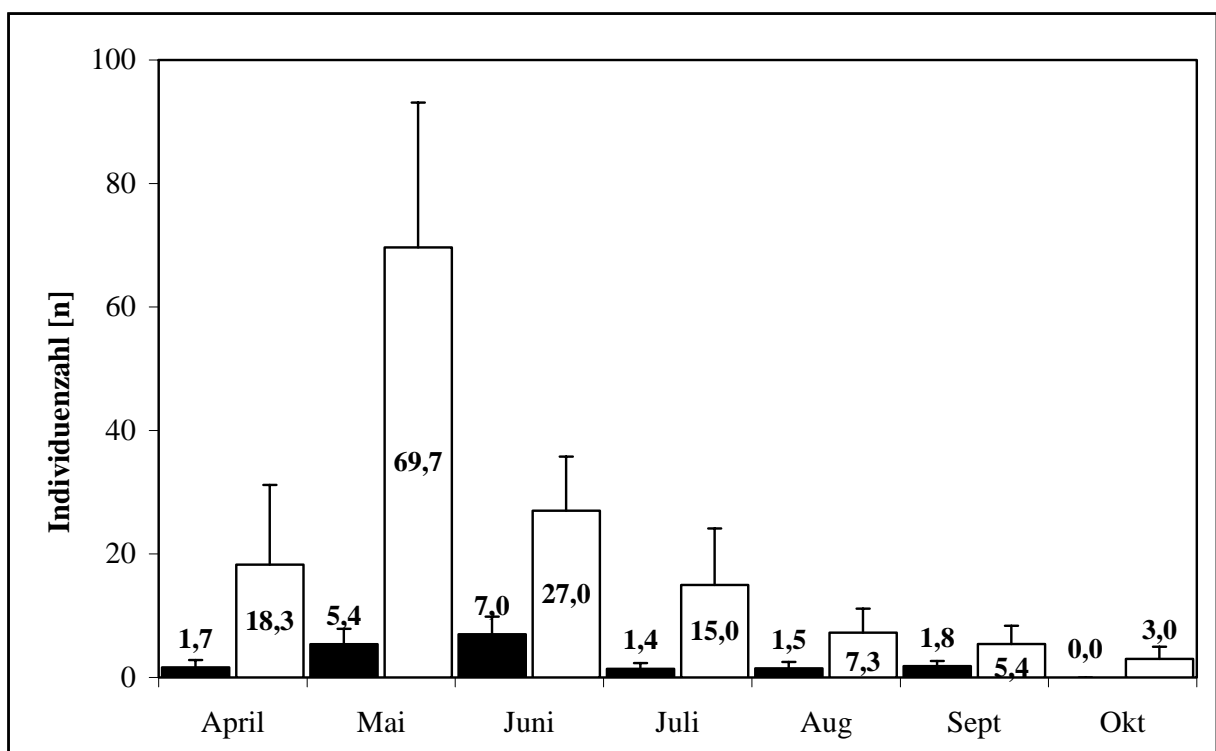


Abb. 3.3.3: Aktivitätsdynamik von *Ixodes ricinus* - Adulti (schwarze Säulen) und Nymphen (weiße Säulen) im Jahresverlauf im Waldwiesenhabitat „Dienstedt II“ im Jahr 1997 (Einfaktorielle ANOVA, signifikante Unterschiede zwischen den Monaten siehe Anhang-Tab. 6).

Dieses nur 1997 bearbeitete Untersuchungsgebiet, von der Größe der Fläche her mit den anderen Fangstrecken vergleichbar, hat jedoch nicht den langgestreckten Charakter der Waldsaumfanggebiete. Das Maximum der Dichte wirtssuchaktiver Adulti liegt im Juni, das der Nymphen im Mai (Einfaktorielle ANOVA, $p < 0,05$; Anhang-Tab. 6). Wie bei den Untersuchungen auf den Standardflächen ist der unimodale Verlauf der Aktivitätsdichte auch hier charakteristisch. Ein deutlicher Unterschied im Vergleich der Verhältnisse in Waldsaumgebieten ist die weitaus höhere Fangzahl subadulter Stadien. Während das höchste Fangergebnis der Adulti bei durchschnittlich 7,0 Individuen pro Aufnahme lag, hatte das der Nymphen einen etwa zehnfach höheren Wert (69,7). Betrachtet man die Gesamtzahl von Weibchen, Männchen und Nymphen im Vergleich aller Fangstrecken, so ist auffällig, daß im USG „Dienststedt II“ eine höhere Anzahl von Nymphen sowie eine geringere Anzahl von Adulti zu verzeichnen war (Abb. 3.3.4, S. 53). Sowohl bei den Nymphen als auch bei den Adulti konnte dieser Unterschied gegenüber den Untersuchungsflächen „Bad Berka“ und „Dienststedt I“ statistisch gesichert werden (Einfaktorielle ANOVA, Anhang-Tab. 7).

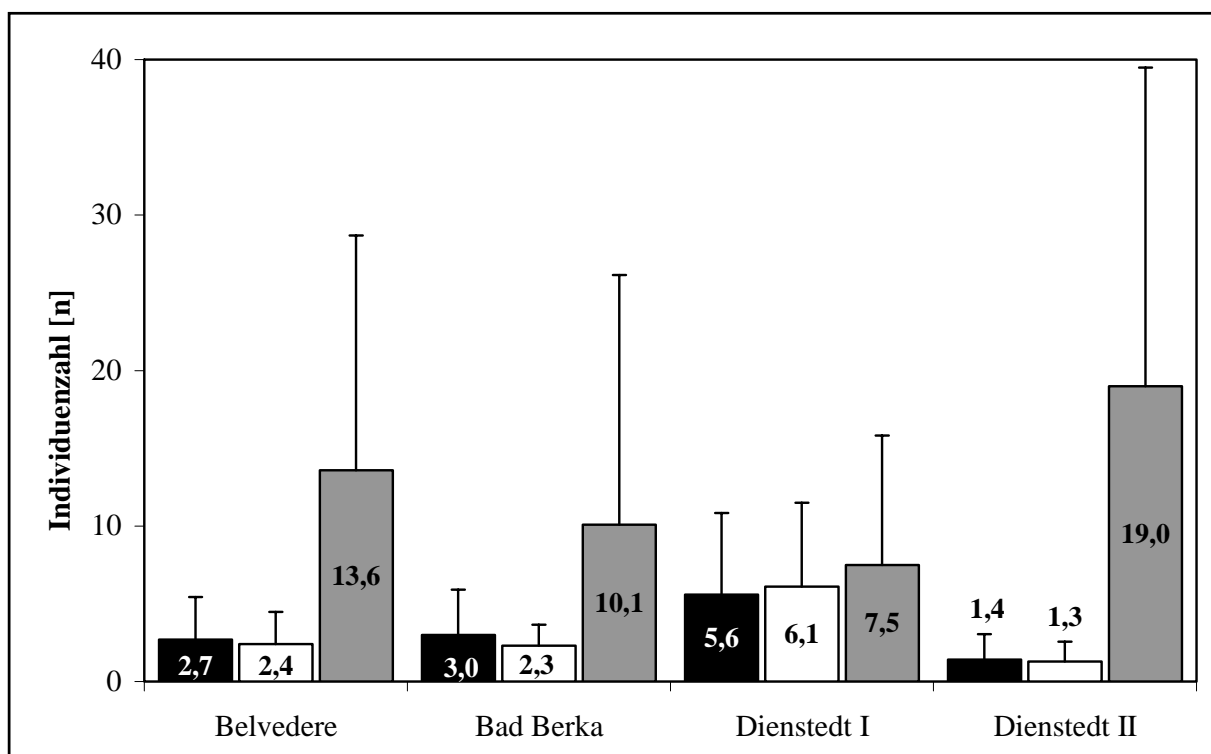


Abb. 3.3.4: Mittlere Individuenzahlen von *Ixodes ricinus* pro Aufnahme in allen untersuchten Habitaten des Ilmtals 1997, Stadium (Nymphen – graue Säulen) bzw. Geschlechter (Männchen – schwarze Säulen, Weibchen – weiße Säulen) getrennt dargestellt (Einfaktorielle ANOVA; $n = 108$; signifikante Unterschiede siehe Anhang-Tab. 7).

3.3.1.2 Klimadaten

Der Einfluß der makroklimatischen sowie mikroklimatischen, unmittelbar im Habitat gemessenen Werte auf die saisonale Entwicklung ist in der Literatur vielfach beschrieben worden. So kann die mittlere Anzahl gefangener Individuen im Ilmtal im Zusammenhang mit der Sonnenscheindauer und Niederschlagshöhe (Werte der Wetterstation Weimar) und den im Habitat prioritären Parametern relative Luftfeuchte und Lufttemperatur ausgewertet werden (Abb. 3.3.5, 3.3.6).

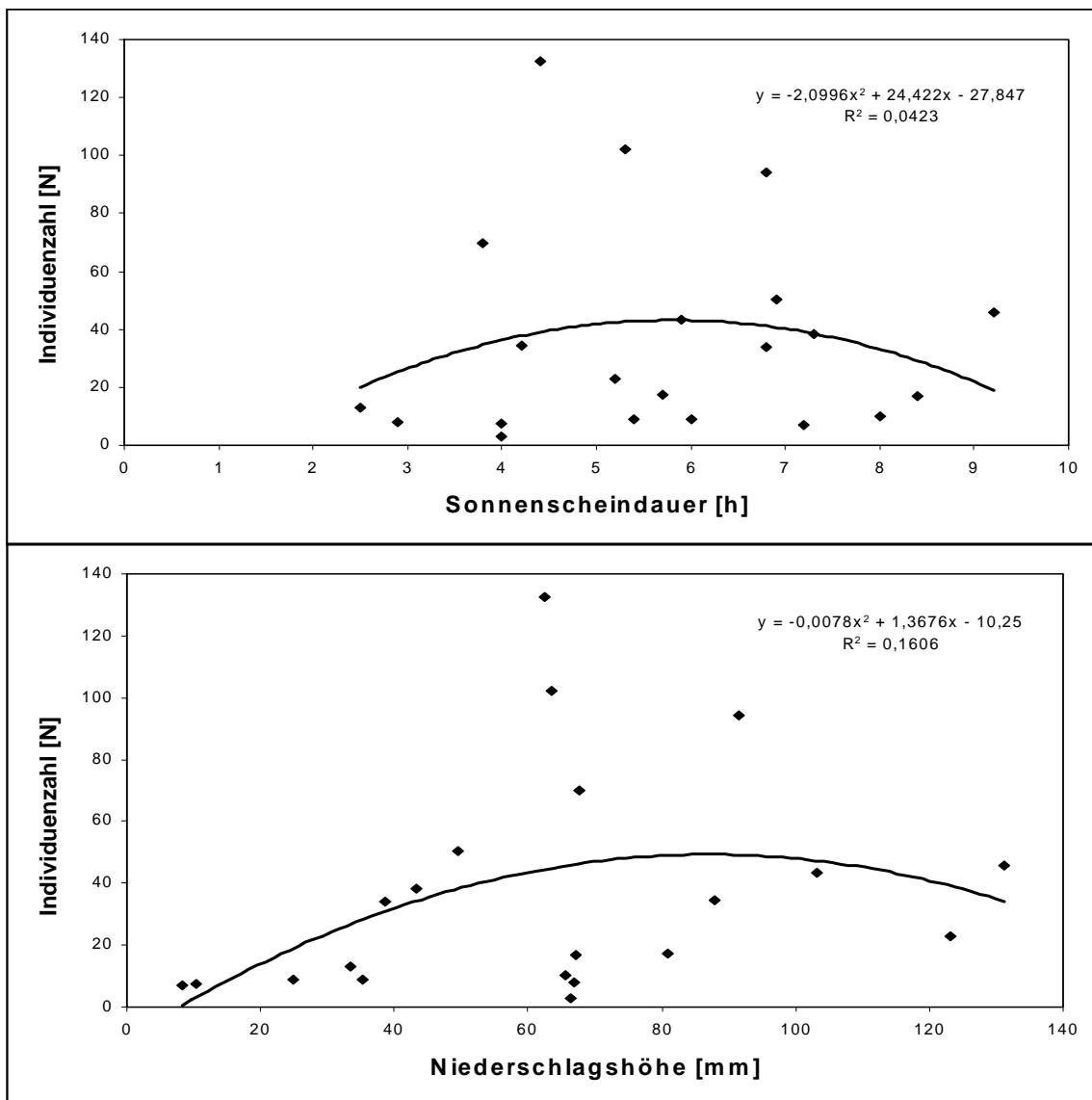


Abb. 3.3.5: Abhängigkeit der Aktivitätsdynamik von *Ixodes ricinus* (alle untersuchten Stadien gemittelt über alle Jahre und Untersuchungsflächen) von den makroklimatischen Faktoren Sonnenscheindauer und Niederschlagshöhe (Trendlinie; $p > 0,05$)

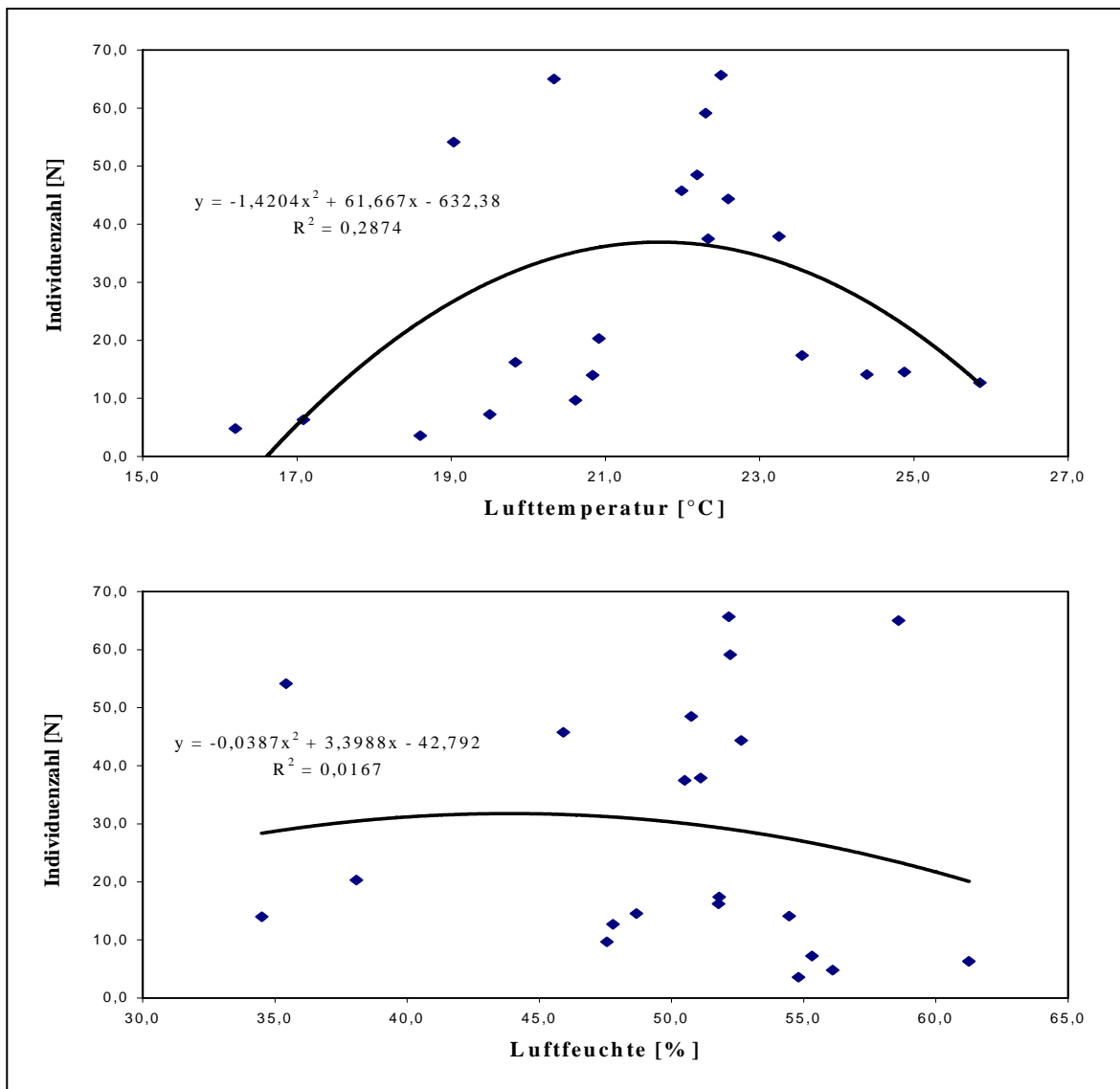


Abb. 3.3.6: Abhängigkeit der Aktivitätsdynamik von *Ixodes ricinus* (alle untersuchten Stadien gemittelt über alle Jahre und Untersuchungsflächen) von den mikroklimatischen Faktoren Lufttemperatur und Luftfeuchte (Trendlinie; $p > 0,05$)

Bei Betrachtung der Aktivitätsdynamik im Zusammenhang mit den Klimadaten in den einzelnen Untersuchungsjahren ist generell ein Einfluß der Parameter auf das Aktivitätsverhalten von *Ixodes ricinus* tendenziell erkennbar. Die Streuung ist dabei jedoch extrem hoch, so daß allenfalls ein Trend der im Zusammenhang stehenden Daten aufgezeigt werden kann (niedrige Werte des Bestimmtheitsmaßes R^2).

Mit der Temperatur und günstigen Feuchtigkeitsverhältnissen nimmt die Aktivität der Zecken im Frühjahr zu und führt zu einem Aktivitätsmaximum.

Erwartungsgemäß ist sowohl bei den Nymphen als auch bei den Adulti (dargestellt in der Summe der Individuen) eine Verminderung der Aktivitätsdichte bei erhöhter Sonnenscheindauer und Lufttemperatur, wie sie in den Sommermonaten vorliegen, zu beobachten, ohne daß dieser Fakt zu einer klimatisch bedingten Bimodalität der Aktivitätsdynamik führt.

Tabelle 3.3.2: Makroklimatische Daten des gesamten Untersuchungsgebietes Ilmtal in den Jahren 1995 – 1997, herausgegeben von der Wetterstation Weimar

Jahr	Monat	Nymphen [N]	Adulti [N]	Niederschlags- höhe [mm]	Sonnen- scheindauer [h]	Lufttem- peratur [°C]	rel. Luft- feuchte [%]
1995	April	81	52	62	4,4	9,1	72
	Mai	52	42	91	6,8	12,6	69
	Juni	47	55	64	5,3	14,7	74
	Juli	23	22	131	9,2	20,3	71
	Aug	10	7	67	8,4	18,5	69
	Sept	27	8	88	4,2	12,8	81
	Okt	1	7	10	4,0	12,0	83
1996	April	4	5	35	6,0	8,3	67
	Mai	38	32	68	3,8	10,9	78
	Juni	25	25	50	6,9	15,1	74
	Juli	20	23	103	5,9	15,4	76
	Aug	7	10	81	5,7	16,7	76
	Sept	4	9	33	2,5	10,5	82
	Okt	4	4	67	2,9	9,0	83
1997	April	5	4	25	5,4	6,1	67
	Mai	24	10	39	6,8	12,9	70
	Juni	27	11	43	7,3	15,5	69
	Juli	11	12	123	5,2	16,5	80
	Aug	4	6	66	8,0	19,1	73
	Sept	3	5	8	7,2	13,3	73
	Okt	2	2	66	4,0	7,4	80

Eine stärkere Zunahme der Niederschlagshöhe (zu große Nässe) wirkt sich ebenso wie zu trockene Bedingungen negativ auf die Fangzahl aus. Auch zu geringe Werte der Temperatur- und Feuchtigkeitsparameter führen zu pessimalen Bedingungen der Populationsaktivität.

Im ersten Untersuchungsjahr (Tab. 3.3.2, S. 56) befand sich die Durchschnittstemperatur bereits im April auf einem relativ hohen Niveau (ca. 10 °C), ebenso war die durchschnittliche Aktivitätsdichte am höchsten. Niedrigere Temperaturwerte im April waren im zweiten und dritten Untersuchungsjahr zu beobachten (Tab. 3.3.2, S. 56). Die Höhe der Aktivitätsdichte lag weit unter den Werten vom April 1995.

Bei sinkenden Individuenzahlen in den Sommermonaten wurde in der Regel eine sehr hohe durchschnittliche Niederschlagsmenge und/oder eine höhere durchschnittliche Sonnenscheindauer registriert (Tab. 3.3.2, S. 56).

Die für jedes Habitat charakteristischen Merkmale hinsichtlich Lage und Vegetation bestimmen die jeweiligen mikroklimatischen Besonderheiten. Die durchschnittliche saisonale Aktivitätsdynamik von Adulti und Nymphen aller drei Untersuchungsjahre wurde mit den Parametern Lufttemperatur und relative Luftfeuchte im Mikroklima-Bereich der jeweiligen Habitate verglichen und zusammenfassend dargestellt (Tab. 3.3.3, S. 58). Das Maximum der Lufttemperatur des Mikroklimas wurde in jedem Untersuchungsgebiet im Monat August erreicht und lag nach einem flachen, aber stetigem Anstieg vom Frühjahr an durchschnittlich bei $25,1 \pm 0,8$ °C. In den Herbstmonaten nahmen die Werte bis zum Ende der Fangsaison ab. Die relative Luftfeuchte des Mikroklimas in den Fanggebieten stieg in allen drei Untersuchungsjahren vom April zum Mai hin relativ steil an, bewegte sich dann bis etwa August/September um einen Mittelwert ($51,1 \pm 2,2$ % im USG 1, $53,1 \pm 2,1$ % im USG 2 und $48,3 \pm 2,2$ % im USG 3), um dann bis zum Ende der Fangsaison erneut anzusteigen.

Im USG 1 („Belvedere“) ist im April eine deutlich höhere Aktivitätsdichte der Adulti, vor allem aber der Nymphen bei etwa gleichen Durchschnittswerten von Temperatur und relativer Luftfeuchte in allen drei Habitaten zu beobachten. Typischerweise sinkt auch die Aktivität der Zecken bei Zunahme der Durchschnittstemperatur und etwa gleichbleibender oder leicht sinkender durchschnittlicher relativer Luftfeuchte.

Tabelle 3.3.3: Mikroklimatische Daten der einzelnen Habitate im Mittel der Jahre 1995 – 1997, unmittelbar im Habitat gemessen

Habitat	Monat	Nymphen [N]	Adulti [N]	Lufttemperatur [°C]	rel. Luftfeuchte [%]
Belvedere	April	34	20	19,0	35
	Mai	37	28	20,3	59
	Juni	42	18	22,3	52
	Juli	30	15	22,6	53
	Aug	8	5	25,9	48
	Sept	12	4	19,8	52
	Okt	3	1	16,2	56
Bad Berka	April	13	8	20,9	38
	Mai	45	21	22,5	52
	Juni	27	21	22,2	51
	Juli	6	12	23,6	52
	Aug	7	8	24,4	54
	Sept	2	5	19,5	55
	Okt	1	5	17,1	61
Dienstedt	April	6	8	20,8	35
	Mai	17	20	22,3	51
	Juni	20	26	22,0	46
	Juli	10	28	23,3	51
	Aug	4	11	24,9	49
	Sept	1	9	20,6	48
	Okt	1	3	18,6	55

3.3.1.3 Prävalenz von *Borrelia burgdorferi*

Die Borrelienprävalenzen im Untersuchungsgebiet Ilmtal zeigten im Jahresdurchschnitt von 1995 zu 1997 sowohl bei den Adulti als auch bei den Nymphen eine Erhöhung (Abb. 3.3.7). So nahm die Prävalenz bei den Nymphen in diesem Untersuchungszeitraum um 9,1 % zu. Bei den Adulti betrug der Anstieg der Prävalenz etwa das Doppelte im Vergleich zu den Nymphen (18,9 %). Die Zunahme der Prävalenz war bei den Nymphen zwischen allen Untersuchungsjahren hochsignifikant; bei den Adulti nur zwischen den Jahren 1995 und 1996 sowie zwischen 1995 und 1997.

Hinsichtlich der Prävalenzhöhe wurden deutliche Unterschiede zwischen Adultstadium und Subadultstadium festgestellt. So erreichte die Höhe der Prävalenz bei den Adulti mehr als das Doppelte gegenüber den Nymphen (1995: 2,6fach; 1997: 2,3fach). Im Untersuchungsjahr 1996 war die Prävalenz der Adulti sogar um mehr als das Vierfache (4,4fach) höher als die der Nymphen (Abb. 3.3.7).

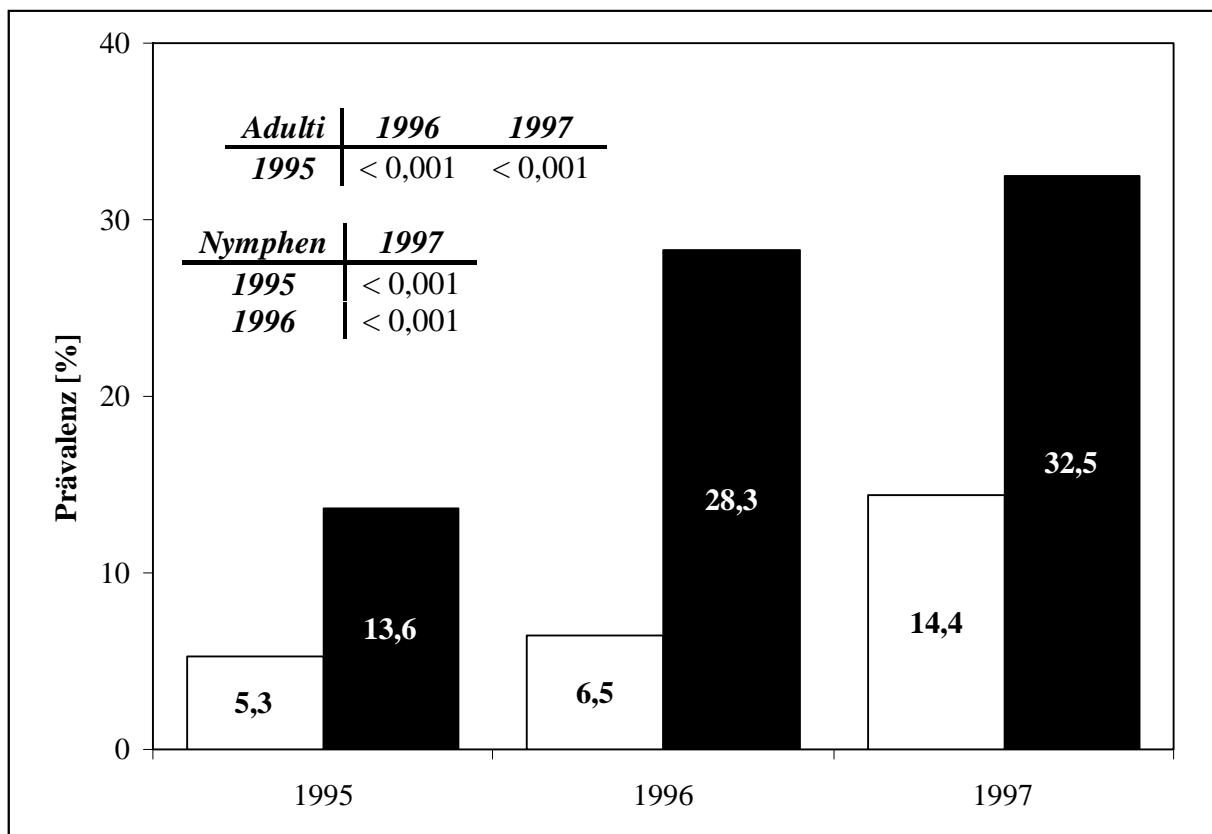


Abb. 3.3.7: Mittlere Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus*-Nymphen (weiße Säulen) und -Adulti (schwarze Säulen) im Vergleich der Untersuchungsjahre im Ilmtal, 1995 – 1997 (Kreuztabellen zeigen p-Werte; signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren; χ^2 -Test)

Abbildung 3.3.8 verdeutlicht den ähnlichen durchschnittlichen Prävalenzverlauf von 1995 – 1997 in allen drei Untersuchungsgebieten. Im Habitat „Belvedere“ zeigte sich ein kontinuierlicher Anstieg der Prävalenz bei Adulti (7,2 %; 21,4 %; 33,3 %) und Nymphen (5,0 %; 6,8 %; 19,5 %) von 1995 zu 1997, während in den anderen beiden Untersuchungsgebieten der Anstieg der Prävalenz bei den Adulti von 1996 zu 1997 weniger stark ausgeprägt ist. Auffällig ist die höchste durchschnittliche Borrelienprävalenz bei den Nymphen im Jahr 1997 im Habitat „Belvedere“ mit 19,5 %. Die größten Unterschiede in der Borrelienprävalenz zwischen Adulti und Nymphen wurden im Untersuchungsgebiet „Bad Berka“ im Jahr 1996 ermittelt. Hier war die Borrelienprävalenz der Adulti um das Siebenfache höher als die der Nymphen. Im Untersuchungsgebiet „Belvedere“ war die Prävalenz zwischen Adulti und Nymphen im Jahr 1995 fast ausgeglichen. Es wurden bei den Adulti im Vergleich mit den Nymphen nur um das 1,4fache höhere Werte gefunden.

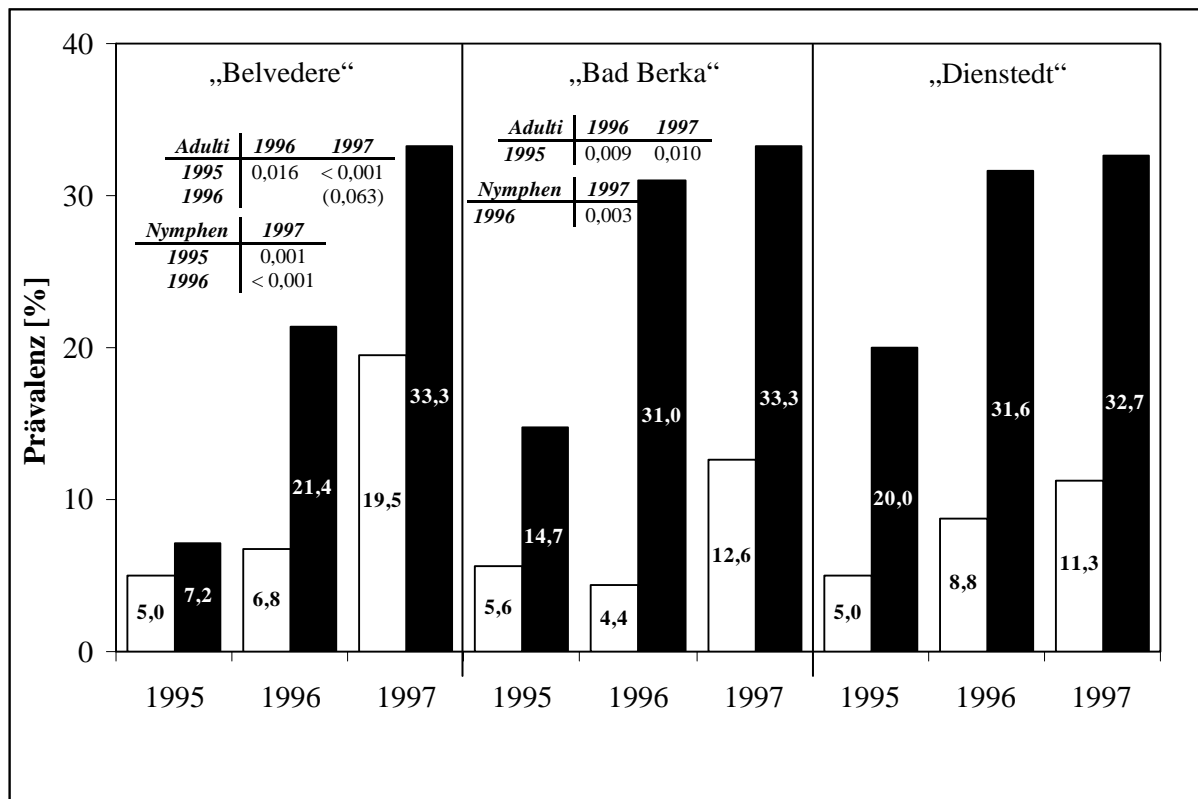


Abb. 3.3.8: Mittlere Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* s.l. in *Ixodes ricinus*-Nymphen (weiße Säulen) und -Adulti (schwarze Säulen) pro Untersuchungsgebiet in den Habitaten „Belvedere“ „Bad Berka“ und „Dienstedt“; (Kreuztabellen zeigen p-Werte; signifikante Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren; Wert in Klammern liegt nahe der Signifikanzgrenze, ist aber nicht signifikant; in Dienstedt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren; χ^2 -Test)

Im Vergleich der durchschnittlichen Borrelienprävalenzen bei der Zusammenfassung aller Untersuchungsjahre wiesen die Habitate einige Unterschiede auf (Abb. 3.3.9). Die Borrelienprävalenz der Adulti stieg von USG 1 („Belvedere“) zu USG 3 („Dienstedt“) an (20,9 %; 28,1 %; 29,8 %). Besonders deutlich wurde der signifikant niedrigere Durchschnittswert im „Belvedere“ gegenüber den anderen Untersuchungsgebieten (χ^2 -Test; Abb. 3.3.9). Bei den Nymphen war die höchste durchschnittliche Borrelienprävalenz mit 12,1 % im USG 1 nachweisbar. Sie unterschied sich signifikant vom niedrigsten Wert im USG 2 (7,2 %).

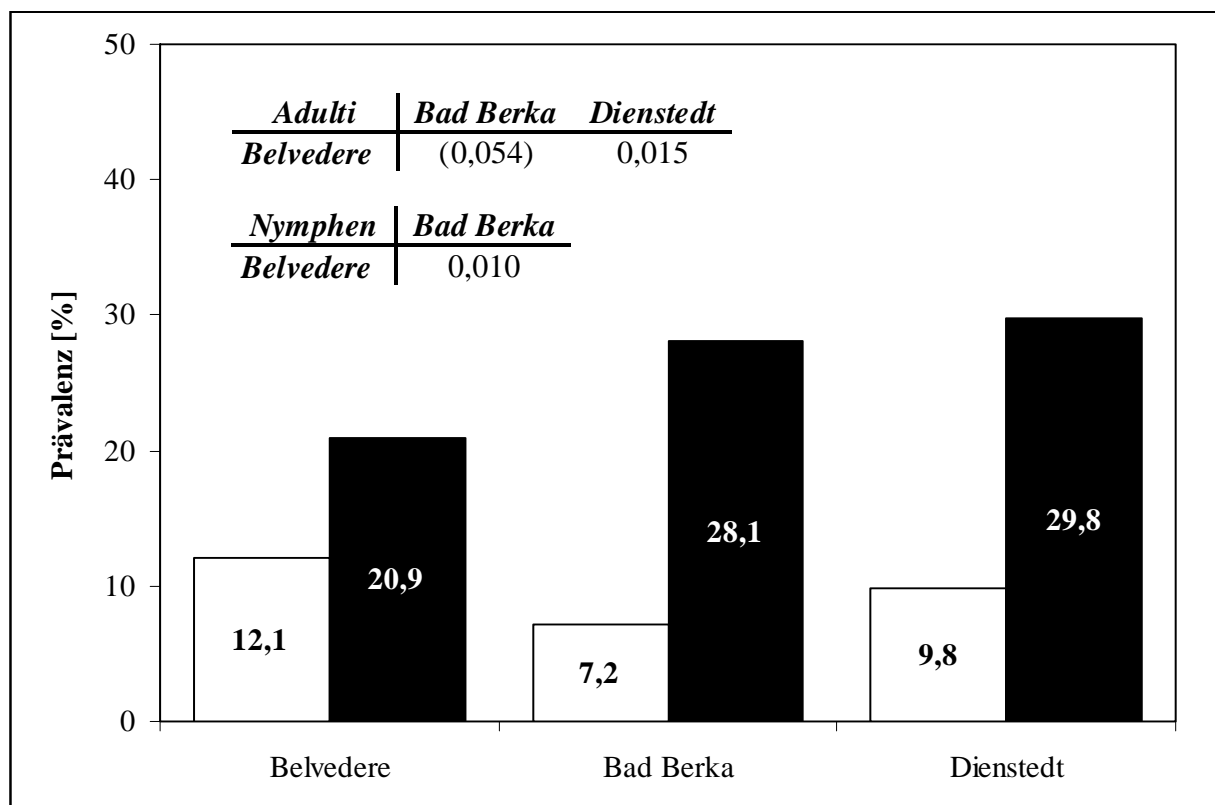


Abb. 3.3.9: Mittlere Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* s. l. in *Ixodes ricinus*-Nymphen (weiße Säulen) und -Adulti (schwarze Säulen) pro Habitat im Ilmtal des gesamten Untersuchungszeitraumes von drei Jahren (1995 - 1997; Kreuztabellen zeigen p-Werte; signifikante Unterschiede zwischen den Habitaten; Wert in Klammern liegt nahe der Signifikanzgrenze, ist aber nicht signifikant; χ^2 -Test)

Generell konnte festgestellt werden, daß in den untersuchten Naturherdgebieten sowohl bei Nymphen als auch bei Adulti die Borrelienprävalenz von Mai bis September anstieg und sich somit gegensätzlich zur Entwicklung der Aktivitätsdichte verhielt (Tab. 3.3.4, S. 62).

Tab. 3.3.4: Mittlere Individuenzahlen pro Aufnahme und Monat von *Ixodes ricinus* (Nymphen und Adulti) und Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* in Freilandfängen (Ilmtal, 1995 – 1997)

Monat	Nymphen		Adulti	
	Individuenzahl [n]	Prävalenz [%]	Individuenzahl [n]	Prävalenz [%]
April	17,6	7,9	12,0	14,7
Mai	33,1	8,1	23,0	21,2
Juni	29,9	10,4	21,8	30,2
Juli	15,7	9,6	17,6	25,1
August	6,0	13,6	7,9	31,9
September	5,1	13,1	6,2	36,5
Oktober	1,8	6,5	3,2	29,2

Dieser Trend konnte jeweils als negative Korrelation nachgewiesen werden (Abb. 3.3.10), die bei den Adulti stärker ausgeprägt war, als bei den Nymphen. Dieser negative, lineare Zusammenhang erwies sich sowohl bei den Nymphen als auch bei den Adulti als signifikant (Lineare Regression; n = 5).

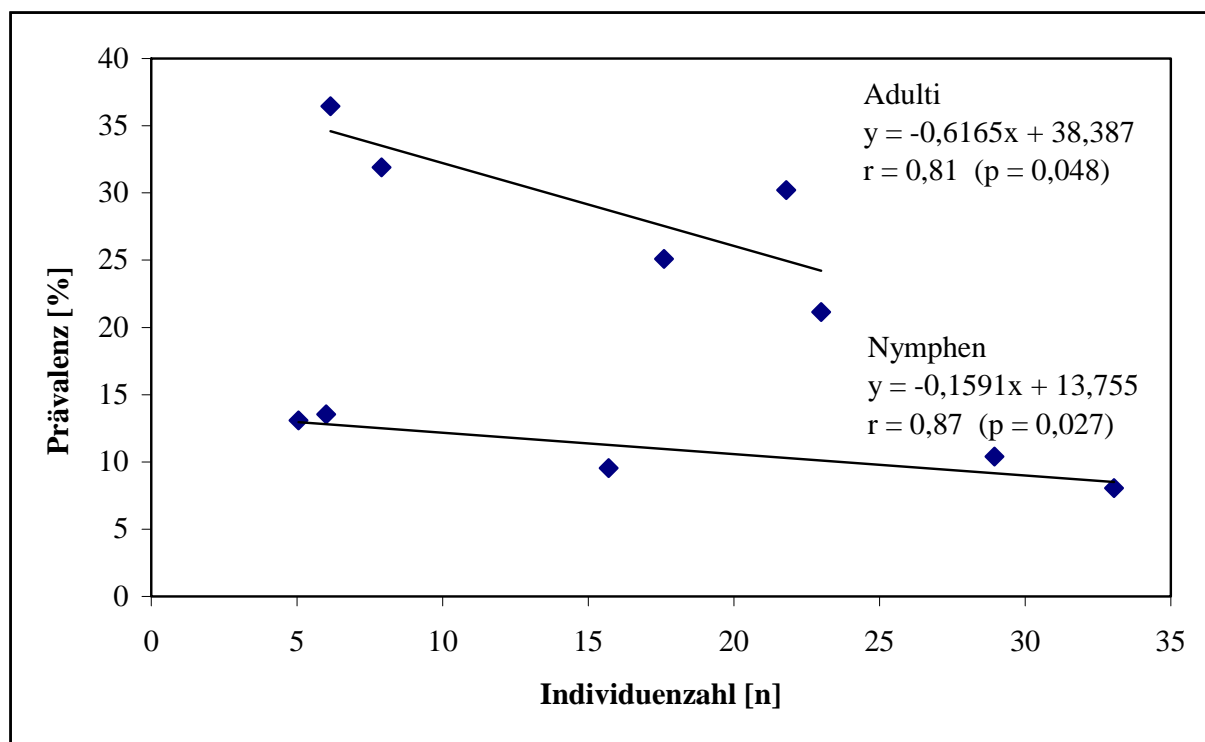


Abb. 3.3.10: Zusammenhang von Aktivitätsdichte (Nymphen und Adulti) und Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* s. l. der Monate Mai bis September im Ilmtal in den Jahren 1995 - 1997

Zu Beginn (April) und am Ende einer Fangsaison (Oktober) verhielten sich die Parameter jedoch nicht gegensätzlich. Im Frühjahr stieg mit der Aktivitätsdichte zunächst auch die Borrelienprävalenz im Vektor. Mit sinkenden Fangzahlen im Herbst (September/Oktober) nahm sie wieder ab.

Das gleiche Phänomen konnte bei der gemeinsamen Betrachtung der Parameter „Aktivitätsdichte“ und „Prävalenz von *Borrelia burgdorferi*“ im Laufe der Untersuchungsjahre beobachtet werden. Mit abnehmender Zahl wirtssuchaktiver Individuen stieg die Erregerprävalenz sowohl bei den Nymphen als auch bei den Adulti vom ersten bis zum dritten Untersuchungs-jahr an. Dieser gegensätzliche Verlauf, wieder bei den Adulti deutlicher auftretend als bei den Nymphen, konnte bei den Adulti ebenfalls als signifikant negative Korrelation verifiziert werden (Abb. 3.3.11; Lineare Regression; $n = 3$). Bei den Nymphen war zumindest die Tendenz eines umgekehrt proportionalen Zusammenhanges zwischen Aktivitätsdichte und Borrelienprävalenz in der Hauptvegetationsperiode zu erkennen (Abb. 3.3.11; Lineare Regression; $n = 3$).

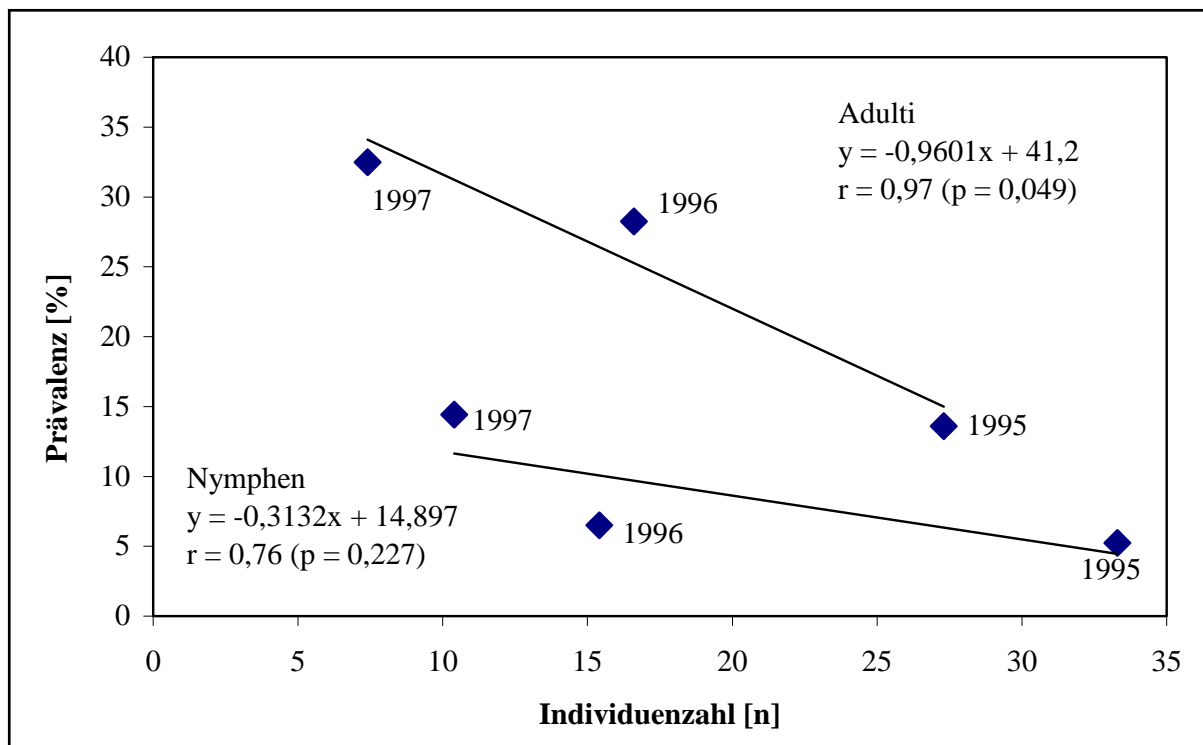


Abb. 3.3.11: Zusammenhang von Aktivitätsdichte (Nymphen und Adulti) und Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* s. l. zwischen den Untersuchungsjahren im Ilmtal (1995 – 1997)

3.3.2. Wirtstiere

3.3.2.1 Kleinsäuger

Für die Aufrechterhaltung der Infektionskette von *Borrelia burgdorferi* kommt den Überträgerwirten neben den Vektoren in natürlichen Endemiegebieten der Lyme-Borreliose eine besondere Bedeutung zu.

Wie aus der Tabelle 3.3.5 hervorgeht, wurden im ersten Untersuchungsjahr (1996) insgesamt 116 Kleinsäuger der Arten *Clethrionomys glareolus* (SCHREBER), *Apodemus flavicollis* (MELCHIOR), *Sorex araneus* L. und *Microtus agrestis* (L.) untersucht. Im zweiten Untersuchungsjahr konnte das gleiche Artenspektrum mit 119 Individuen festgestellt werden. Sowohl 1996 als auch 1997 war die Zahl gefangener Individuen von *Clethrionomys glareolus* und *Apodemus flavicollis* am höchsten (Tab. 3.3.5).

Tab. 3.3.5: Angaben zu den Kleinsäugerfängen im USG 2 (1996/1997)

Jahreszeit	<i>Apodemus flavicollis</i>		<i>Clethrionomys glareolus</i>		<i>Microtus agrestis</i>		<i>Sorex araneus</i>	
	1996	1997	1996	1997	1996	1997	1996	1997
Frühjahr	7	20	17	6	0	0	9	0
Sommer	21	25	15	48	2	0	3	1
Herbst	18	7	18	8	0	2	6	2
Summe	46	52	50	62	2	2	18	3

Insgesamt wurden im ersten Untersuchungsjahr 1.413 Larven und 18 Nymphen, im zweiten Untersuchungsjahr 272 Larven und 15 Nymphen von den jeweils erfaßten Kleinsäufern abgesammelt. Die durchschnittliche Infestation von Zecken subadulter Stadien betrug im Jahr 1996 bei den Larven 98,7 %, bei den Nymphen 1,3 %. Im zweiten Untersuchungsjahr lagen die Werte bei 94,8 % (Larven) und 5,2 % (Nymphen). Infestationen von Adultzecken konnten nicht nachgewiesen werden (Tab. 3.3.6).

Tab. 3.3.6: Gesamtzahl und prozentualer Anteil an Kleinsäufern festgestellter Larven und Nymphen der Art *Ixodes ricinus* (USG 2 „Bad Berka“)

Untersuchungsjahr	Larven		Nymphen	
	[n]	[%]	[n]	[%]
1996	1.413	98,7	18	1,3
1997	272	94,8	15	5,2

Aufgrund der geringen Anzahl der an Kleinsäugetieren parasitierenden Nymphen wurde dieses Stadium nicht in die Untersuchungen der saisonalen Verteilung einbezogen. Die Betrachtungen konzentrierten sich ausschließlich auf die Larven. Weiterhin fanden nur die beiden häufigsten Kleinsäugetierarten *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus* Berücksichtigung.

Infolge der unterschiedlichen Untersuchungsmethodik müssen die Ergebnisse beider Untersuchungsjahre differenziert betrachtet werden.

Im Untersuchungsjahr 1996 war die durchschnittliche Dichte parasitierender Larven pro Wirtstier bei beiden Kleinsäugetierarten (*Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus*) um ein Vielfaches höher als 1997. Dabei wies *Apodemus flavicollis* in beiden Untersuchungsjahren eine durchschnittlich um das 1,6fache höhere Infestation gegenüber *Clethrionomys glareolus* auf. Dieser Unterschied war im Jahr 1997 hochsignifikant (Abb. 3.3.12; t-Test; $p = 0,001$).

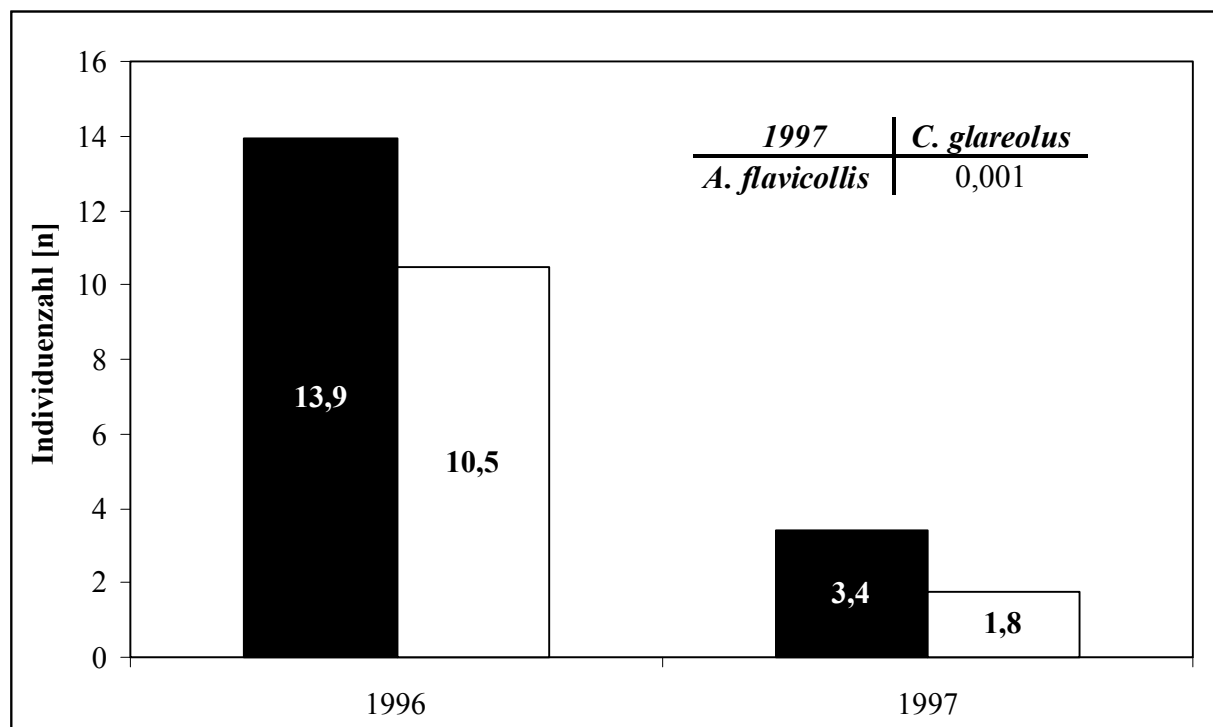


Abb. 3.3.12: Mittlere Infestation zweier häufiger Kleinsäugetierarten (*A. flavicollis* – schwarze Säulen, *C. glareolus* – weiße Säulen) des Untersuchungsgebietes „Bad Berka“ mit *Ixodes ricinus*-Larven in den Jahren 1996 und 1997 (Kreuztabellen zeigen p-Werte des t-Testes; signifikante Unterschiede zwischen den Kleinsäugetierarten)

Die Ergebnisse der Fangsaison 1996 zeigten bei beiden Kleinsäugerarten Infestationsmaxima in den Sommermonaten, während im Herbst die geringsten Werte festgestellt wurden (Abb. 3.3.13). Diese Unterschiede waren bei beiden Kleinsäugerarten zwischen Sommer und Herbst signifikant (Einfaktorielle ANOVA, $p < 0,001$).

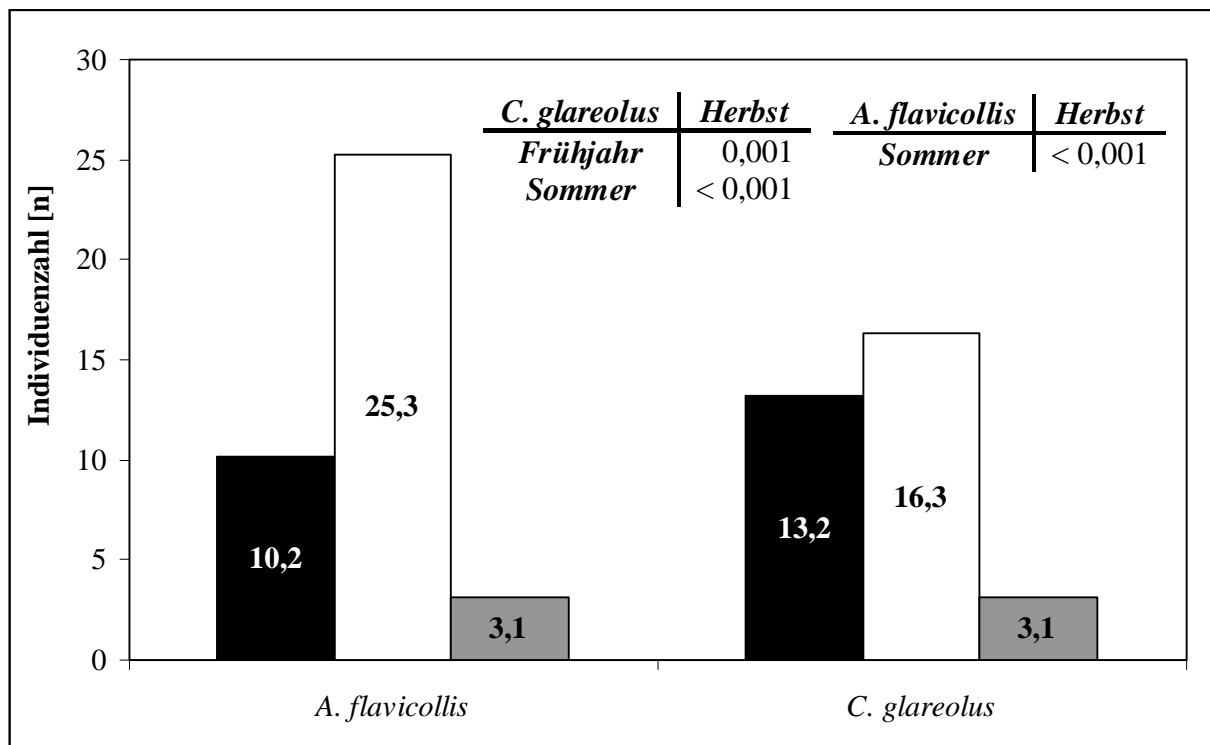


Abb. 3.3.13: Mittlere saisonale Infestation (Frühjahr – schwarze Säulen, Sommer – weiße Säulen, Herbst – graue Säulen) von *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus* mit *Ixodes ricinus*-Larven im Untersuchungsgebiet „Bad Berka“ 1996 (Kreuztabellen zeigen p-Werte der Einfaktoriellen ANOVA; signifikante Unterschiede zwischen den Jahreszeiten)

Die durchschnittliche Häufigkeit parasitierender Larven pro Kleinsäuger nahm im zweiten Untersuchungsjahr bei beiden betrachteten Arten vom Frühjahr zu den Sommermonaten hin signifikant ab. Während bei *Clethrionomys glareolus* im Herbst ebenfalls ein im Vergleich zum Frühjahr signifikant niedrigeres Niveau der Larvendichte zu beobachten war, zeigte sich bei *Apodemus flavicollis* eine Erhöhung in den Herbstmonaten (Abb. 3.3.14), die allerdings statistisch nicht gesichert werden konnte (Einfaktorielle ANOVA, $p > 0,05$).

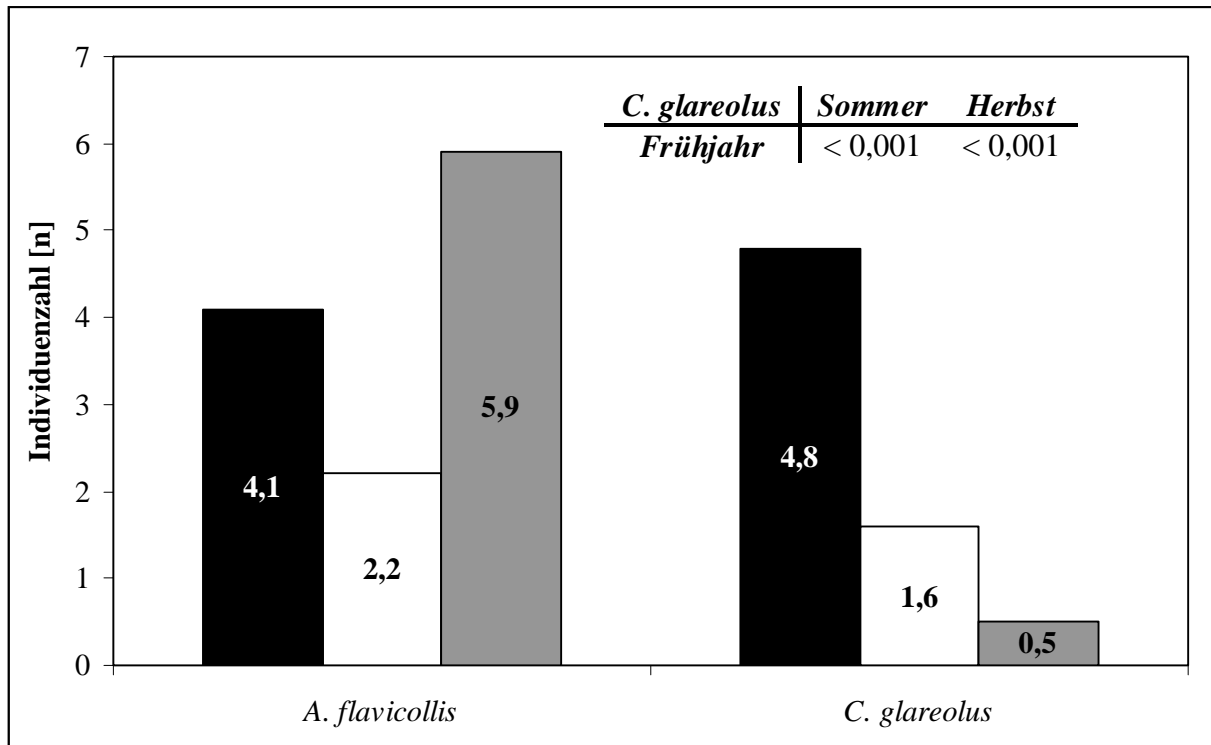


Abb. 3.3.14: Mittlere saisonale Infestation (Frühjahr – schwarze Säulen, Sommer – weiße Säulen, Herbst – graue Säulen) von *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus* mit *Ixodes ricinus*-Larven im Untersuchungsgebiet „Bad Berka“ 1997 (Kreuztabellen zeigen p-Werte; signifikante Unterschiede zwischen den Jahreszeiten; Einfaktorielle ANOVA)

Im zweiten Untersuchungsjahr waren Unterschiede zwischen den Geschlechtern bei *Apodemus flavicollis* sowie zwischen den männlichen Tieren beider Arten festzustellen. Die höchste Infestation zeigten Männchen von *Apodemus flavicollis* mit einem Durchschnittswert von $n = 4,2$ Larven pro Kleinsäuger, die niedrigste Infestation von 1,3 Larven pro Individuum wurde bei den Männchen von *Clethrionomys glareolus* ermittelt (Abb. 3.3.15, S. 68).

Von den Erstfängen beider untersuchter Kleinsäugerarten wurden 115 Larvenpools ($n = 2$) untersucht. Davon waren 68 Proben positiv. Somit ergibt sich für die Fangsaison 1997 eine durchschnittliche Infektionsrate von 36,1%. Die durchschnittliche Borrelienprävalenz gesogener Larven nahm, ähnlich wie bei freilandgefangenen Adulti und Nymphen, vom Frühjahr zum Herbst zu (Abb. 3.3.16, S. 68). Im Zeitraum beider Untersuchungsjahre wurden 155 Serumproben, die von 236 Kleinsäufern der Arten *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*, *Sorex araneus* und *Microtus agrestis* stammen, untersucht. Bei Serumproben von *Sorex araneus* ($n = 10$) und *Microtus agrestis* ($n = 2$) wurden keine Antikörper gegen *Borrelia burgdorferi* festgestellt.

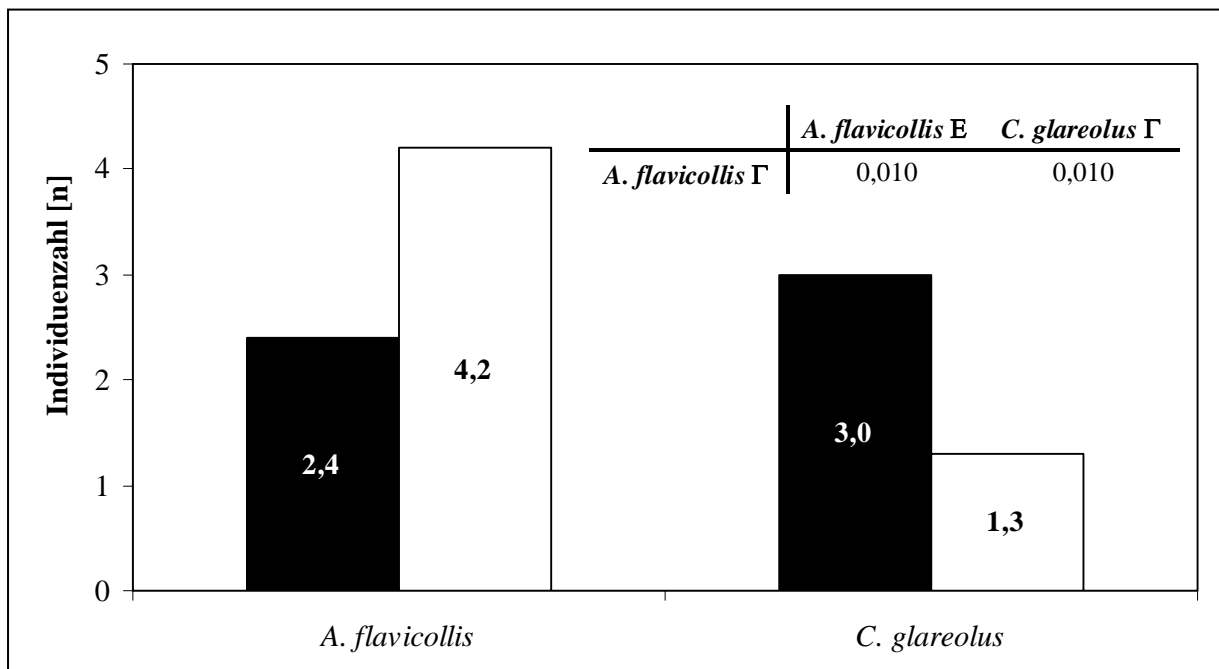


Abb. 3.3.15: Mittlere Befallsrate von Kleinsäufern (*Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys glareolus*) mit *Ixodes ricinus*-Larven, differenziert nach Art und Geschlecht (Weibchen – schwarze Säulen, Männchen – weiße Säulen; „Bad Berka“, 1997; Kreuztabellen zeigen p-Werte des t-Testes; signifikante Unterschiede zwischen den Kleinsäugerarten und deren Geschlechtern)

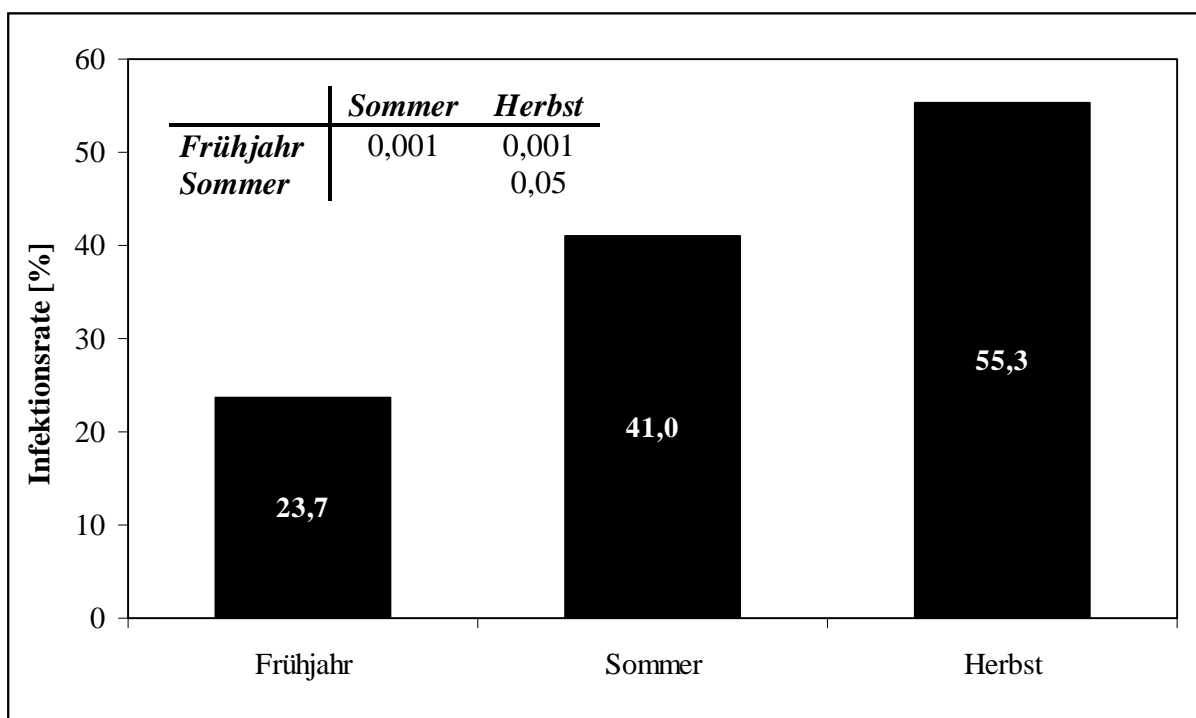


Abb. 3.3.16: Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* in parasitierenden *Ixodes ricinus*-Larven im Jahresverlauf („Bad Berka“, 1997; Kreuztabellen zeigen p-Werte der Einfaktoriellen ANOVA; signifikante Unterschiede zwischen den Jahreszeiten)

Im Folgenden ist die Gesamtzahl der Proben beider hauptsächlich abundanter Erregerreservoirarten absolut und prozentual in Form einer Tabelle (Tab. 3.3.7) dargestellt.

Tab. 3.3.7: Gesamtzahl von Seren der Kleinsäugerarten *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus* („Bad Berka“)

Proben	1996		1997	
	[n]	[%]	[n]	[%]
negativ (< 1 : 20)	39	53,4	33	47,1
grenzwertig (1 : 20 – 1 : 40)	20	27,4	18	25,7
positiv (ab 1 : 80)	14	19,2	19	27,2

Im Vergleich beider Untersuchungsjahre liegt der Prozentsatz borrelienpositiver Serumproben von Kleinsäufern (*Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus*) 1997 höher als 1996 (Tab. 3.3.7). Im ersten Untersuchungsjahr (1996) erfolgte eine Untersuchung von 73 Serumproben beider getesteter Kleinsäugerarten (*Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus*). 27,5 % der von *Apodemus flavicollis* stammenden Proben beinhalteten Antikörper gegen *Borrelia burgdorferi*. Der Wert positiver *Clethrionomys glareolus*-Proben lag bei 9,1 % (Abb. 3.3.17).

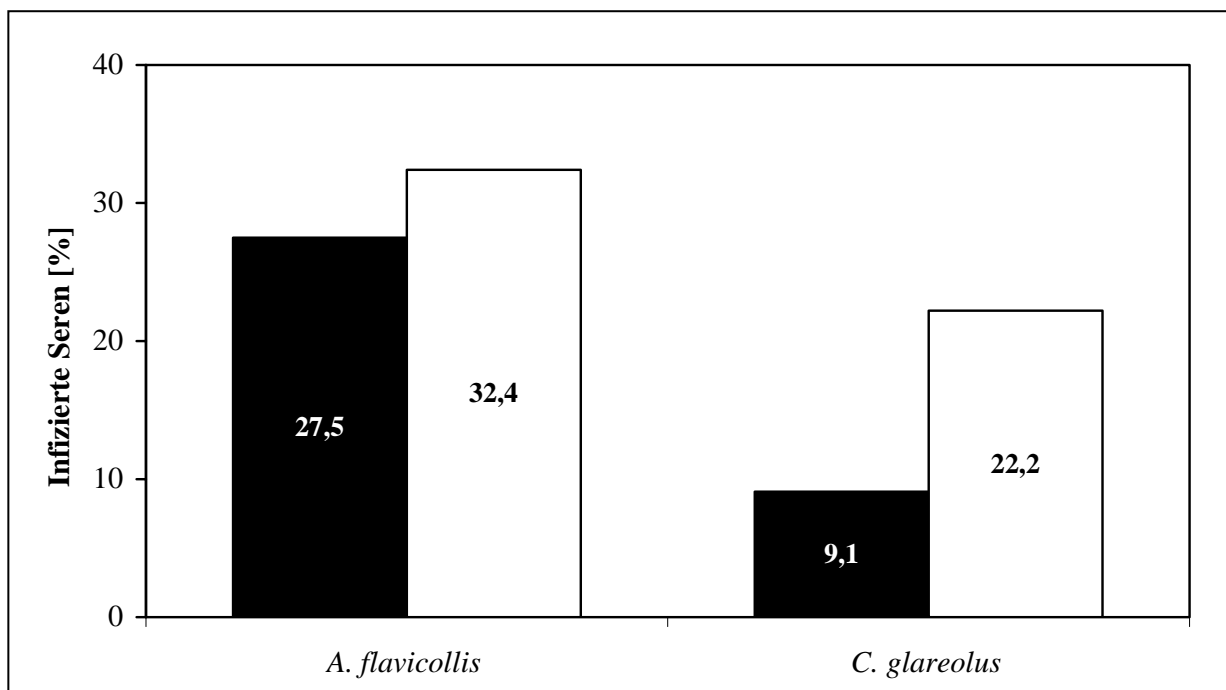


Abb. 3.3.17: Anteil infizierter Seren von *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus* im Untersuchungsgebiet „Bad Berka“ 1996 (schwarze Säulen) und 1997 (weiße Säulen)

Im zweiten Untersuchungsjahr (1997) wurden von 70 Individuen der Arten *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus* Serumproben gewonnen. Die höhere Zahl von Positivproben war mit 32,4 % bei *Apodemus flavicollis* festzustellen, die geringere mit 22,2 % bei *Clethrionomys glareolus* (Abb. 3.3.17). Bei sechs Tieren lagen die Werte mit 1 : 640 bzw. mit 1 : 1.280 deutlich über dem für „positiv“ geltende Proben von 1 : 80.

Bei der differenzierten Betrachtung des prozentualen Anteils infizierter Serumproben hinsichtlich der Geschlechter beider Kleinsäugerarten ergaben sich die in Tab. 3.3.8 dargestellten Werte. Der Gesamtanteil positiver Proben war bei *Clethrionomys glareolus* deutlich niedriger als bei *Apodemus flavicollis*. Während bei beiden Geschlechtern von *Apodemus flavicollis* relativ hohe Prävalenzwerte festgestellt wurden, die sich bei Männchen und Weibchen ähnelten, zeigten sich bei männlichen Tieren von *Clethrionomys glareolus* deutlich höhere Prozentzahlen als bei den weiblichen Tieren (17,9 %; im Vergleich dazu 9,4 % bei den Weibchen).

Tab. 3.3.8: Prozentualer Anteil borrelienpositiver Seren von *Apodemus flavicollis* und *Clethrionomys glareolus* (differenziert nach Geschlechtern; 1996, 1997; USG „Bad Berka“)

Kleinsäugerart	Weibchen	Männchen
<i>Apodemus flavicollis</i>	31,5	29,2
<i>Clethrionomys glareolus</i>	9,4	17,9

3.3.2.2 Rehwild

Neben den Kleinsäugetern weist das Rehwild in den Untersuchungsgebieten eine hohe Abundanz auf und spielt damit ebenfalls eine bedeutende Rolle als Wirtstier von *Ixodes ricinus*, die in der Literatur stark diskutiert wird. Aus diesem Grund wurde dem Rehwild in der vorliegenden Arbeit neben den Kleinsäugetern besondere Beachtung geschenkt.

In den Jahren 1996 und 1997 wurden an ca. 100 Stücken Rehwild (*Capreolus capreolus* L.) beider Geschlechter Untersuchungen zur Borrelienprävalenz parasitierender Zecken der Art *Ixodes ricinus* vorgenommen. Das Wild stammte aus dem Thüringer Raum (Ilmtalgebiet, Jena, Blankenhain, Tautenhain). Insgesamt belief sich die Anzahl abgesamelter Zecken auf 659 Tiere, wobei das Adultstadium mit 89,1 % den überwiegenden Teil ausmachte. Die Adulttiere der Zecken bestanden vorwiegend aus Weibchen (69,7 %) und nur zu 30,3 % aus männlichen Tieren (Abb. 3.3.18).

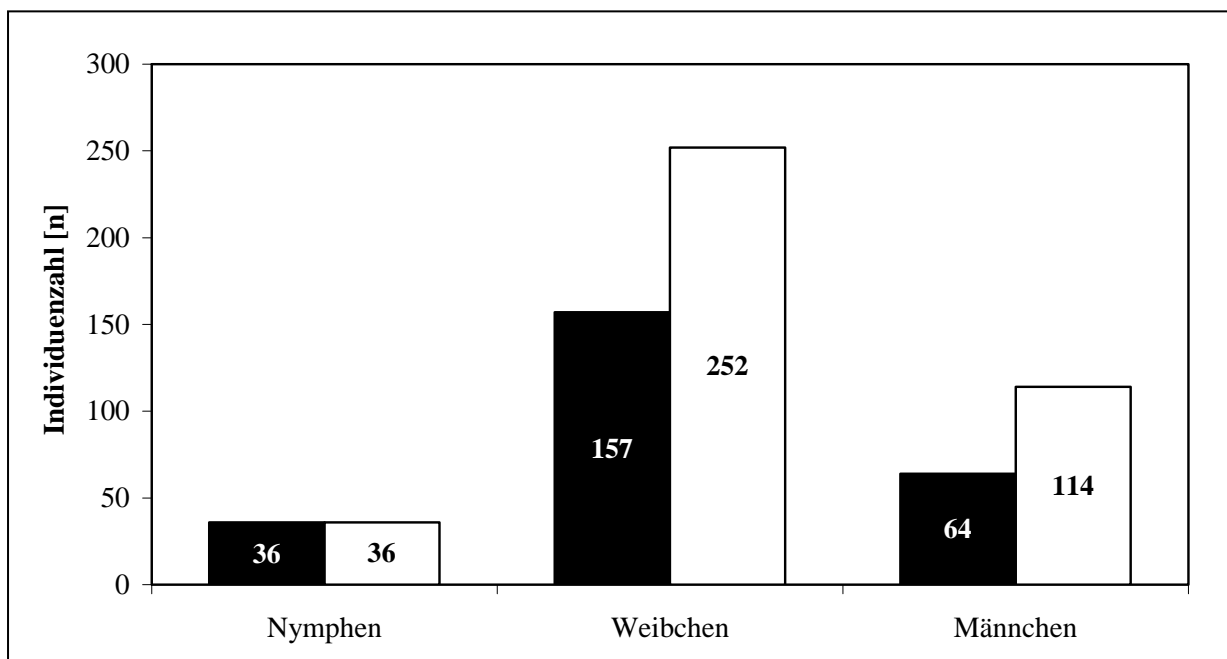


Abb. 3.3.18: Gesamtzahl vom Rehwild abgesamelter Zecken der Art *Ixodes ricinus* (1996 – schwarze Säulen; 1997 – weiße Säulen).

Aufgrund der größeren Bedeutung der Adulti gegenüber subadulten Stadien bezüglich des Wildbefalls werden nachfolgend nur die Daten des Adultstadiums hinsichtlich der Borrelienprävalenz vergleichend dargestellt. Der größte Teil der erfaßten Zeckenweibchen befand sich in gesogenem Zustand (durchschnittlich 94 %). Männliche Zecken wurden generell als ungesogen angesehen.

Im Vergleich der Untersuchungsjahre und der durchschnittlichen Borrelienprävalenz der Geschlechter von *Ixodes ricinus* ergaben sich die in Abb. 3.3.19 dargestellten Verhältnisse. Die Männchen zeigten in beiden Untersuchungsjahren eine höhere Prävalenz als die Weibchen. Dieser Unterschied konnte für das Jahr 1997 mit $p = 0,005$ als signifikant nachgewiesen werden. Bei beiden Geschlechtern läßt sich im zweiten Untersuchungsjahr eine höhere Prävalenz erkennen. Dabei ist der Anstieg der Prävalenz bei den Männchen von 1996 zu 1997 signifikant (χ^2 -Test; $p = 0,021$).

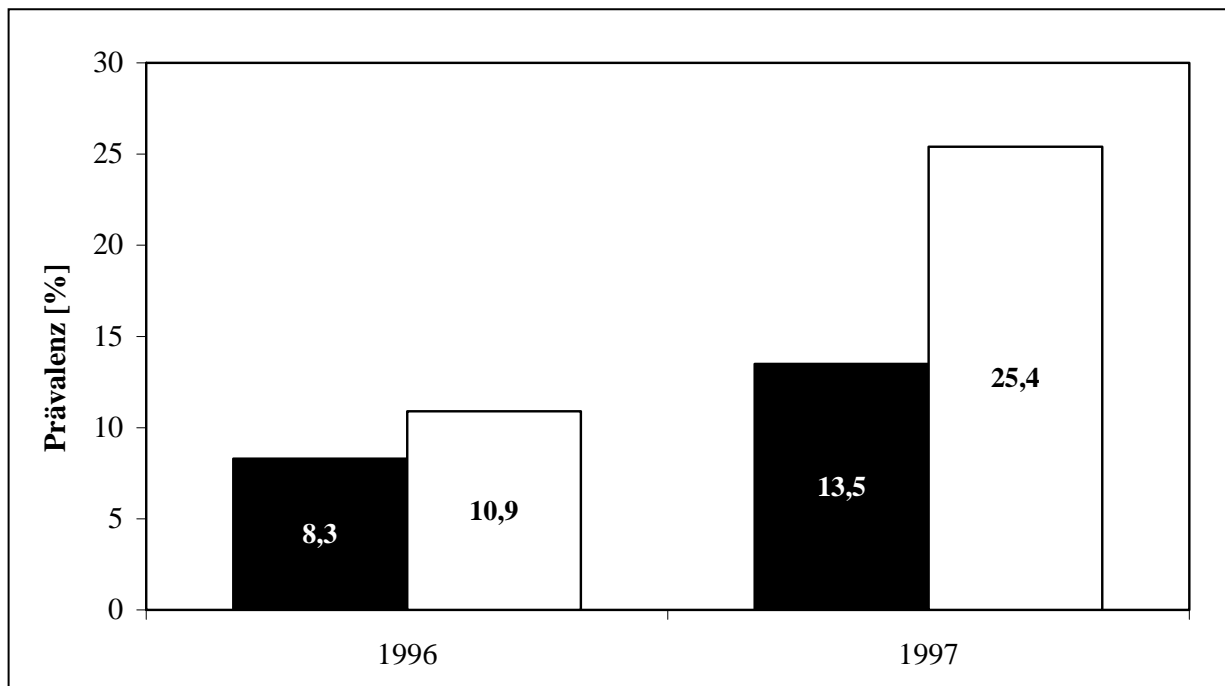


Abb. 3.3.19: Mittlere Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* in Zecken der Art *Ixodes ricinus*, vom Rehwild stammend (Vergleich der Untersuchungsjahre 1996/1997 und Geschlechter (Weibchen: schwarze Säulen, Männchen: weiße Säulen)

Bei der Betrachtung der Borrelienprävalenz zeigten ungesogene Weibchen in beiden Untersuchungsjahren signifikant höhere Werte als gesogene (Abb. 3.3.20; χ^2 -Test; 1996: $p = 0,018$; 1997: $p < 0,001$). Dieser Unterschied belief sich im Mittel beider Untersuchungsjahre auf $30,0 \pm 12,7$ %. Auch in diesem Fall kann man erkennen, daß die Prävalenzen im zweiten Untersuchungsjahr höher waren als im ersten. Dieser Aspekt ließ sich statistisch nicht sichern (χ^2 -Test; $p > 0,05$).

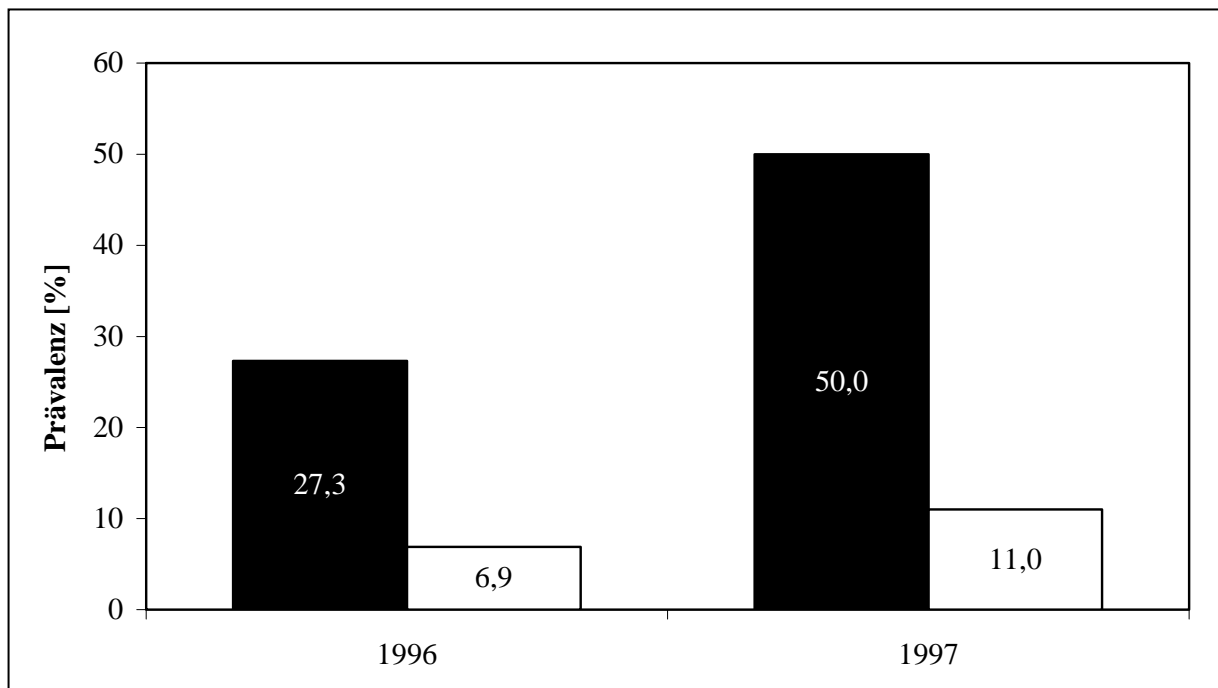


Abb. 3.3.20: Mittlere Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* in Zeckenweibchen der Art *Ixodes ricinus*, vom Rehwild stammend; Vergleich der Untersuchungs-jahre 1996/1997 und gesogenen (weiße Säulen) bzw. ungesogenen (schwarze Säulen) Weibchen

Zusammenfassend sind die durchschnittlichen Prävalenzen von *Borrelia burgdorferi*, vom Rehwild stammend, männlicher und weiblicher Zeckenadulti des gesamten Untersuchungszeitraumes (1996 -1997) aufgeführt (Tab. 3.3.9). Im Gegensatz zu Abb. 3.3.19 wurden hier die Weibchen in „gesogen“ und „ungesogen“ unterteilt.

Während die Männchen bei der Betrachtung der Untersuchungsjahre im Vergleich zu gesogenen und ungesogenen Weibchen signifikant höhere Prävalenzen aufwiesen, konnten hier nur gegenüber den gesogenen Weibchen signifikant höhere Prävalenzwerte der Männchen nachgewiesen werden (χ^2 -Test; $p = 0,012$). Sowohl bei den Männchen als auch bei den gesogenen Weibchen wurden niedrigere Infektionsraten gefunden als bei den ungesogenen Weibchen. Diese Unterschiede sind zwischen den gesogenen und ungesogenen Weibchen hochsignifikant (χ^2 -Test; $p = 0,005$).

Tab. 3.3.9: Mittlere Infektionsraten adulter Zecken (getrennt dargestellt nach gesogenen und ungesogenen Weibchen sowie Männchen) der Art *Ixodes ricinus*, abgesammelt von in Thüringen geschossenem Rehwild (Mittel von 1996 - 1997)

Geschlecht		Prävalenz [%]
Weibchen	gesogen	9,4 ^a
	ungesogen	36,7 ^b
Männchen		20,2 ^b

a; b: signifikante Unterschiede zwischen den Prävalenzmittelwerten (χ^2 -Test; gesogene E / ungesogene E: n = 206, p = 0,005; gesogene E / Γ : n = 280, p = 0,012; ungesogene E / Γ : n = 104, p = 0,119)

4. Diskussion

Für eine Einschätzung des Prävalenzverhaltens von *Borrelia burgdorferi* sensu lato in drei typischen Waldsaumhabitaten Thüringens lag der Schwerpunkt der Arbeit in der Ermittlung der Funktion des Hauptvektors, der Zecke *Ixodes ricinus*. Weiterhin wurden vektorökologische Parameter sowie die Rolle einiger Wirtstierarten in die Untersuchungen einbezogen, die hier im Zusammenhang mit den vorhandenen Literaturdaten diskutiert werden.

Population und Aktivitätsverhalten

Abwechslungsreiche Habitats mit ausgeprägter Strauchschicht und Altlaub sowie einer hohen Artendiversität und Individuenzahl von Kleinsäugetieren und Wild werden offensichtlich von *Ixodes ricinus* als Lebensraum bevorzugt. Dazu gehören, wie in den untersuchten Gebieten zum Teil vorhanden („Belvedere“), Laubgehölze wie Buchen oder Eichen, die eine schwer verrottende Laubstreuschicht bilden. Diese Streuschichten sind einigen Autoren zufolge (KAHL, 1994; ESTRADA-PENA, 2001) durch ihr günstiges Mikroklima ein idealer Aufenthaltsort für Zecken, insbesondere für subadulte Stadien. Demgegenüber bieten Waldsaumbereiche mit verstärktem Vorkommen von Nadelgehölzen und relativ geringer Laubstreuschicht für Nymphen und in noch stärkerem Maße für Larven suboptimale Bedingungen.

In den natürlichen Habitats von *Ixodes ricinus* liegen die Individuenzahlen subadulter Stadien in Abhängigkeit von der Habitatsstruktur um ein Vielfaches höher als die Zahl der Adulten, deren Geschlechterverhältnis in den vorliegenden Ergebnissen in Übereinstimmung mit GRAY (1991) 1 : 1 betrug. Der Zusammenhang zwischen Vegetationsstruktur und der unterschiedlichen Häufigkeit von Adulten und subadulten Stadien wurde von GRAY (1991) deutlich hervorgehoben. Bereits in der ersten Hälfte des 20. Jh. erfolgten zu dieser Problematik Untersuchungen durch MACLEOD (1935, 1936, 1939), später durch MILNE (1945, 1947) sowie durch LEES & MILNE (1951). Übereinstimmend mit GRAY (1991) konnte auf der Grundlage der vorliegenden Ergebnisse ein höherer Anteil von Adulten in Waldsaumbereichen festgestellt werden. Das Verhältnis Adulten : Nymphen betrug hier ca. 1 : 1,3. Im Vergleich dazu kann die Zahl gefangener Nymphen auf Waldlichtungen mit ausgeprägter Laubstreuschicht das Zehnfache erreichen oder übersteigen (Abb. 2.2.3; S. 22). GERN et al. (2002)

ermittelten als Durchschnittswert eines multistrukturellen Fanggebietes ein Adulti-Nymphen-Verhältnis von 1 : 6. Zusätzlich ist die Methodik der Aufnahmetechnik in diesem Zusammenhang von Bedeutung. Sie beeinflusst sowohl die Gesamtfangzahl als auch das Zahlenverhältnis der Entwicklungsstadien zueinander. Aus diesem Grund sind definierte Bedingungen bei den Aufnahmen für eine entsprechende Vergleichbarkeit der Ergebnisse unbedingt notwendig.

Die Anzahl gefangener Zecken, insbesondere die der subadulten Stadien, liegt aus fangtechnischen Gründen stets niedriger als die tatsächliche Anzahl aktiver Individuen. So ist die Fangdichte von Zecken stets kleiner als die reale Aktivitätsdichte, die wiederum nur einen Bruchteil der tatsächlichen Populationsdichte ausmacht (KAHL, 1997a). Die Gründe dafür sind in der Vegetationsstruktur und im Verhalten der Zecken zu finden. Die Fangflagge erfährt nur die im oberen Bereich der Krautschicht sitzenden Individuen. Berücksichtigt man, daß sich ein Großteil der Tiere in tieferen Schichten oder im Bereich der Laubstreuschicht befindet, wo eine physiologische Regulation des Wasserhaushaltes in der Zecke stattfindet (KAHL 1989), ergibt sich eine niedrigere Zahl gefangener Individuen im Vergleich zur tatsächlichen Häufigkeitsdichte im Fanggebiet. Schon LEES & MILNE (1951) sowie in neuerer Zeit RANDOLPH & STOREY (1999) zeigten, daß sich eine zu geringe relative Luftfeuchte negativ auf das Aktivitätsverhalten auswirkt. Dies belegten auch die eigenen Befunde. Subadulte Stadien, die empfindlicher reagieren als Adultzecken, werden so früher inaktiv, so daß es auch aus diesem Grund zu einer Verschiebung der Fangzahlen zu Gunsten der Adulti kommen kann. Dieser Fakt spielte auch hinsichtlich des unterschiedlichen Zahlenverhältnisses der Stadien im Vergleich der Untersuchungsgebiete eine Rolle. Weiterhin sind als Ursache für Unterschiede im Zahlenverhältnis der Stadien und für generell geringe Fangzahlen auch anthropogene Einflüsse wie z. B. Mäharbeiten oder land- und forstwirtschaftliche Tätigkeiten anzuführen. Das Untersuchungsgebiet 1 („Belvedere“) mit seinem höheren Anteil an Wiesen- und lockeren Gebüschstrukturen zeigte folglich einen höheren Nymphenanteil sowie eine höhere Gesamtindividuenzahl als das relativ gleichförmige und stark land- und forstwirtschaftlich beeinflusste USG 3 („Dienststadt I“). In einem nahegelegenen Vergleichshabitat („Dienststadt II“), einer eher offenen Untersuchungsfläche, wurde ein Fangzahlenverhältnis Adulti zu Nymphen von 1 : 7 gefunden (siehe auch Abb. 3.3.4; S. 53). In Abhängigkeit der Habitatsbedingungen ist eine unterschiedliche Empfindlichkeit von Adulti und Nymphen gegenüber ungünstigen klimatischen Faktoren anzunehmen. Suboptimale mikroklimatische Verhältnisse wirken sich auf das Aktivitätsverhalten subadulter Stadien stärker negativ aus als auf das der Adulti. Diese These kann z. B. anhand der Untersuchungen von PRETZMANN et al.

(1964) zum abgestuften Überwinterungserfolg verschiedener Entwicklungsstadien von *Ixodes ricinus* belegt werden. Weiterhin wird der verzögerte Aktivitätsbeginn insbesondere von Larven durch GRAY (1991) bestätigt.

Die Zahlenverhältnisse von Fangdichte und realer Aktivitätsdichte zwischen den Stadien in einem Habitat müßten im Durchschnitt jedoch proportional sein. Somit liegt eine Vergleichbarkeit der Werte und eine Möglichkeit der Einschätzung der Aktivitätsdichte vor, die ihrerseits nach PERRET et al. (2000) ein Maß der Populationsdichte der Zecken darstellt. Aktivitätsänderungen in einer Zeckenpopulation hängen vordergründig von den Schwankungen der im Habitat herrschenden mikroklimatischen Verhältnisse ab. Günstige Bedingungen führen zum Anstieg, ungünstige zur Abnahme der Aktivitätsdichte. In den Untersuchungen von KAHL & KNÜLLE (1988) und TÄLLEKLINT & JAENSON (1996a) wurden diese Zusammenhänge bereits beschrieben. Bei einer saisonalen Betrachtung dieses Phänomens ergaben sich in Abhängigkeit der wirkenden Umweltfaktoren (im Besonderen Temperatur und relative Luftfeuchte) mitunter unterschiedliche Aktivitätsverläufe.

Aktivitätsdynamik

Die Uni- bzw. Bimodalität der Aktivitätsdynamik von Zecken in Mitteleuropa wurde in den letzten Jahren vielfach diskutiert. Der Jahresverlauf der Wirtssuchaktivität wird hier häufig als bimodal angesehen, wie unter anderem LOEW et al. (1964), NILSSON (1988) oder KALSBECK & FRANDBEN (1996) zeigten. In Übereinstimmung mit den Untersuchungsergebnissen von SCHMIDT (1970) für Habitate in Thüringen sowie KURTENBACH (1995) und anderen Autoren zeigten die vorliegenden Untersuchungen eine mehr oder weniger deutliche Unimodalität der Aktivitätsverläufe mit einem Maximum im Frühjahr bzw. im Frühsommer. Auch hier ist als zugrundeliegende Ursache das Mikroklima der ausgewählten Habitate zu betrachten. Unter Beachtung der Resultate von MORENO & ESTRADA-PENA (1997), die eine Unimodalität für Bergregionen mit erhöhten Niederschlagsmengen und nicht zu heißen Sommern feststellten, kann die mikroklimatische Situation in den Thüringer Fanggebieten weitgehend ähnlich gesehen werden. In den Schattenbereichen der Waldränder, die auch im Sommer für einen großen Teil der Tageszeit bestehen bleiben, sind die Temperaturen niedriger als auf sonnenintensiveren Flächen. Demzufolge hält sich da auch die Feuchtigkeit in der Vegetation länger. Die hier weitaus niedriger liegenden Extrema der Sommertemperaturen bewirkten im

Gegensatz zu z. B. offenen Vegetationsstrukturen ein weniger starkes Absinken der Zeckenaktivität zu dieser Jahreszeit und damit ein Fehlen der Trennung eines Frühlings- von einem Herbstpeak. In den drei Untersuchungsflächen als typische Waldsaumhabitate unterschiedlicher Strukturierung werden die bodennahen Schichten im Tagesverlauf relativ langsam erwärmt. Es sind durchweg keine sonnenexponierten Standorte, an denen die Wirtssuchaktivität nach KAHL & KNÜLLE (1988) in heißen, trockenen Sommern stärker sinkt.

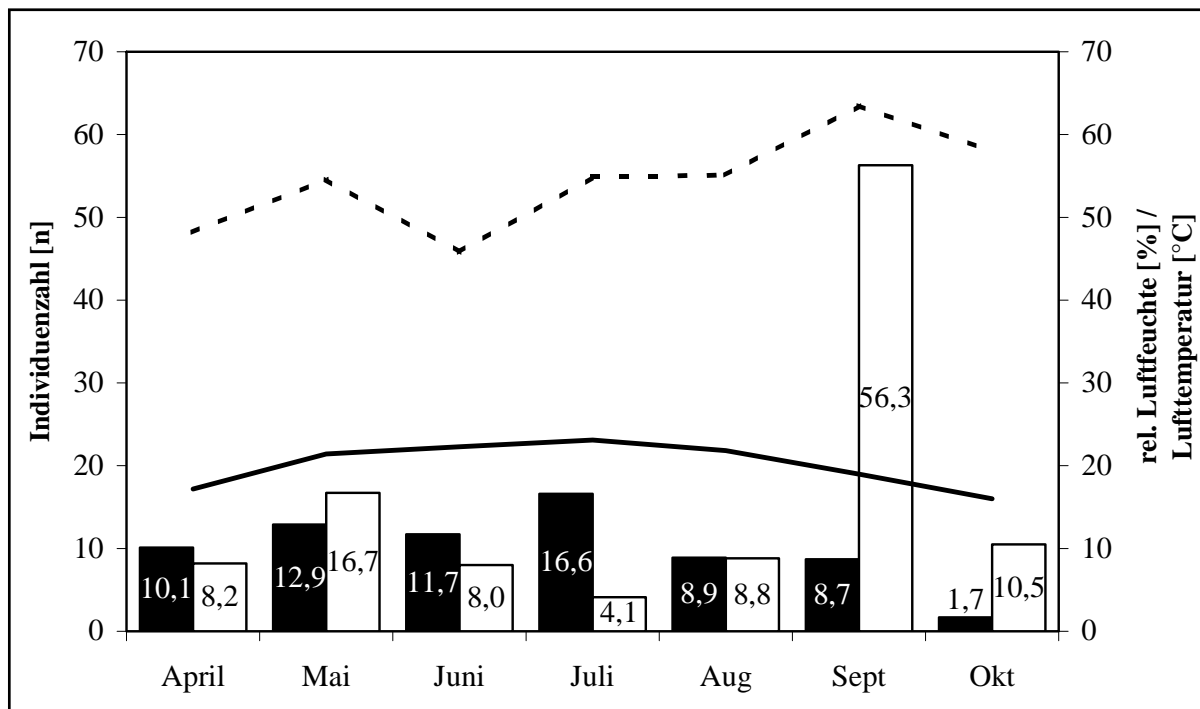


Abb. 4.1: Vergleichsdaten der Folgeuntersuchungen nach DORN & STEIL, 1999: Mittlere Individuenzahl von *Ixodes ricinus*-Adulti (schwarze Säulen) und -Nymphen (weiße Säulen) pro Aufnahme, mittlere Lufttemperatur (durchgehende Linie) und relative Luftfeuchte (gestrichelte Linie) des Mikroklimas im Illtal, 1998 (Einfaktorielle ANOVA; n = 65; signifikante Unterschiede zwischen den Monaten siehe Anhang-Tab. 8)

Ein bimodaler Verlauf kann somit nicht deutlich werden. Zudem lagen die Sommertemperaturen in allen drei Untersuchungsjahren nicht über längere Zeit extrem hoch (Maxima der Durchschnittstemperaturen; Makroklima: 1995, Juli: 20,3 °C; 1996, August: 16,7 °C; 1997, August: 19,1 °C).

Folgeuntersuchungen in den selben Habitaten im Jahr 1998 (DORN & STEIL, 1999) zeigten relativ niedrige Werte der Wirtssuchaktivität im Sommer. Diese können, neben anderen Einflüssen, auf eine stärkere Austrocknung der Fangstrecken zurückzuführen sein, deren Ursache in den Witterungsverhältnissen (Sonneneinstrahlung, Windeinfluß) zu suchen ist.

Bei den darauf empfindlicher reagierenden subadulten Stadien kann dies zu einem bimodalen Aktivitätsverlauf beitragen (Abb. 4.1). Es besteht auch die Möglichkeit, daß aufgrund der unterschiedlichen Wetterverhältnisse in den einzelnen Untersuchungsjahren bimodale und unimodale Aktivitätsverläufe in einem Fanggebiet wechseln, was auch in Publikationen anderer Arbeitsgruppen dargelegt ist (KAHL, 1982; TÄLLEKLINT & JAENSON, 1996a).

Die Ursachen des zeitlich unterschiedlichen Aktivitätsanstiegs zu Saisonbeginn sind ebenfalls in den mikroklimatischen Verhältnissen der Habitate zu suchen, die hier allerdings stärker im Zusammenhang mit der Gesamtwetterlage des Winter-Frühjahr-Übergangs gesehen werden müssen. Das relativ hohe Dichteniveau der Zeckenpopulation im ersten Untersuchungsjahr (1995) zu Saisonbeginn (durchschnittlich 51,7 Adulti und 81,0 Nymphen im April) kann durch vergleichsweise günstigere Bedingungen zu dieser Zeit im Habitat (Temperatur, Luftfeuchte, Entwicklungszustand der Vegetation, möglicherweise entsprechende Wirtstierdichte; MATUSCHKA et al., 1991) erklärt werden. Entsprechend verzögert trat ein Anstieg der Aktivitätsdichte ein, wenn die Temperaturen des vergangenen Winters niedriger lagen, und die Umweltfaktoren im zeitigeren Frühjahr (April) die Zeckenaktivität negativ beeinflussten (gering ausgebildete Vegetation, die auch methodischen Einfluß auf das Fangergebnis hat; nicht geschlossene Vegetation → geringere Luftfeuchte, ausgeprägte Trockenheit). Dieser Tatbestand wurde in den Aktivitätsverläufen aller Stadien des zweiten und dritten Untersuchungsjahres deutlich. Stärker sinkende Temperaturen im Herbst bis hin zu einsetzenden Nachtfrösten führten zur Einschränkung oder Einstellung der Aktivität von Zecken aller Stadien. WALKER (2001) gab für die Zeckenaktivität (Nymphen und Adulti) eine Temperaturspanne mit Absolutwerten von 3,5 - 29,3 °C an. Die minimale Tagesdurchschnittstemperatur von etwa 7 °C, bei der regelmäßige Fangergebnisse zu erwarten sind, wurde in den vorliegenden Untersuchungen übereinstimmend mit verschiedenen Autoren festgestellt (KAHL & KNÜLLE, 1988; PERRET et al., 2000). Einzelne Fänge von Adulti und Nymphen sind zwar bei niedrigeren Tagesdurchschnittstemperaturen möglich, lassen sich jedoch, eingebunden in saisonale Vergleiche, nicht auswerten (PERRET et al., 2000; WALKER, 2001). Eine Kontinuität der Zeckenfänge ist, wie auch von PERRET et al. (2000) beschrieben, erst ab etwa 10 °C gesichert.

Bei der Betrachtung der Habitatspezifität wird deutlich, daß in Abhängigkeit von den mikro- und makroklimatischen Verhältnissen des Standortes ein schnelles oder, wie die vorliegenden Ergebnisse zeigen, ein allmähliches Absinken der Aktivität ohne Herbstpeak erfolgte.

Zusätzlich veränderte sich das Zahlenverhältnis der wirtssuchenden zu den parasitierenden oder bereits gesogenen Zecken innerhalb der von GRAY (1991) beschriebenen Frühjahrs- und Herbstpopulationen von *Ixodes ricinus*, so daß auch aus diesem Grund die Fangzahl in der Vegetation abnahm.

Die Abnahme der Aktivität im Laufe der drei Untersuchungsjahre spiegelt in ähnlicher Weise die unterschiedlichen Bedingungen in den Habitaten im Jahresdurchschnitt wieder. Vom ersten zum dritten Untersuchungsjahr sanken die durchschnittlichen Fanghäufigkeiten. Die sinkenden Fangzahlen 1996 und 1997 lagen möglicherweise in den relativ langen bzw. späten Frostperioden zu Beginn der Jahre und einer damit verbundenen höheren Mortalitätsrate insbesondere subadulter Stadien im Winter. Ein Indiz dafür ist auch in der erst von April zu Mai zu beobachtenden verstärkten Zunahme der Wirtssuchaktivität in diesen beiden Jahren zu sehen. Der Überwinterungserfolg beträgt nach PRETZMANN et al. (1964) bei Nymphen etwa 20 %, bei Larven nur etwa 5 %. Bei sehr tiefen Temperaturen könnten diese Prozentwerte weiter sinken. Eine trockene Periode im April, verbunden mit einer verzögerten Populationsentwicklung, erklärt die zum ersten Untersuchungsjahr vergleichsweise geringe Frühjahrsaktivität. Die Tiere hielten sich vorwiegend in der Bodenstreuschicht auf, wo die relative Luftfeuchte am höchsten war. Nach KAHL (1982) treten Parallelentwicklungen von Zeckenaktivität und mittlerer relativer Luftfeuchte im zeitigeren Frühjahr selten auf. Geringe Wirtssuchaktivitäten bei nahezu optimalen Temperaturen sind in dieser Zeit oft die Folge niedriger Luftfeuchte im Mikrohabitat. Diese Phänomene können anhand von Untersuchungen verschiedener Autoren hinsichtlich Optima und Pessima abiotischer Umweltfaktoren bei *Ixodes ricinus* belegt werden (MACLEOD, 1934, 1935, 1939; MILNE, 1945; DANIEL, 1978; NOSEK, 1978; KAHL & KNÜLLE, 1988; PERRET et al., 2000; WALKER, 2001).

Im Jahr 1998 wurden in allen drei Habitaten weitere Untersuchungen nach dem gleichen Muster durchgeführt (DORN & STEIL, 1999). Die mittlere saisonale Individuenzahl, die in Abb. 4.2 (S. 81) dargestellt ist, zeigte zunächst eine signifikant hohe Anzahl wirtssuchaktiver Nymphen im Herbst. Die Individuenzahl im Verlauf der einzelnen Monate (vergl. Abb. 4.1, S. 78) war ansonsten ohne einen deutlich ausgeprägten Frühjahrspeak bei den Adulti auf relativ niedrigem Niveau ausgeglichen, nahm aber im Herbst nachweislich ab. Der Aktivitätsdichteverlauf der Nymphen zeigte mit signifikant unterschiedlichen Werten im Mai und im Juli sowie im Juli und im September eine deutliche Bimodalität.

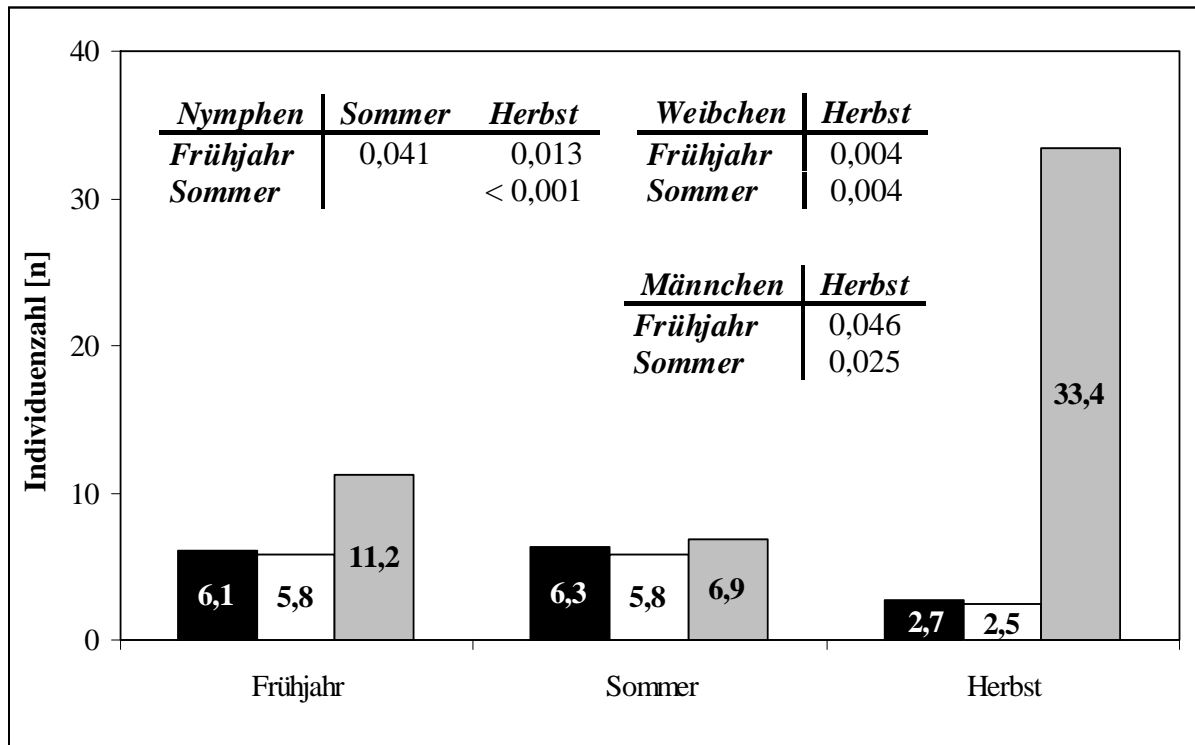


Abb. 4.2: Vergleichsdaten der Folgeuntersuchungen nach DORN & STEIL, 1999: Mittlere Individuenzahl von *Ixodes ricinus*, Adulti (Weibchen: schwarze Säulen; Männchen: weiße Säulen) und Nymphen (graue Säulen) in drei Habitaten Thüringens im saisonalen Verlauf, 1998; (Kreuztabellen zeigen p-Werte; signifikante Unterschiede zwischen den Jahreszeiten; Einfaktorielle ANOVA)

Der signifikante Anstieg wirtssuchender Nymphen im Herbst steht im Einklang mit diversen Langzeitbeobachtungen anderer Autoren (z. B. L'HOSTIS et al. 1996). Im Zeitraum von mehreren Jahren steigt und fällt die durchschnittliche jährliche Aktivitätsdichte, so daß sich ein sinusartiger Verlauf ergibt. Diese Schwankungen sind entweder auf eine Änderung der Individuenzahlen in der *Ixodes ricinus*-Population zurückzuführen, wobei die bereits diskutierten klimatischen Einflüsse auf die Wirtssuchaktivität zusätzlich hinzukommen, oder die Ursache liegt nur in einer Änderung des Aktivitätsverhaltens. TÄLLEKLINT & JAENSON (1996a) wiesen neben klimatischen Ursachen der unterschiedlichen Aktivitätsdynamik auch auf den Einfluß des saisonalen Häufigkeitsmusters gesogener Larven an abundanten Kleinsäugetern hin. Bei bimodalen Aktivitätsverläufen wurden im Herbstpeak auch Nymphen erfaßt, die im Herbst des Vorjahres als Larven parasitierten, eine morphogenetische Diapause durchmachten und sich nach 52 – 59 Wochen häuteten (BABENKO, 1956; GRAY, 1982). War die Anzahl der gesogenen Larven im Vorjahr niedrig oder bestand ein geringer Überwinterungserfolg bzw. Häutungserfolg nach der Überwinterung, wirkte sich dies auf die Höhe

des darauffolgenden Herbstpeaks aus. Nymphen, die im Frühjahr aktiv sind, stammen nach TÄLLEKLINT & JAENSON (1996a) hingegen von Larven aus dem Frühjahr des Vorjahres, welche sich im gleichen Jahr häuten und als ungesogene Nymphen überwintern. Die vorliegenden Untersuchungen lassen den Schluß zu, daß in allen Habitaten im ersten und zweiten Untersuchungsjahr die Bedingungen für eine höhere Larvenaktivität im Spätsommer (August/September) nicht optimal waren. Ein Indiz dafür könnte auch die niedrige Befallsrate der untersuchten Kleinsäuger in den Herbstmonaten des Untersuchungsjahres 1996 im USG „Bad Berka“ sein. Die Bimodalität der Nymphen 1998 mit sehr hohen Fangzahlen im Herbst (Abb. 4.2, S. 81) kann demzufolge ihre Ursache in einer hohen Larvenaktivität im Herbst 1997 haben. Dies ist ansatzweise mit einer erhöhten Larveninfestation von *Apodemus flavicollis* in diesem Zeitraum im Untersuchungsgebiet „Bad Berka“ zu belegen. In manchen Jahren stehen den Larven in den Herbstmonaten durch zunehmende Populationsdichte abundanter Kleinsäuger im Laufe der Saison eine höhere Zahl von Wirtstieren zur Verfügung. Das hat zur Folge, daß bei günstigen klimatischen Bedingungen eine sehr hohe Zahl von Larven innerhalb einer relativ kurzen Zeit parasitiert. Diese können dann im nächsten Herbst nach der Häutung als Nymphen aktiv werden. Weitere vergleichende Untersuchungen von Nymphenaktivität und Larvenaktivität des Vorjahres sind zur Aufklärung der Ursache unterschiedlicher Aktivitätsmodi notwendig.

Aktivitätsverhalten und Borrelienprävalenz

Aus dem prozentualen Anteil borrelieninfizierter Zecken einer Population ergibt sich die durchschnittliche Prävalenz des Erregers. Im Unterschied zum Verhalten der Aktivitätsdichte von *Ixodes ricinus* stieg die durchschnittliche Borrelienprävalenz vom ersten zum dritten Untersuchungsjahr sowie in jeder Saison vom Frühjahr zum Herbst hin an.

Diese Dynamik der Borreliendurchseuchung in der Vektorpopulation ist sowohl für adulte als auch für subadulte Stadien charakteristisch. Die Ursache des saisonalen Prävalenzverlaufes steht in engem Zusammenhang mit der Erregerdichte in den Überträgerwirten. Wirtssuchaktive Zecken der Herbstpopulation nehmen während des Saugaktes verstärkt Erreger aus den Reservoiren auf. Im Verlaufe einer Saison nimmt die durchschnittliche Erregerkonzentration im Reservoirwirt durch die Einflüsse steigender Vektorinfestationen zu, wobei bei der Ausbreitung des Erregers im Naturherd neben der transstadialen Transmission Co-feeding-Effekte eine wesentliche Rolle zu spielen scheinen (GERN & RAIS, 1996).

Alle drei untersuchten Habitats erwiesen sich als lokale Naturherde der Lyme-Borreliose mit *Ixodes ricinus* als Hauptvektor. Es war vom ersten zum dritten Untersuchungsjahr eine kontinuierliche Erhöhung der Borrelienprävalenz in freilandgefangenen Adulten und Nymphen nachzuweisen (Abb. 3.3.7, 3.3.8; S. 59, 60). Das Niveau dieser Jahresdurchschnittswerte (Nymphen: 1995: 5,3 %; 1996: 6,5 %; 1997: 14,4 %; Adulten: 1995: 13,6 %; 1996: 28,3 %; 1997: 32,5 %) bewegt sich in der Größenordnung der Ergebnisse anderer europäischer Arbeitsgruppen, zum Teil im oberen Bereich (vergleiche Tab. 2.3.1; S. 31). Infektionsraten von mehr als 30 % bei adulten Zecken fanden unter anderem auch SCHEIBE et al. (1998) für Deutschland (34 %), REHACEK et al. (1991) für Gebiete der Slowakei (36,6 %) oder MEJLON & JAENSON (1993) für schwedische Naturherdgebiete (36,4 %). Werte von 40 % und mehr, sogar von über 50 % sind aus den USA bekannt (SCHEIBE et al., 1998). Relativ niedrige Werte ermittelten z. B. JUNTILA et al. (1994) für verschiedene Naturherde Finnlands (Durchschnittswert weiblicher Adulten: 7,5 %) oder KAHL et al. (1989) mit 10,2 % infizierter weiblicher Adultzecken im Berliner Tiergarten.

Im Freistaat Thüringen definierten DORN et al. (1995) bestimmte Fangregionen als Pools und ermittelten eine poolbezogene Häufigkeit borrelienpositiver Sammelproben. Es stellten sich dabei einige Regionen mit einer relativ hohen Borrelienhäufigkeit heraus (z. B. Ilmtal) und solche, die als ausgesprochen borrelienarm eingeschätzt wurden (z. B. Rhön, Eichsfeld, Rennsteig). Auf der Grundlage dieser Befunde bestätigte sich auch in den folgenden Untersuchungsjahren für die Ilmtal-Habitats eine im Jahresdurchschnitt steigende Borrelienprävalenz in den Zeckenpopulationen. Dies läßt den Schluß zu, daß die potentielle Gefahr einer Borrelieninfektion für den Menschen in den zum Teil stärker personenfrequentierten Naturherden des Ilmtals besteht und ein entsprechender Schutz angezeigt ist.

Nicht nur die Ermittlung der Aktivitätsdynamik von *Ixodes ricinus* sondern auch die Untersuchungen der Borrelienprävalenz wurden im Jahr 1998 fortgeführt (DORN & STEIL, 1999). Die Borrelienprävalenz wirtssuchaktiver Zecken war im Untersuchungsjahr 1998 sowohl im Frühjahr als auch im Sommer bereits sehr hoch, tendierte dann im Herbst aber eher nach unten, wobei keine signifikanten Unterschiede zwischen den Jahreszeiten nachgewiesen werden konnten (Abb. 4.3; S. 84).

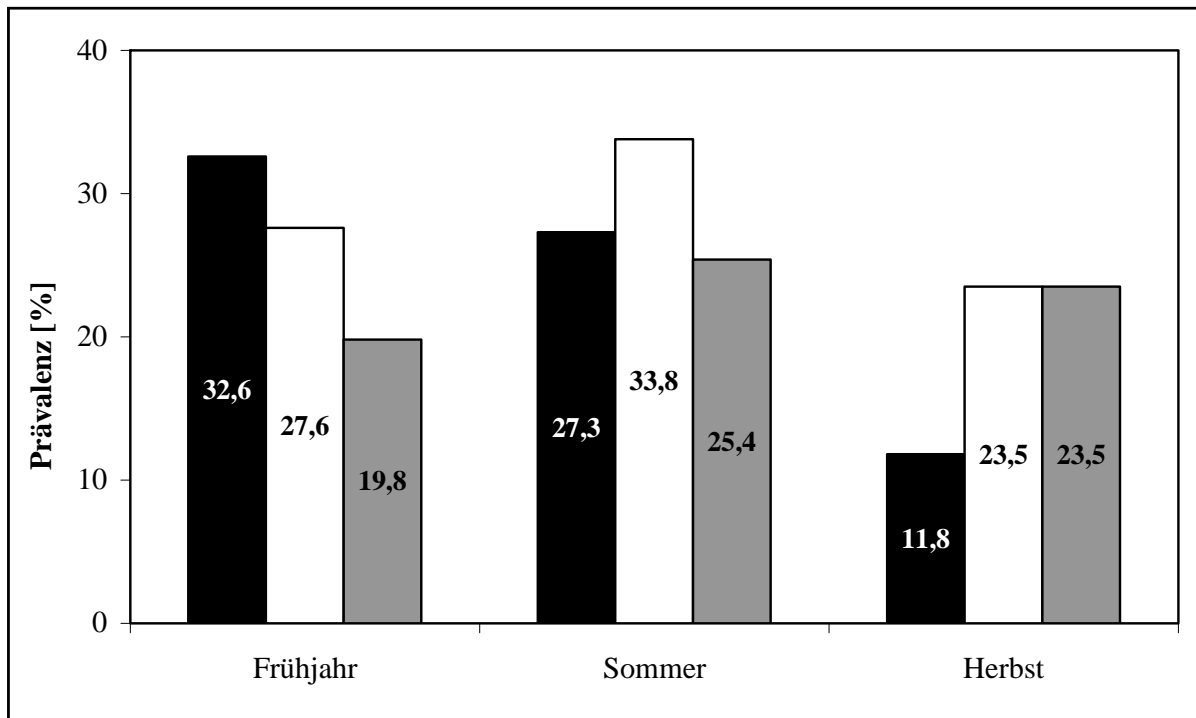


Abb. 4.3: Vergleichsdaten der Folgeuntersuchungen nach DORN & STEIL, 1999: Durchschnittliche Borrelienprävalenz in freilandgefangenen Zecken (Weibchen: schwarze Säulen; Männchen: weiße Säulen; Nymphen: graue Säulen) der Art *Ixodes ricinus* L. 1998 in Thüringen; (χ^2 -Test ; $p > 0,05$)

Unter Berücksichtigung der Situation in den Kleinsäugerpopulationen könnte dieser Aspekt bedeuten, daß im Herbst nicht nur die Aktivität, sondern auch die Gesamtindividuenzahl der Nymphen höher war, was im Vergleich zu den Untersuchungsjahren 1995 – 1997 zu einer gewissen Ausdünnung der Erregerkonzentration in der Zeckenpopulation führte. *Ixodes ricinus* fungiert im Winter vorzugsweise als Reservoirwirt von *Borrelia burgdorferi* (TÄLLEKLINT & JAENSON, 1995). Die hohe Herbsdichte von Nymphen führte möglicherweise zu einer höheren Populationsdichte von Zecken im folgenden Jahr, da bei gleichbleibender Mortalitätsrate eine höhere Zahl an Nymphen überlebte und auch bereits den Erreger tragen konnte.

Eine hohe Populationsdichte bewirkte, wiederum unter Berücksichtigung der anderen einfließenden Faktoren, mit großer Wahrscheinlichkeit auch eine Erhöhung der Aktivitätsdichte. Innerhalb einer Periode von ca. drei Jahren (in Mitteleuropa etwa der Zeitraum zur Entwicklung einer Generation von *Ixodes ricinus*) sank die Zahl der Freilandfänge allmählich bei gleichzeitigem Anstieg ihrer Durchseuchungsrate. Die Jahresverläufe beider Parameter wären dann mit den Werten von 1995 - 1997 bis zum Zeitpunkt eines neuen Schubes der

Herbstpopulation subadulter Stadien vergleichbar, der dann in dieser Fangsaison durch einen bimodalen Verlauf der Aktivitätsdichte charakterisiert wird.

In den vorliegenden Untersuchungen verhielt sich die Borrelienprävalenz in freilandgefangenen *Ixodes ricinus*-Nymphen und -Adulti stets gegenläufig zur Aktivitätsdichte. In den Herbstmonaten besteht nach TÄLLEKLINT & JAENSON (1996) aufgrund der hohen Dichte borrelieninfizierter Reservoirwirte eine hohe Wahrscheinlichkeit für Larven, Borrelien aufzunehmen. Diese Larven häuten sich nach Angaben der Autoren nach einer Diapause von ca. einem Jahr und werden erst im nächsten Herbst oder, unter ungünstigen Bedingungen, im darauffolgenden Frühjahr, in Abhängigkeit vom Überwinterungs- und Häutungserfolg, als (häufig infizierte) Nymphen wieder aktiv. Besteht noch eine Herbstaktivität, kann bereits in derselben Saison eine Aufnahme von Erregern aus den Populationen der Reservoirire erfolgen. Die Häutung zum Adultus findet in der Regel nach einer Diapause im darauffolgenden Jahr statt. Wird eine hohe Zahl von Adulti und Nymphen der Herbstpopulation nach Häutung und Überwinterung im Frühjahr aktiv, kann die durchschnittliche Borrelienprävalenz beider wirtssuchender Stadien zu dieser Zeit bereits relativ hoch sein (Abb. 4.3, S. 84). Der Wechsel von Diapause- und Aktivitätsphasen sowie deren Dauer in den Frühjahrs- und Herbstpopulationen von *Ixodes ricinus* und damit die Wahrscheinlichkeit der Erregeraufnahme hängt von den jeweiligen Umweltfaktoren im Habitat ab. Eine Akkumulation von Erregern in der Vektorpopulation tritt offensichtlich bei optimalen Bedingungen für die Wirtssuchaktivität, bei relativ kurzen Diapausephasen und einem hohen Überwinterungserfolg ein.

Die Aktivitätsdynamik sank am Ende der Fangsaison aufgrund äußerer Faktoren im Habitat. Der Hauptteil der Zeckenpopulation war in dieser Zeit bereits nicht mehr aktiv. Somit besteht offensichtlich nur ein indirekter Zusammenhang von Aktivitätsdichte und Borrelienprävalenz in der Zeckenpopulation. Der Effekt der negativen Korrelation von im Schnitt abnehmender Aktivitätsdichte und zunehmender Durchseuchungsrate wurde in der Folgezeit u. a. auch in den Untersuchungen von KURTENBACH (1999) und GRAY et al. (1999) beobachtet.

Im Vergleich ist die Borreliendurchseuchung bei Adultzecken gegenüber Subadultstadien stets höher, da durch die transstadiale Transmission die Erregerkonzentration von Stadium zu Stadium in Übereinstimmung mit Untersuchungen von FINGERLE et al. (1994), GUPTA et al. (1995), GUSTAFSON et al. (1995), WEGNER et al. (1997) und STANCZAK et al. (1999) in der Regel erhöht wird.

Es besteht im wesentlichen eine Vergleichbarkeit der Gesamtprävalenz zwischen den Habitaten im jeweils gleichen Untersuchungsjahr, was die Anwendbarkeit der im Freiland genutzten Methoden zusätzlich stützt (Abb. 3.3.9, S. 61). Auftretende geringfügige Unterschiede sind auf die gebietsspezifischen Gegebenheiten und die daraus resultierende spezielle Naturherdsituation zurückzuführen. Ein Beispiel dafür ist die signifikant niedrigere Durchseuchungsrate der Nymphen im USG 3 („Dienststedt“) 1997 mit 11,3 % im Vergleich zu der desselben Stadiums im USG 1 („Belvedere“) 1997 mit 19,5 %. Die Prozentwerte infizierter Adulti lagen in jedem Fall erwartungsgemäß deutlich höher als die der Nymphen.

Kleinsäuger

Als typischer Generalist hinsichtlich der Wirtsspezifität parasitiert *Ixodes ricinus* an einer Vielzahl von Wirten (WALTER & LIEBISCH, 1980; ANDERSON, 1991). Einige Autoren (z. B. AESCHLIEMANN et al., 1986; HOVMARK et al., 1988; TÄLLEKLINT & JAENSON, 1993) beschrieben schon die bedeutende Rolle der Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*) und der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) für die Stabilität von Borreliose-Naturherden in Europa. Unter Berücksichtigung dieser Literaturdaten wurden vor allem diese beiden Kleinsäugerarten, die nicht zuletzt auch eine hohe Abundanz im Fanggebiet aufwiesen, in die Untersuchungen einbezogen. Sie stellen nach MATUSCHKA et al. (1990a, b, 1991) und GRAY et al. (1999) die Hauptwirte für Larven der Zecke *Ixodes ricinus* dar. Von den insgesamt vier erfaßten Kleinsäugerarten (*Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis*, *Sorex araneus*, *Microtus agrestis*) erwiesen sich *Clethrionomys glareolus* und *Apodemus flavicollis* in den vorliegenden Untersuchungen in Übereinstimmung mit einer Reihe von Autoren (z. B. RADDI, 1968; NILSSON & LUNDQUIST, 1978; NILSSON, 1988; MATUSCHKA et al., 1990a, b, 1991) als Larvenhauptwirte. Dies hat seine Ursache insbesondere in ihrer hohen Abundanz in bestimmten, oftmals zeckenexponierten Habitatstypen. Da das Wirtsspektrum der einzelnen Entwicklungsstadien der Zecke im Wesentlichen von deren Aktionsraum in der Vegetation abhängt, befallen Larven, die kaum in die Krautschicht aufsteigen, hauptsächlich kleine, bodenbewohnende Kleinsäuger. In den Imtalthabitaten handelte es sich dabei vorwiegend um *Clethrionomys glareolus* und *Apodemus flavicollis*. Der Anteil der an Kleinsäufern festgestellten Larven betrug im ersten Untersuchungsjahr (1996) 98,7 % und im zweiten (1997) 94,8 % aller parasitierenden Individuen der Art *Ixodes ricinus*. Adulte Tiere der Zecke *Ixodes ricinus*, die

sich vorrangig in höheren Vegetationsschichten aufhalten, konnten in keinem der Untersuchungsjahre an den gefangenen Kleinsäufern beider Arten festgestellt werden.

Nach GRAY (1991) richtet sich die Befallsintensität nach der hauptsächlichen Larvenaktivität im Jahr, die im Vergleich zu den anderen Stadien zeitlich verzögert im Juni eintritt und dann schnell abfällt. Dieses Bild zeigte sich sehr deutlich im Untersuchungsjahr 1996, besonders bei *Apodemus flavicollis* (siehe Abb. 3.3.13, S. 66). Im zweiten Untersuchungsjahr (1997) konnte der von GRAY (1991) beschriebene Verlauf der Befallsintensität nicht nachgewiesen werden (siehe Abb. 3.3.14, S. 67). Eine wesentliche Ursache ist in dem durch starke Regenfälle geprägten Sommer des Jahres 1997 zu suchen, wo in der nassen Vegetation eine höhere Zeckenaktivität kaum möglich war.

Aufgrund der unterschiedlichen Kleinsäuger-Fangtechniken in den beiden Untersuchungsjahren ist ein direkter Vergleich der Ergebnisse von Zeckeninfestationen nicht möglich. Es muß davon ausgegangen werden, daß im zweiten Untersuchungsjahr weniger Larven und Nymphen pro Kleinsäuger in der relativ kurzen Zeit der Betäubung des Tieres gefunden wurden. Durch die Schaffung einheitlicher, definierter Untersuchungsbedingungen sind künftig vergleichende Infestationsuntersuchungen über mehrere Jahre möglich.

Weiterhin wurde bei *Apodemus flavicollis* im Untersuchungsjahr 1997 eine signifikant höhere Larvendichte als bei *Clethrionomys glareolus* festgestellt (siehe Abb. 3.3.12, S. 65). Dieser Unterschied hat offensichtlich seine Ursachen einerseits in dem relativ großen Aktionsradius dieser Art und ist andererseits morphologisch bedingt. *Apodemus flavicollis* ist größer als *Clethrionomys glareolus*, hat größere Ohren, größere und längere Extremitäten und einen längeren Schwanz, bietet daher nach BAUCH (1973) günstigere Angriffsflächen für Zecken subadulter Stadien. Die erhöhte Larveninfestation männlicher Tiere von *Apodemus flavicollis* läßt sich möglicherweise mit der verhaltensbedingten höheren Aktivität der Männchen gegenüber den Weibchen begründen. Dazu gehören Reviersuche und –verteidigung vor allem junger Männchen sowie die Suche nach Sexualpartnern.

Bei *Apodemus flavicollis* war durchweg sowohl eine höhere Gesamtinfestation mit *Ixodes ricinus*-Larven als auch eine höhere Infektionsrate mit *Borrelia burgdorferi* auf Grundlage der Serumproben festzustellen.

Bei dem Effekt der im Jahresverlauf unter gleichen Bedingungen bis zum Herbst hin stetig abnehmenden Befallsrate von Zeckenlarven an *Clethrionomys glareolus* könnte es sich nach WUNDERLICH et al. (1996) und LAWRIE et al. (1999) um eine Initialisierung und Entwicklung von Immunreaktionen des Wirtes gegen die Zecke handeln. Die am Beispiel der Rinderzecke *Boophilus microplus* durchgeführten Untersuchungen zeigten, daß sich über die gesamte Haut des Wirtes nach Zeckenstichen eine protektive Immunität ausbilden kann. Diese Immunität äußert sich an einer reduzierten Anzahl parasitierender Zecken, welche auch deutlich weniger Blut aufnehmen können oder nicht mehr in der Lage sind, zu saugen. Analog zu diesen Resultaten wurde von DIZIJ & KURTENBACH (1995) diskutiert, daß Wühler im Gegensatz zu echten Mäusen eine Art Resistenz gegenüber parasitierenden *Ixodes ricinus*-Zecken aufweisen, die im Laufe des Jahres erworben wird. Anhand dieser Aussagen könnten neben den Unterschieden im Aktivitätsverhalten und in den morphologischen Eigenschaften beider Kleinsäugerarten die niedrigeren Befallsraten von *Clethrionomys glareolus* erklärt werden.

Dennoch gelten im ausgewählten Untersuchungsgebiet beide Arten als reservoirkompetent, wobei die höhere Reservoirkompetenz bei *Apodemus flavicollis* zu finden war (siehe Abb. 3.3.17, S. 69). Vor allem die Männchen dieser Kleinsäugerart wiesen eine signifikant höhere Anzahl infizierter Larven im Vergleich zu *Clethrionomys glareolus* auf.

Bei der Betrachtung der durchschnittlichen Borrelienprävalenz gesogener Larven zeigte sich, ähnlich wie bei freilandgefangenen Adulti und Nymphen sowie bei parasitierenden Zecken am Rehwild, eine Zunahme vom Frühjahr zum Herbst hin (siehe Abb. 3.3.16, S. 68). Somit ergab sich bei den Larven nach dem Saugakt ein ähnlich gegensätzlicher Verlauf von Aktivitätsdichte und Borrelienprävalenz, der auch bei den übrigen Stadien nachgewiesen werden konnte (siehe Abb. 3.3.11, S. 63). Mit 55,3 % erreichte die Borrelienprävalenz im Herbst ihr Maximum (siehe Abb. 3.3.16, S. 68). Diese Zunahme kann offensichtlich in gleicher Weise erklärt werden wie das Prävalenzverhalten im Freiland. Eine hohe Wirtssuchaktivität im Frühsommer (bei Larven im Vergleich zu den übrigen Stadien zeitlich etwas verschoben) bewirkt eine gesteigerte Erregeraufnahme aus den Reservoiren. Durch die oftmals sehr dicht auf dem Wirt sitzenden Larven können möglicherweise die Co-feeding-Effekte eine größere Rolle spielen, was im Verlaufe der Saison gerade bei Zeckenlarven die Erregerprävalenz verstärken kann. Inwieweit die weit geringere Zahl parasitierender Nymphen an den untersuchten Kleinsäugerwirten eine evidente Rolle für die Steigerung der Erregerdichte innerhalb der Wirtstierpopulation spielt, ist nicht in ausreichendem Maße

geklärt. Es ist denkbar, daß Nymphen infolge ihrer durchschnittlich höheren Borrelienprävalenz als effektivere Vektoren in Frage kommen und trotz der geringen Häufigkeit am Kleinsäuger eine wesentliche Funktion bei der Infektion des Wirtes sowie der mitparasitierenden Larven durch Co-feeding besitzen.

Anhand der hier dargestellten Ergebnisse der Untersuchungen kann davon ausgegangen werden, daß *Apodemus flavicollis* als Hauptüberträgerwirt des Erregers *Borrelia burgdorferi* im untersuchten Habitat fungiert.

Rehwild

Dem Europäischen Reh (*Capreolus capreolus* L.) kommt nach einer Reihe von Literaturquellen (z. B. TOVORNIK 1988; JAENSON & TÄLLEKLINT 1992; MATUSCHKA et al. 1992; GILOT et al. 1994) in den Naturherden der Lyme-Borreliose eine wesentliche Bedeutung als Barrierewirt zu. Nach der Definition von KAHL (1997) sind dies Wirtstiere, durch die eine Verringerung der Anzahl infizierter Zecken in einem Gebiet eintritt und/oder infizierte Zecken während des Saugaktes ihre Infektion verlieren. Das Rehwild spielt vor allem für adulte Zecken, die im Gegensatz zu Nymphen größere Wildarten präferieren, eine Rolle als potentielles Wirtstier, wobei die Funktion für die Aufrechterhaltung der Infektionskette der Lyme-Borreliose lange Zeit umstritten war. Das Phänomen der geringeren Borrelienprävalenz gesogener Zeckenweibchen am Rehwild wurde bereits in einigen Arbeiten diskutiert. Wie in den Untersuchungen von MATUSCHKA et al. (1992) und JAENSON & TÄLLEKLINT (1992) beschrieben, handelt es sich hier offensichtlich um den Effekt der Reduzierung von Erregern im Blut und diversen inneren Organen beim Rehwild. In Gebieten mit hohen Dichten dieser Wildart kann dadurch ein Einfluß als Barrierewirt im Naturherd der Borreliose bestehen. Aus den vorliegenden Untersuchungen konnte übereinstimmend mit den Ergebnissen neuerer Veröffentlichungen eine Reservoirinkompetenz des Rehwildes abgeleitet werden. Deutlich wird dies durch die signifikant niedrigere durchschnittliche Borrelienprävalenz von an Rehwild gesogenen weiblichen Adultzecken (Abb. 3.3.20, S. 73). Nach MATUSCHKA et al. (1993) scheinen subadulte Zecken nach der Blutmahlzeit am Rehwild (und an anderen Schalenwildarten) vorhandene Borrelien des Mitteldarms bis zur nächsten Häutung zu verlieren. Verantwortlich dafür sind nach den selben Autoren einige spirochetocidale Faktoren im Blut einer Reihe untersuchter Ungulaten. Bei diesen spirochetocidalen Faktoren

kann es sich um wirtseigene Immunglobuline handeln, die im Mitteldarm der an Ungulaten gesogenen Zecken zu finden sind (KOCHI & JOHNSON, 1988). In ähnlicher Weise bezeichneten GERN et al. (1999) und GRAY et al. (1999, 2000) die Gruppe der Ungulata als wenig oder nicht reservoirkompetent.

Weiterhin wurde in den Ergebnissen die geringere Bedeutung subadulter Stadien als Parasiten am Rehwild deutlich (siehe Abb. 3.3.18, S. 71). MATUSCHKA et al. (1993) beschrieben den Befall des Wildes mit subadulten Zeckenstadien vorwiegend im Kopf- und Extremitätenbereich, wobei in dieser Arbeit, wie auch bei LIEBISCH (1997) die Infestation von Adultzecken im Vordergrund stand. Ungesogene Weibchen und männliche Adulti zeigten hinsichtlich ihrer Borrelienprävalenz keine signifikanten Unterschiede (siehe Tab. 3.3.9, S. 74). Dieser Aspekt läßt sich darauf zurückführen, daß sowohl ungesogene Weibchen als auch männliche Adulti in diesem Entwicklungsstadium zwei Blutmahlzeiten aufgenommen haben, also über einen ähnlichen Infektionsstatus von *Borrelia burgdorferi* verfügen. Gesogene Weibchen dagegen reduzieren durch eine erneute Blutmahlzeit ihren Borrelienpool.

5. Zusammenfassung / Summary

Zusammenfassung

Zur räumlichen und zeitlichen Untersuchung der Prävalenz von *Borrelia burgdorferi* in einigen Naturherdgebieten des Ilmtals (Thüringen) sollte zunächst die Aktivitätsdichte des Hauptvektors, der Schildzecke *Ixodes ricinus* L. 1758, in regelmäßigen Zeitabständen bestimmt und daraus eine Aktivitätsdynamik über längere Zeiträume abgeleitet werden. Die Auswahl der Habitate erfolgte nach bestimmten strukturellen Gesichtspunkten mit Gemeinsamkeiten und Unterschieden. Die erhaltenen Parameter jedes Gebietes wurden miteinander verglichen. Es war zu untersuchen, ob Zusammenhänge zwischen Wirtssuchaktivität und Borrelienprävalenz in *Ixodes ricinus*-Populationen bestehen. Weiterhin wurde in die Betrachtungen des Vorkommens von *Borrelia burgdorferi* die Rolle abundanter Wirts- bzw. Reserviertiere mit einbezogen, deren Infestation mit *Ixodes ricinus* sowie deren Borrelienprävalenz für das Verständnis der Zusammenhänge in Naturherden der Lyme-Borreliose von Bedeutung sind.

Von April 1995 bis Oktober 1997 wurden in drei ausgewählten Habitaten des Freistaates Thüringen für die Ermittlung der Aktivitätsdichte und deren Dynamik 4.467 Zecken der Art *Ixodes ricinus* (1.046 Weibchen, 1.048 Männchen, 2.373 Nymphen) mittels Baumwollfangtuch unter definierten Bedingungen gefangen. Die Bestimmung der durchschnittlichen Prävalenz mit *Borrelia burgdorferi* in den Zeckenpopulationen erfolgte nach entsprechender Präparation mittels Immunfluoreszenztest. Die Zecken für die Untersuchung der Borrelienprävalenz stammten in den Untersuchungsjahren 1996 und 1997 nicht aus dem definierten Fangbereich. Für die Beurteilung der Infestation von abundanten Kleinsäugetieren mit *Ixodes ricinus* sowie der Ermittlung der Erregerkonzentration von *Borrelia burgdorferi* in Kleinsäugetieren wurden 1996 116 Kleinsäugetiere mit Schlagfallen und 1997 119 Kleinsäugetiere mit Lebendfallen gefangen. Parasitierende Zecken wurden abgesammelt, sortiert und gezählt sowie deren Borrelienprävalenz bestimmt. Zusätzlich erfolgte eine serologische Untersuchung von Erregerreservoirtieren. Weiterhin wurden 1996 und 1997 an ca. 100 Stücken Rehwild (aus verschiedenen Regionen Thüringens stammend) 659 parasitierende Zecken (89,1 % Adulti) abgesammelt, um ihre Infektionsrate mit *Borrelia burgdorferi* zu bestimmen (getrennt nach gesogenen und ungesogenen Tieren).

In jedem Untersuchungsjahr wurde ein unimodaler Verlauf der Wirtssuchaktivität ermittelt. Nach einem hohen Aktivitätsniveau im April 1995 und einem steilen Anstieg von April zu Mai bzw. Juni im zweiten und dritten Untersuchungsjahr nehmen die Werte jeweils zum Herbst hin allmählich ab. Die durchschnittliche Aktivität aller Stadien innerhalb eines Untersuchungsjahres zeigte von 1995 bis 1997 ebenfalls eine Abnahme. Die Ursache ist in den auf die Habitate wirkenden Umwelteinflüssen zu suchen. Insbesondere klimatische Faktoren spielen für den Start der Aktivität im Frühjahr vor allem für subadulte Stadien eine Rolle, da diese aus physiologischen Gründen auf suboptimale Bedingungen in diesem Zeitraum sensibler reagieren als Adultzecken. Der höchste Wert der Wirtssuchaktivität in den drei Hauptuntersuchungsgebieten wurde für Nymphen im April 1995 mit 81,0 Tieren pro Fangtag ermittelt. Das Zahlenverhältnis von wirtssuchaktiven Adultzecken zu wirtssuchaktiven Nymphen betrug in den drei Hauptuntersuchungsgebieten (Waldsaumhabitate) ca. 1 : 1,3. In einem Vergleichshabitat (Waldwiese) lag der Anteil der Nymphen deutlich höher (Verhältnis 1 : 7). Daraus wird der Einfluß des Habitatcharakters besonders auf den Anteil wirtssuchaktiver subadulter Individuen deutlich nachweisbar.

Es erwiesen sich alle untersuchten Habitate als lokale Naturherde der Lyme-Borreliose mit *Ixodes ricinus* als Hauptvektor. Bei allen Stadien stieg die durchschnittliche Borrelienprävalenz von 1995 zu 1997 (Nymphen: 5,3 % - 14,4 %; Adulti: 13,6 % - 32,5 %) sowie innerhalb einer jeden Fangsaison an. Dieser Trend wurde in jedem der drei Untersuchungsgebiete beobachtet. Damit zeigt sich ein gegensätzlicher Verlauf zur Aktivitätsdynamik. Diese signifikant negative Korrelation zwischen Aktivität und Erregerprävalenz bei Nymphen und bei Adulti konnte in den vorliegenden Untersuchungen erstmalig nachgewiesen werden. Dies gilt in gleicher Weise für die negative Korrelation (signifikant bei Adulti) der Parameter bei der Betrachtung der Durchschnittswerte über alle Untersuchungsjahre. Die Erregerdichte stand in engem Zusammenhang mit dem Vorkommen und der Häufigkeit der Überträgerwirte im Habitat. Wirtssuchaktive Zecken nahmen im Laufe der Saison, in der auch ihre Wirtstiere eine höhere Abundanz aufweisen, verstärkt Erreger aus den Reservoirwirten auf und zeigten im Herbst eine erhöhte Prävalenz. Die meist um mehr als das Doppelte höhere Borreliendurchseuchung freilandgefangener Adultzecken gegenüber den Nymphen ist auf die verstärkte Erregeraufnahme durch bisher zwei aufgenommene Blutmahlzeiten an Überträgerwirten (Prinzip der transstadialen Transmission) zurückzuführen. Ungesogene Nymphen konnten bis zum Fangzeitpunkt nur einmal parasitieren.

Apodemus flavicollis und *Clethrionomys glareolus* waren die beiden Hauptarten an Kleinsäu-
gern des USG „Bad Berka“, die aufgrund des Vorkommens von *Ixodes ricinus*-Larven in
untersten Vegetationsbereichen als deren Hauptwirte fungierten. Auch bei diesen Untersu-
chungen nahm die Borrelienprävalenz an Kleinsäu-
gern parasitierender, gesogener Larven mit
einem Maximum von 55,3 % vom Frühjahr zum Herbst zu. Es konnte ebenfalls ein gegen-
sätzlicher Verlauf von Aktivitätsdichte und Borrelienprävalenz nachgewiesen werden. Die
höhere Reservoirkompetenz wurde, zusätzlich gestützt durch serologische Vergleichsuntersu-
chungen, bei *Apodemus flavicollis* festgestellt, vor allem bei den männlichen Tieren. Zudem
war die Anzahl borrelienpositiver Seren 1996 niedriger als 1997, was der Aussage der
durchschnittlichen Konzentrationserhöhung von *Borrelia burgdorferi* im Naturherd im
Verlauf der Untersuchungsjahre entspricht.

Als weiterer potentieller Wirt wurde das Rehwild (*Capreolus capreolus*) zusätzlich in die
Untersuchungen zu Infestation von *Ixodes ricinus* und Erregerreservoirfunktion mit einbezo-
gen. An Rehwild gesogene *Ixodes ricinus*-Weibchen zeigten eine signifikant niedrigere
Borrelienprävalenz als freilandgefangene oder vom Rehwild abgesammelte, ungesogene
Weibchen. Daraus ist abzuleiten, daß das Rehwild zu einer Verdünnung der Borrelienkon-
zentration im Habitat beiträgt. Verantwortlich dafür sind spirochetocidale Faktoren im Blut.
Nach dem derzeitigen Stand der Literatur handelt es sich dabei um das zur unspezifischen
humoralen Abwehr gehörende Komplementsystem.

Auf der Grundlage der steigenden Erregerprävalenz im Laufe der Untersuchungsjahre mit
relativ hohen Werten war ein sich erhöhendes Infektionsrisiko der Lyme-Borreliose für den
Menschen in den Untersuchungsgebieten abzuleiten. Aus diesem Grund war hier ein hinrei-
chender Schutz vor Zeckenstichen und damit vor Borrelieninfektionen zu empfehlen.

Summary

In order to investigate the spatial and temporal prevalence of *Borrelia burgdorferi* in natural
Lyme borreliosis foci in the Ilm-valley (Thuringia), first the density of host-seeking *Ixodes
ricinus* ticks was assessed periodically and the dynamics of tick activity were derived. The
study areas were selected by considering structural parameters of the habitats with common
characteristics but also with certain differences. The results of the assessments were compared

between the study areas. It should be clarified if the prevalence of *Borrelia burgdorferi* in populations of *Ixodes ricinus* ticks was related to the host-seeking activity. Furthermore, the abundant hosts of *Ixodes ricinus* and their *Borrelia* prevalence were included in the investigations because of their importance for the comprehension of functional relationships in natural foci of Lyme borreliosis.

From April to October of the years 1995 – 1997, 4.467 ticks (1.046 females, 1.048 males, 2.373 nymphs) were collected by the flagging method under defined conditions in three study areas of the Ilm-valley. The prevalence of borreliae was determined by the immune fluorescence test (IFT). In 1996 and 1997, the ticks intended to analyse the prevalence were collected outside of the three defined study areas. For assessment of the infestation status of abundant small mammals with *Ixodes ricinus* and determination of the pathogen concentration, 116 mice and voles were caught in 1996 by killing traps. In 1997, 119 mice and voles were caught by life traps. After collection, the parasitising ticks were sorted, counted and the *Borrelia* prevalence was determined. Additionally, serological investigations of infestation reservoirs were carried out. Furthermore, 659 ticks (89,1 % adults) were collected from about 100 roe deer hunted in Thuringia in 1996 and 1997. The infection rate of *Borrelia burgdorferi* was determined for fed and unfed specimen separately.

The seasonal dynamics of host-seeking activity of nymphal and adult ticks was unimodal in all study areas and years, respectively. After high activity peaks in April 1995 and May/June of the following years, the numbers of ticks decreased subsequently until October in every season. The average activity of all stages also decreased from 1995 to 1997 due to the influence of the environmental factors in the habitat. Climatic factors have a particular influence on the start of activity in sub-adult stages. Those stages react more sensitive to sub-optimum conditions due to their physiological conditions. The highest average value of the host-seeking activity was found in April 1995 (nymphs, $n = 81,0$ per collection day). The ratio between adults and nymphs in the investigated main study areas (forest edge structures) was about 1 per 1,3. Within a habitat that was additionally studied for comparison reasons (forest-meadow structure), the relative number of nymphs was clearly higher (ratio 1 adult per 7 nymphs).

All three main study areas could be proved as local foci of Lyme borreliosis with *Ixodes ricinus* being the main vector. In all stages the average prevalence of *Borrelia burgdorferi*

increased from 1995 to 1997 (nymphs: 5,3 % - 14,4 %; adults: 13,6 % - 32,5 %). Also, the prevalence increased with progressing season in all three years. Accordingly, a significantly negative correlation of prevalence and host-seeking activity could be proved in this study for the first time. Latter negative correlation applies over the years (significant in adults) as well as within each season. The density of the pathogens was correlated with the abundance of the reservoir hosts in the habitat. Host-seeking ticks accumulated pathogens from these (partially numerous) hosts during the season, and showed a higher prevalence of borreliae in autumn. The reason for the mostly two times higher prevalence in adult ticks in comparison to the nymphs is the intake of two bloodmeals (transstadial transmission). Unfed nymphs could only feed once in their life-time.

Apodemus flavicollis and *Clethrionomys glareolus* are the main species of small mammals in the study area „Bad Berka“ and function as main hosts for the larval ticks due to their occurrence in the lower strata of the vegetation. Also in this part of the study, the *Borrelia* prevalence of parasitising larvae increased with progressing season from spring to autumn (highest value: 55,3 %). The development of infestation (activity) was also negatively correlated to the pathogen prevalence of larvae. The serological investigations showed a higher reservoir function in *Apodemus flavicollis* and especially in the males of this species. Furthermore, the number of positive sera was lower in 1996 than 1997 which corresponds to the mean seasonal increase of *Borrelia* concentrations in the course of the investigated years.

As a further potential host, additionally the roe deer (*Capreolus capreolus*) was included into the study of tick infestation and reservoir function for *Borrelia burgdorferi*. The fed female ticks from this host species had a significantly lower pathogen prevalence than unfed females collected from roe deer. It is to conclude that the roe deer is able to contribute to a decrease in the concentration of borreliae in a natural focus of Lyme Borreliosis. The reason for the observed decrease is a spirochetocidal factor in the unspecific humoral part of the immune system.

On the basis of the increasing pathogen prevalence in the course of the investigation years, the risk for humans to infect with Lyme Borreliosis also increased in the three study areas from 1995 to 1997 partially reaching relatively high values. For this reason, an adequate protection against tick bites had to be recommended for these habitats.

6. Literaturverzeichnis

- Aeschlimann, A. (1972) *Ixodes ricinus*, Linné, 1758 (Ixodoidea: Ixodidae). Essai préliminaire de synthèse sur la biologie de cette espèce en Suisse. Acta Trop. 29: 321-340
- Aeschlimann, A., Vaucher, C. & Mermod, C. (1974) The role of birds in the life cycle of *Ixodes ricinus* (L.) in a low marsh forest of Switzerland. IIIrd Int. Congr. Parasitol. (Proc.) 2: 949-950
- Aeschlimann, A., Chamot, E., Gigon, F., Jeanneret, J.-P., Kessler, D. & Walther, C. (1986) *Borrelia burgdorferi* in Switzerland. Zbl. Bakt. Hyg. A 263: 450-458
- Afzelius, A. (1910) Verhandlungen der Dermatologischen Gesellschaft Stockholm., Arch. Derm. Syph. 101: 404
- Anderson, J. F. (1991) Epizootiology of Lyme borreliosis. Scand. J. Infect. Dis. Suppl. 77: 23-34
- Anderson, J. F. & Magnarelli, L. A. (1983) Spirochetes in *Ixodes daminii* and *Babesia microti* on Prudence Island, Rhode Island. J. Infect. Dis. 148: 1124
- Anderson, J. F. & Magnarelli, L. A. (1984) Avian and mammalian hosts for spirochete-infected ticks and insects in a Lyme disease focus in Connecticut. Yale J. Biol. Med. 57: 627-641
- Anderson, J. F., Magnarelli, L. A., LeFebvre, R. B., Andreadis, T. G., McAninch, J. B., Perng, G. Ch. & Johnson, R. C. (1989) Antigenically variable *Borrelia burgdorferi* isolated from cottontail rabbits and *Ixodes dentatus* in rural and urban areas. J. Clin. Microbiol. 27: 13-20
- Anderson, J. F., Magnarelli, L. A. & Stafford III, K. C. (1990) Bird-feeding ticks transstadially transmit *Borrelia burgdorferi* that infect Syrian Hamsters. J. Wildl. Dis. 26: 1-10
- Angulo, A. B. (1986) Lyme disease in cats. SW Vet. 37: 108-109
- Arthur, D. R. (1963) British ticks. Butterworths & Co., London: 213 S.
- Babenko, I. V. (1974) Diurnal variations in the activity of unfed nymphs *Ixodes ricinus* L., and *I. persulcatus*. Meditsinskaia Parazitologiya i Parazitarnye Bolezni 43: 520-527
- Babos, S. & Eichler, W. (1960) Merkblätter über angewandte Parasitenkunde und Schädlingsbekämpfung. I. Der Holzbock. Beilage zu "Angewandte Parasitologie", 1: 1-12
- Baranton, G., Postic, D., St. Girons, I., Boerlin, P., Piffaretti, J.-C., Assous, M. & Grimont, P. A. D. (1992) Delineation of *Borrelia burgdorferi* sensu stricto, *Borrelia garinii* sp.

- nov. And group VS461 associated with Lyme borreliosis. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 42: 378-383
- Barbour, A. G. & Fish, D. (1993) The biological and social phenomenon of Lyme disease. *Science* 260: 1610-1616
- Barbour, A. G. (1984) Isolation and cultivation of Lyme disease spirochaetes. *Yale J. Biol. Med.* 57: 521-525
- Bauch, R. J. (1966) Zecken und Zeckenzephalitis in der Altmark. Dissertation Math.-Nat. Fak., EMAU Greifswald
- Bauch, R. J. (1972) Zur Bionomie von *Ixodes ricinus*. 2. Die Populations- und Saisondynamik an einigen Lokalitäten des DDR-Bezirk Magdeburg. *Angew. Parasitol.* 13: 141-154
- Bauch, R. J. (1973) Zur Bionomie von *Ixodes ricinus*. 3. Die Rolle der freilebenden Kleinsäuger als Larvenwirte im DDR-Bezirk Magdeburg. *Angew. Parasitol.* 14: 208-213
- Belozerov, V. N. (1982) Diapause and biological rhythms in ticks. In: *Physiology of ticks*. Hrsg.: Obenchain, D. D. & Galun, R., Pergamon Press, New York: 469-500
- Benach, J. L. & Coleman, J. L. (1986) Clinical and geographic characteristics of Lyme disease in New York. *Zbl. Bakt. Hyg. A* 263: 477-482
- Bergmann, J. (1990) Zum Vorkommen der einheimischen Borreliose bei Zecken, Wild- und Haustieren in einem niedersächsischen Moor. Tierärztliche Hochschule Hannover, Diss.
- Bertrand, M. R. & Wilson, M. L. (1996) Microclimate-dependent survival of unfed adult *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in nature: life cycle and study design implications. *J. Med. Entomol.* 33: 619-627
- Black, W. C. & Piesman, J. (1994) Phylogeny of hard- and soft- tick taxa (Acari: Ixodida) based on mitochondrial 16S rDNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 10034-10038
- Black, W. C., Klompen, J. S. H. & Keirans, J. E. (1997) Phylogenetic relationships among tick subfamilies (Ixodida: Ixodidae: Argasidae) based on the 18S nuclear rDNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7: 129-144
- Bosler, E. M., Coleman, J. L., Benach, J. L., Massey, D. A., Hanrahan, J. P., Burgdorfer, W. & Barbour, A. G. (1983) Natural distribution of the *Ixodes dammini* Spirochete. *Science* 220: 321-322
- Bowen, G. S., Schulze, T. L. & Parkin, W. L. (1984) Lyme Disease in New Jersey, 1978-1982. *Yale J. Biol. Med.* 57: 661-668
- Braun-Blanquet, J. (1964) Pflanzensoziologie. Springer Verlag Wien, New York

- Burgdorfer, W. & Gage, K. L. (1986) Susceptibility of the black-legged tick, *Ixodes scapularis*, to the Lyme-disease spirochete *Borrelia burgdorferi*. *Zbl. Bakt. Hyg. A* 263: 15-20
- Burgdorfer, W., Hayes, S. F. & Corwin, D. (1989) Pathophysiology of the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi*, in ixodid ticks. *Rev. Infect. Dis.* 11: 1442-1450
- Burgdorfer, W., Barbour, A. G., Hayes, S. F., Benach, J. L., Grundwaldt, E. & Davis, J. P. (1982) Lyme disease – a tick-borne spirochetosis? *Science* 216: 1317-1319
- Burgdorfer, W., Barbour, A. G., Hayes, S. F., Peter, O. & Aeschlimann, A. (1983) Erythema chronicum migrans - a tick-borne spirochaetosis. *Acta Trop.* 40: 79-83
- Burgdorfer, W., Lane, R. S., Barbour, A. G., Gresbrink, R. A. & Anderson, J. R. (1985) The western black-legged tick, *Ixodes pacificus*: a vector of *Borrelia burgdorferi*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 34: 925-930
- Burgess, E. C. (1988) *Borrelia burgdorferi* infection in Wisconsin horses and cows. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 539: 235-243
- Canica, M. M., Nato, F., du Merle, L., Mazie, J. C., Baranton, G. & Postic, D. (1993) Monoclonal antibodies for identification of *Borrelia afzelii* sp. nov. associated with late cutaneous manifestations of Lyme borreliosis. *Scand. J. Infect. Dis.* 25: 441-448
- Cerny, V. (1965) Some aspects of the tick-infestation of cultivated landscape. In: Theoretical questions of natural foci disease. Proceedings of a Symposium, Hrsg.: Rosicky, B. & Heyberger, K., Czechoslovak Academy of Sciences: 313-317
- Cerny, V., Rosicky, B., Asmera, J., Kadlcik, K., Kobik, V., Kratochvilova, E., Lauterer, P., Novak, D., Pauleova, E., Sebek, Z., Svec, J. & Temin, K. (1965) Results of investigations of phenology of the common tick *Ixodes ricinus* (L.) in the czech lands in the years 1960-1962. *Cesk. parazitol.* 12: 125-131
- Chengxu, A., Yuxin, W., Yongguo, Z., Shaoshan, W., Quicheng, Q., Zhixue, S., Deyou, L., Dongquan, C., Xiaodong, L. & Jienhua, Z. (1988) Clinical manifestation and epidemiological characteristics of Lyme disease in Hailin county, Heilongjiang province, China. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 539: 302-313
- Ciesielski, C. A., Markowitz, L. E., Horsley, R., Hightower, A. W., Russell, H. & Broome, C. V. (1988) The geographic distribution of Lyme disease in the United States. *Ann. New York Acad. of Sci.* 539: 283-288
- Clark, D. D. (1995) Lower temperature limits for activity of several ixodid ticks (Acari: Ixodidae): Effects of body size and rate of temperature change. *J. Med. Entomol.* 32: 449-452

- Craine, N. G. (1994) The epizootiology of Lyme disease. Ph. D. dissertation, Oxford University, Oxford
- Craine, N. G., Randolph, S. E. & Nuttall, P. A. (1995) Seasonal variation in the role of grey squirrels as hosts of *Ixodes ricinus*, the tick vector of the Lyme disease spirochaete, in a British woodland. *Folia Parasitol.* 42: 73-80
- Craine, N. G., Nuttall, P. A., Marriott, A. C. & Randolph, S. E. (1997) Role of grey squirrels and pheasants in the transmission of *Borrelia burgdorferi* sensu lato, the Lyme disease spirochaete, in the U. K. *Folia Parasitol.* 44: 155-160
- Daniel, M. (1978) Microclimate as a determining element in the distribution of ticks and their development cycles. *Folia Parasitol. (Praha)* 25: 91-104
- Daniel, M. & Dusbabek, F. (1994) Micrometeorological and microhabitat factors affecting maintenance and dissemination of tick-borne diseases in the environment. In: Ecological dynamics of tick-borne zoonoses. Hrsg.: Sonenshine, D. E. & Mather, T. N., Oxford University Press, New York & Oxford. 1994: 1-447.
- Daniel, M., Cerny, V., Dusbabek, F., Honzakova, E. & Olejnicek, J. (1976) Influence of microclimate on the life cycle of the common tick *Ixodes ricinus* (L.) in thermophilic oak forest. *Folia Parasitol.* 23: 327-342
- Daniel, M., Kolár, J., Zeman, P., Pavelka, K. & Sádlo, J. (1998) Predictive map of *Ixodes ricinus* highincidence habitats and a tick-borne encephalites assessment using satellite data. *Exp. Appl. Acarol.* 22: 417-433
- Daniels, T. J., Fish & Falco (1989) Seasonal activity and survival of adult *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) in Southern New York State. *J. Med. Entomol.* 26: 610-614
- Davis, J. P., Schell, W. L., Amundson, T. E., Godsey, M. S., Spielman, A., Burgdorfer, W., Barbour, A. G., LaVenture, M. & Kaslow, R. A. (1984) Lyme Disease in Wisconsin: Epidemiologic, clinical, serologic and entomologic findings. *Yale J. Biol. Med.* 57: 685-696
- De Boer, R. (1993) The Transmission of Lyme borreliosis in the Netherlands. *Proc. Exp. Appl. Entomol.* 4: 175-180
- De Boer, R., Hovius, K. E., Nohlmans, M. K. E. & Gray, J. S. (1993) The woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) as a reservoir of tick-transmitted spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) in the Netherlands. *Zbl. Bakt.* 279: 404-416
- Dennis, D. T. (1992) Lyme disease in the United States – An epidemiological update. V. Int. Conf. on Lyme borreliosis, Arlington/U.S.A., Abstracts Nr. 342

- Dizij, A. & Kurtenbach, K. (1995) *Clethrionomys glareolus*, but not *Apodemus flavicollis*, acquires resistance to *Ixodes ricinus* L., the main European vector of *Borrelia burgdorferi*. Parasite Immunol. 17: 177-183
- Doby, J. M., Lemble, C., Bigaignon, G., Kremer, M., Rolland, C. & Lambert, M. C. (1990) *Borrelia burgdorferi*, agent des spirochaetosis a tiques (Maladie de Lyme et Autres Formes Cliniques) chez *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) en Alsace. Bull. Soc. Franc. Parasitol. 8: 339-347
- Doby, J. M., Bigaignon, G., Launay, H., Costil, C. & Lorvelec, O. (1990) Presence de *Borrelia burgdorferi*, agent de spirochetoses a tiques, chez *Ixodes* (Exopalpiger) *trianguliceps* Birula, 1895 et *Ixodes* (Ixodes) *acuminatus* Neumann, 1901 (Acarien Ixodidae) et chez *Ctenophthalmus baeticus arvernus* Jordan, 1931 et *Megabothris TURBIDUS* (Rothschild, 1909) (Insectes Siphonaptera), ectoparasites des micromammiferes des forets dans l'Ouest de la France. Bull. Soc. Fr. Parasitol. 8: 311-322
- Doby, J. M., Bigaignon, G., Aubert, M. & Imbert, G. (1991) Ectoparasites du renard et Borreliose de Lyme. Recherche de *Borrelia burgdorferi* chez les tiques Ixodidae et Insectes Siphonaptera. Bull. Soc. Fran. Parasitol. 9: 279-287
- Doby, J. M., Bigaignon, G., Degeilh, B. & Guiguen, C. (1994) Ectoparasites des grands mammiferes sauvages, cervides et suides, et borreliose de Lyme. Recherche de *Borrelia burgdorferi* chez plus de 1400 tiques, poux, pupipares et puces. Rev. Med. Vet. 145: 743-748
- Dorn, W. & Steil, B. (1999) Persönliche Mitteilungen
- Dorn, W., Jacobi, U. & Flügel, C. (1995) Zum Vorkommen von *Borrelia burgdorferi* in freilandgefangenen *Ixodes ricinus*-Entwicklungsstadien in Thüringen. In: Potsdamer Symposien: Durch Zecken übertragbare Erkrankungen. FSME und Lyme-Borreliose. Hrsg.: Süß, J.: 162-174
- Dorn, W., Flügel, C. & Grübner, I. (2002) Data on human-biting *Ixodes ricinus* ticks in a region of Thuringia (Germany). Int. J. Med. Microbiol. 291, Suppl. 33: 219
- Estrada-Pena, A. (2001) Distribution, abundance, and habitat preferences of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in Northern Spain. J. Med. Entomol. 38: 361-370
- Estrada-Pena, A., Oteo, J. A., Estrada-Pena, R., Gortazar, C., Osacar, J. J., Moreno, J. A. & Castella, J. (1995) *Borrelia burgdorferi* sensu lato in ticks (Acari: Ixodidae) from two different foci in Spain. Exp. Appl. Acarol. 19: 173-180

- Fingerle, V., Begmeister, H., Liegl, G., Vanek, E. & Wilske, B. (1994) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* ticks in Southern Germany. J. Spirochetal and Tick-borne Dis. 1: 41-45
- Fourie, L. J., Kok, E. J., Krugel, L., Snyman, A. & van der Lingen, F. (1996) Control of Karoo paralysis ticks through vegetation management. Med. Vet. Entomol. 10: 39-43
- Fukunaga, M., Yabuki, M., Hamase, A., Oliver, J. H. & Nakao, M. (2000) Molecular phylogenetic analysis of ixodid ticks based on the ribosomal DNA spacer, internal transcribed spacer 2, sequences. J. Parasitol. 86: 38-43
- Fumarola, D. (1992) Serology to *Borrelia burgdorferi* in horses from southern Italy. A preliminary approach. V. Int. Conf. Lyme borreliosis, Arlington, Virginia, U.S.A., Abstract Nr. 323
- Gern, L. (1999) *Borrelia burgdorferi* amidst wildlife in Europe. VIII. Int. Conf. on Lyme borreliosis and other emerging Tick-borne Diseases, Munich, 20.-24. June: 14 (No. 40)
- Gern, L. & Rais, O. (1996) Efficient transmission of *Borrelia burgdorferi* between cofeeding *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). J. Med. Entomol. 33: 189-192
- Gern, L., Toutoungi, L. N., Hu, C. M. & Aeschlimann, A. (1991) *Ixodes* (Phlebotomus) *hexagonus*, an efficient vector of *Borrelia burgdorferi* in the laboratory. Med. Vet. Entomol. 5: 431-435
- Gern, L., Rouvinez, E., Toutoungi, L. N. & Godfroid, E. (1997) Transmission cycles of *Borrelia burgdorferi* sensu lato involving *Ixodes ricinus* and/or *Ixodes hexagonus* ticks and the European hedgehog, *Erinaceus europaeus*, in suburban and urban areas in Switzerland. Folia Parasitol. 44: 309-314
- Gern, L., Perret, J. L., Gremion, F., Guigoz, E., Rais, O. & Moosmann, Y. (2002) A 5 year survey on the prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus*-ticks, on tick density and clinical cases of Lyme borreliosis in an endemic area in Switzerland. Int. J. Med. Microbiol. 291, Suppl. 33: 21
- Gilot, B., Bonnefille, M., Degeilh, B., Beaucournu, J.-C., Pichot, J. & Guiguen, C. (1994) La colonisation des Massifs forestiers par *Ixodes ricinus* (Linne, 1758) en France: Utilisation du Chevreuil, *Capreolus capreolus* (L. 1758) comme Marqueur Biologique. Parasite 1: 81-86
- Ginsberg, H. S. (1988) A model of the spread of Lyme disease in natural populations. Ann. New York Acad. of Sci. 539: 379-380

- Gorelova, N. B., Korenberg, E. I., Kovalevskii, Y. V. & Shcherbakov, S. V. (1995) Small mammals as reservoir hosts for *Borrelia* in Russia. *Zbl. Bakteriol.* 282: 315-322
- Gray, J. S. (1982) The development and questing activity of *Ixodes ricinus* L. under field conditions in Ireland. *Bull. Entomol. Res.* 72:263-270
- Gray, J. S. (1991) The development and seasonal activity of the tick *Ixodes ricinus*: a vector of Lyme borreliosis. *Rev. Med. Vet. Entomol.* 79: 323-333
- Gray, J. S. (1998) The ecology of ticks transmitting Lyme borreliosis. *Exp. Appl. Acarol.* 22: 249-258
- Gray, J. S., Kahl, O., Janetzki, C., Stein, J. & Guy, E. (1995) The spatial distribution of *Borrelia burgdorferi*-infected *Ixodes ricinus* in the Connemara region of County Galway, Ireland. *Exp. Appl. Acarol.* 19: 163-172
- Gray, J. S., Kahl, O., Robertson, J. N., Daniel, M., Estrada-Peña, A., Gettinby, G., Jaenson, T. G. T., Jensen, P., Jongejan, F., Korenberg, E., Kurtenbach, K. & Zeman, P. (1998) Lyme borreliosis habitat assessment. *Zbl. Bact.* 287: 211-228
- Gray, J. S., Kirstein, F., Robertson, J. N., Stein, J. & Kahl, O. (1999) *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* ticks and rodents in recreational park in South-Western Ireland. *Exp. Appl. Acarol.* 23: 717-729
- Gray, J. S., Robertson, J. N. & Key, S. (2000) Limited role of rodents as reservoir of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in Ireland. *Eur. J. Epidemiol.* 16: 101-103
- Grewe, J. C., Nuske, J. & Müller, M. (1999) Ultrastructure and antigen map of *Borrelia burgdorferi*. VIII. Int. Conf. on Lyme borreliosis and other emerging Tick-borne Diseases, Munich, 20.-24. June: 8 (O17)
- Gupta, S. K., Schönberg, A. & Hiepe, T. (1995) Prevalence of ticks in relation to their role as vector of *Borrelia burgdorferi* under autochthonous conditions. *Appl. Parasitol.* 36: 97-106
- Gustafson, R., Jaenson, T. G. T., Gardulf, A., Mejlom, H. & Svenungsson, B. (1995) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato infection in *Ixodes ricinus* in Sweden. *Scand. J. Infect. Dis.* 27: 597-601
- Halle, S. (1994) Eine einfache und effektive Falle für den Lebendfang von Kleinsäugetieren. *Säugetierk. Inf., Jena* 3: 647-649
- Halouzka, J., Juricova, Z., Matlova, L. & Hubalek, Z. (1995) *Borreliae* in larval *Ixodes ricinus* ticks. *Med. Vet. Entomol.* 9: 205-206
- Hammer, B., Meiners, T., Marangoni, A., Sambri, V., Göbel, U. B. & Kahl, O. (2002) *Borrelia burgdorferi* sensu lato transmission from tick vector to host: Experimental

- evidence of the involvement of the larval stage of *Ixodes ricinus*. Int. J. Med. Microbiol. 291, Suppl. 33: 211
- Hayes, S. F. & Burgdorfer, W. (1993) Ultrastructure of *Borrelia burgdorferi*. In: Weber, K.; Burgdorfer, W. (Eds.): Aspects of Lyme borreliosis. Springer Verl.: 29-43
- Hillyard, P. D. (1996) Ticks of North-West Europe. Synopses of the British Fauna (New Series), No. 52
- Horst, H. (1997a) Epidemiologie. In: Einheimische Zeckenborreliose (Lyme-Krankheit) bei Mensch und Tier. Hrsg.: Horst, H., PERIMED-spitta Medizinische Verlagsgesellschaft mbH Nürnberg: 48-54
- Horst, H. (1997b) Klinik der *Borrelia-burgdorferi*-Infektionen – allgemeiner Überblick In: Einheimische Zeckenborreliose (Lyme-Krankheit) bei Mensch und Tier. Hrsg.: Horst, H., PERIMED-spitta Medizinische Verlagsgesellschaft mbH Nürnberg: 55-59
- Horst, H. (1997c) Eigenschaften des Erregers *Borrelia burgdorferi* und Abwehrreaktionen des Körpers. In: Einheimische Zeckenborreliose (Lyme-Krankheit) bei Mensch und Tier. Hrsg.: Horst, H., PERIMED-spitta Medizinische Verlagsgesellschaft mbH Nürnberg: 22-30
- Hovind-Hougen, K. (1984) Ultrastructure of Spirochetes Isolated from *Ixodes ricinus* and *Ixodes dammini*. Yale J. Biol. Med. 57: 543-548
- Hovind-Hougen, K., Asbrink, E., Stiernstedt, G., Steere, A. C. & Hovmark, A. (1986) Ultrastructural differences among spirochetes isolated from patients with Lyme disease and related disorders, and from *Ixodes ricinus*. Zbl. Bakt. Hyg. A 263: 103-111
- Hovmark, A., Asbrink, E., Schwan, O., Hederstedt, B. & Christensson, D. (1986) Antibodies to *Borrelia* spirochetes in sera from Swedish cattle and sheep. Acta Vet. Scand. 27: 479-485
- Hovmark, A., Jaenson, T. G. T., Asbrink, E., Forsman, A. & Jansson, E. (1988) First isolation of *Borrelia burgdorferi* from rodents collected in Northern Europe. Acta Pathol. Microbiol. Immunol. Scand. Sect. B 96: 917-920
- Hu, C. M., Humair, P. F., Wallich, R. & Gern, L. (1997) *Apodemus* sp. Rodents, reservoir hosts for *Borrelia afzelii* in an endemic area in Switzerland. Zbl. Bakt. 285: 558-564
- Hubalek, Z., Korenberg, E. I., Juricova, Z., Kovalevski, Y. V., Halouzka, J. & Shcherbakov, S. V. (1990) Prevalence of *Borreliae* in *Ixodes ricinus* ticks from Southern Moravia, Czechoslovakia. Folia Parasitol. 37: 359-362
- Hubalek, Z., Halouzka, J., Juricova, Z. & Svobodova, S. (1994) Seasonal distribution of *Borreliae* in *Ixodes ricinus* ticks. Zbl. Bakt. 280: 423-431

- Humair, P. F. (2002) Birds and *Borrelia*. Int. J. Med. Microbiol. 291, Suppl. 33: 70-74
- Humair, P. F., Turrian, N., Aeschlimann, A. & Gern, L. (1993) *Ixodes ricinus* immatures on birds in a focus of Lyme borreliosis. Folia Parasitol. 40: 237-242
- Humair, P. F., Peter, O. Wallich, R. & Gern, L. (1995) Strain variation of Lyme disease spirochetes isolated from *Ixodes ricinus* ticks and rodents collected in two endemic areas in Switzerland. J. Med. Entomol. 32: 433-438
- Jaenson, T. G. T. & Tälleklint, L. (1992) Incompetence of Roe deer as reservoirs of the Lyme borreliosis spirochete. J. Med. Entomol. 29: 813-817
- Jaenson, T. G. T., Mejlon, H. A., Hovmark, A., Asbrink, E. & Forsman, A. (1989) Tick-borne *Borrelia burgdorferi*-infection in Sweden. Fauna Flora (Stockholm), 84. S.: 124-129
- Johnson, R. C., Schmidt, G. P., Hyde, F. W., Steigerwalt, A. G. & Brenner, D. J. (1984) *Borrelia burgdorferi*, sp. nov.: Etiologic agent of Lyme disease. Int. J. Syst. Bacteriol. 34:496-497
- Junttila, J., Tanskanen, R. & Tuomi, J. (1994) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* in selected tick populations in Finland. Scand. J. Infect. Dis. 26: 349-355
- Kaesbohrer, A. & Schönberg, A. (1990a) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* antibodies in domestic animals in Berlin (West). IV. Int. Conf. Lyme borreliosis, Abstr. A, Stockholm: 42
- Kaesbohrer, A. & Schönberg, A. (1990b) Serologische Untersuchungen zum Vorkommen von *Borrelia burgdorferi* bei Haustieren in Berlin (West). Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. 103: 374-378
- Kahl, O. (1982) Untersuchungen zur saisonalen und diurnalen Aktivität von *Ixodes ricinus* L. (Ixodoidea, Ixodidae) in West-Berlin unter dem besonderen Aspekt ihrer Beeinflussung durch mikro- und makroklimatische Faktoren. Diplomarbeit, Inst. f. Angewandte Zoologie, FU Berlin,
- Kahl, O. (1989) Untersuchungen zum Wasserhaushalt von Zecken (Acari: Ixodoidea) im Laufe ihrer postembryonalen Entwicklung unter besonderer Berücksichtigung der aktiven Wasserdampfsorption bei gesogenen Stadien. Ph. D. Thesis, Freie Universität Berlin: 356 S.
- Kahl, O. (1991) Lyme borreliosis - an ecological perspective of a tick-borne human disease. Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz 64: 45-55
- Kahl, O. (1993) Die Zecke als Vektor. In: Durch Zecken übertragbare Erkrankungen. FSME und Lyme-Borreliose. Vorträge des 2. Potsdamer Symposiums "FSME und Lyme-

- Borreliose", 13.03. 1993, Hrsg.: Süß, J. & Zenk, T., IMMUNO GmbH Heidelberg: 3-18
- Kahl, O. (1997a) Persönliche Mitteilungen
- Kahl, O. (1997b) Zur Ökologie der Lyme-Borreliose und ihrer Überträger (Zecken). Kumulative Habilitationsschrift, Fachbereich Biologie der Freien Universität Berlin
- Kahl, O. & Knülle, W. (1988) Wirtssuchaktivität der Schildzecke *Ixodes ricinus* (Acari, Ixodidae) und ihre Durchseuchung mit Lyme-Spirochäten und dem FSME-Virus in Berlin (West). Mitt. dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol. 6: 223-225
- Kahl, O., Schmidt, K. & Schönberg, A. (1989) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes ricinus* Ticks in Berlin (West). Zbl. Bakt. Hyg. A 270: 434-440
- Kahl, O., Janetzki, C., Gray, J. S., Stein, J. & Bauch, R. J. (1992) Tick infection rates with *Borrelia*: *Ixodes ricinus* versus *Haemaphysalis concinna* and *Dermacentor reticulatus* in two locations in Eastern Germany. Med. Vet. Entomol. 6: 363-366
- Kahl, O., Janetzki-Mittmann, C., Gray, J. S., Jonas, R., Stein, J. & de Boer, R. (1998) Risk of infection with *Borrelia burgdorferi* sensu lato for a host in relation to the duration of nymphal *Ixodes ricinus* feeding and the method of tick removal. Zbl. Bakteriologie. 287: 41-52
- Kahl, O., Hammer, B., Marangoni, A. & Sambri, V. (1999) Does the larval stage of *Ixodes ricinus* transmit *Borrelia burgdorferi* sensu lato to hosts? Abstract Book of VIII. International Conference on Lyme borreliosis and other emerging tick-borne diseases, München, 20.-24. Juni: 10
- Kaiser, A., Seitz, A. & Strub, O. (2002) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and other passerine birds. Int. J. Med. Microbiol. 291, Suppl. 33: 75-79
- Kalsbeek, V. & Frandsen, F. (1966) The seasonal activity of *Ixodes ricinus* ticks in Denmark. Anz. Schädlingsskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz 69: 160-161
- Kawabata, M., Baba, S., Iguchi, K., Yamaguti, N. & Russel, H. (1987) Lyme disease in Japan and its possible emerminated tick vector, *Ixodes persulcatus*. J. Infect. Dis. 156: 854
- Keirans, J. E. & Clifford, C. M. (1978) The genus *Ixodes* in the United States : a scanning electron microscope study and key to the adults. J. Med. Entomol.. Suppl. 2: 1-149
- Kirstein, F., Rijpkema, S., Molkenboer, M. & Gray, J. S. (1997a) Local variations in the distribution and prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato genomospecies in *Ixodes ricinus* ticks. Appl. Environm. Microbiol. 63: 1102-1106

- Kirstein, F., Rijpkema, S., Molkenboer, M. & Gray, J. S. (1997b) The distribution and prevalence of *B. burgdorferi* genomospecies in *Ixodes ricinus* ticks in Ireland. Eur. J. Epidemiol. 13: 67-72
- Knülle, W. & Wharton, G. W. (1964) Equilibrium humidities in arthropods and their ecological significance. Acarologia 6: 299-306
- Kochi, S. & Johnson, R. (1988) Role of immuno globulin G in killing of *Borrelia burgdorferi* by the classical complement pathway. Infect. Immun. 56: 314-321
- Köhler, M. (1996) Floristisches und vegetationskundliches Inventar ausgewählter Standorte mit hohem Zeckenbefall. Staatsexamensarbeit, Biologisch-Pharmazeutische Fakultät, FSU Jena: 1-67
- Korenberg, E. I. (1987) Клещ *Ixodes persulcatus* Schulze – Новый Переносчик *Borrelia burgdorferi*. Parasitologia 297: 1268-1270
- Korenberg, E. I., Kryuchnikov, V. N., Ananyina, Yu. V. & Chernukha, Yu. G. (1986) Prerequisites of the existence of Lyme disease in the USSR. Zbl. Bakt. Hyg. A 263: 471-472
- Krampitz, H. E. (1986) In vivo isolation and maintenance of some wild strains of European hard tick spirochetes in mammalian and arthropod hosts. A parasitologist's view. Zbl. Bakt. Hyg. A 263: 21-28
- Krantz, G. W. (1978) A manual of acarology (2nd edition). Corvallis: Oregon State University Book Stores: 509 S.
- Kurtenbach, K. (1999) Persönliche Mitteilungen
- Kurtenbach, K., Kampen, H., Diziya, A., Arndt, S., Seitz, H. M., Schaible, U. E. & Simon, M. M. (1995) Infestation of rodents with larval *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) is an important factor in the transmission cycle of *Borrelia burgdorferi* in German Woodland J. Med. Entomol. 32: 807-817
- Kurtenbach, K., Peacey, M., Rijpkema, S. G. T., Hoodless, A. N., Nuttall, P. A. & Randolph, S. E. (1998a) Differential transmission of the genospecies of *Borrelia burgdorferi* s. l. by game birds and small rodents in England. Appl. Environm. Microbiol. 63: 1169-1174
- Kurtenbach, K., Carey, D., Hoodless, A. N., Nuttall, P. A. & Randolph, S. E. (1998b) Competence of pheasants as reservoirs for Lyme disease spirochetes. J. Med. Entomol. 35: 77-81

- L'Hostis, M., Dumon, H., Dorchies, B., Boisdron, F. & Gorenflot, A. (1995) Seasonal incidence and ecology of the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on grazing pastures in Western France. *Exp. Appl. Acarol.* 19: 211-220
- L'Hostis, M., Dumon, H., Fusade, A., Lazareff, S. & Gorenflot, A. (1996) Seasonal incidence of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) on rodents in western France. *Exp. Appl. Acarol.* 20: 359-368
- Lane, R. S. & Burgdorfer, W. (1988) Spirochetes in mammals and ticks (Acari: Ixodidae) from a focus of Lyme borreliosis in California. *J. Wildl. Dis.* 24: 1-9
- Lane, R. S. & Lavoie, P. E. (1988) Lyme borreliosis in California. *Acarological, clinical and epidemiological studies.* *Ann. New York Acad. Sci.* 539: 192-203
- Lane, R. S., Peavey, C. A., Padgett, K. A. & Hendson, M. (1999) Life history of *Ixodes* (*Ixodes*) *jellisoni* (Acari: Ixodidae) and its vector competence for *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *J. Med. Entomol.* 36: 329-340
- Lange, K., Sörensen, H. & Lange, R. (1995) Ist die Lyme-Arthritis in Berlin eine häufige Erkrankung? In: Potsdamer Symposien: Durch Zecken übertragbare Erkrankungen. FSME und Lyme-Borreliose. Herausgegeben von Süß, J.: 125-141
- Lawrie, C. H., Randolph, S. E. & Nuttall, P. A. (1999) *Ixodes* ticks: serum species sensitivity of anticomplement activity. *Exp-Parasitol.* 93: 207-214
- Lees, A. D. (1946) The water balance in *Ixodes ricinus* L. and certain other species of ticks. *Parasitology* 37: 1-20
- Lees, A. D. (1948) The sensory physiology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. *J. Exp. Biol.* 25: 145-207
- Lees, A. D. & Milne, A. (1951) The seasonal and diurnal activities of individual sheep ticks (*Ixodes ricinus* L.). *Parasitology* 41: 189-208
- Le Fleche, A., Postic, D., Girardet, K., Peter, O. & Baranton, G. (1997) Characterization of *Borrelia lusitaniae* sp. nov. by 16S ribosomal DNA sequence analysis. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 47: 921-925
- Leonovich, S. A. (1989) Etologija taezhnogo kleshcha *Ixodes persulcatus* v period vesennei aktivnosti. (Ethology of the taiga tick *Ixodes persulcatus* during its spring activity). *Parazitologija* 23: 11-19
- Levine, J. F., Sonenshine, D. E., Nicholson, W. L. & Turner, R. T. (1991) *Borrelia burgdorferi* in ticks (Acari: Ixodidae) from coastal Virginia. *J. Med. Entomol.* 28: 668-674

- Liebisch, A. (1978) Zur Überträgerökologie der Zeckenencephalitis in der BRD. Beiträge zur Geoökologie der Zentraleuropäischen Zeckenencephalitis. In: Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wissensch., 2. Abh., Hrsg.: Juszat, H. J.:
- Liebisch, A. (1997) Biologie und Ökologie der Zecken. In: Einheimische Zeckenborreliose (Lyme-Krankheit) bei Mensch und Tier. Hrsg.: Horst, H., PERIMED-spitta Medizinische Verlagsgesellschaft mbH Nürnberg: 31-47
- Liebisch, A., Olbrich, S., Brand, A., Liebisch, G. & Mourettou-Kunitz, M. (1989) Natürliche Infektionen der Zeckenart *Ixodes hexagonus* mit Borrelien (*Borrelia burgdorferi*). Tierärztl. Umschau 44: 809-810
- Lindgren, E., Tälleklint, L. & Polfeldt, T. (2000) Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. Environ. Health Perspect. 108: 119-123
- Lipschütz, B. (1913) Über eine seltene Erythemform (Erythema chronica migrans). Arch. Derm. Syph. 118: 349-356
- Loew, J., Radda, A., Pretzmann, G. & Groll, E. (1963) Untersuchungen in einem Naturherd der Frühsommer-Meningoencephalitis (FSME) in Niederösterreich. Zentrabl. Bakteriolog. I. Abt. Orig. 190: 183-206
- Loew, J., Radda, A., Pretzmann, G. & Studynka, G. (1964) Untersuchungen in einem Naturherd der Frühsommer-Meningo-Encephalitis (FSME) in Niederösterreich. 4. Ergebnisse der ökologischen Untersuchungen an einer Population von *Ixodes ricinus* im Jahre 1963. Zbl. Bakt. 194: 133-146
- Loye, J. E.; Lane, R. S. (1988) Questing Behaviour of *Ixodes pacificus* (Acari: Ixodidae) in relation to meteorological and seasonal factors. J. Med. Entomol. 25: 391-398
- Macedo-Aguirre, S., Schönberg, A. & Gupta, S. K. (1994) Isolation and identification of *Borreliae* from ticks. unveröffentlicht, Berlin
- Magnarelli, L. A. & Swihart, R. K. (1991) Spotted fever group rickettsiae or *Borrelia burgdorferi* in *Ixodes cookei* (Ixodidae) in Connecticut. J. Clin. Microbiol. 29: 1520-1522
- Magnarelli, L. A., Meegan, J. M., Anderson, J. F. & Chappell, W. A. (1984) Comparison of an indirect fluorescent antibody test with an enzyme-linked immunosorbent assay for serological studies of Lyme disease. J. Clin. Microbiol. 20: 181-184
- Magnarelli, L. A., Anderson, J. F., Apperson, C. S., Fish, D. Johnson, R. C. & Chappell, W. A. (1986) Spirochetes in ticks and antibodies to *Borrelia burgdorferi* in White-Tailed

- Deer from Connecticut, New York State, and North Carolina. *J. Wildl. Dis.* 22: 178-188
- Mangold, H. J., Bargues, M. D. & Mas-Coma, S. (1998) 18S rRNA gene sequences and phylogenetic relationships of European hard-tick species (Acari: Ixodidae). *Parasitol. Res.* 84: 31-37
- Marquez, F. J. & Constan, M. C. (1990) Infection d'*Ixodes ricinus* (L., 1758) et *Haemaphysalis punctata*, Canestrini et Fanzago, 1877 (Acarina: Ixodidae) par *Borrelia burgdorferi* dans le nord de la peninsule Iberique (pays Basque Espagnol et Navarre). *Bull. Soc. Fran. Parasitol.* 8: 323-330
- Marshall, W. F., Telford, S. R., Rys, P. N., Rutledge, B. J., Mathiesen, D., Malawista, S. E., Spielman, A. & Persing, D. H. (1994) Detection of *Borrelia burgdorferi* DNA in museum specimens of *Peromyscus leucopus*. *J. Infect. Dis.* 170: 1027-1032
- Masuzawa, T.; Takada, N.; Kudeken, M. et al. (2001) *Borrelia sinica* sp. nov., a Lyme disease-related *Borrelia* species isolated in China. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 51: 1817-1824
- Mather, T. N.; Wilson, M. L., Moore, S. I., Ribeiro, J. M. C. & Spielman, A. (1989) Comparing the relative potential of rodents as reservoirs of the Lyme disease spirochete (*Borrelia burgdorferi*). *Am. J. Epidem.* 130: 143-150
- Matuschka, F.-R. & Spielman, A. (1986) The emergence of Lyme disease in a changing environment in North America and Central Europe. *Exp. Appl. Acarol.* 2: 337-352
- Matuschka, F.-R. & Spielman, A. (1992) Loss of Lyme disease spirochetes from *Ixodes ricinus* tick feeding on European blackbirds. *Exp. Parasitol.* 74: 151-158
- Matuschka, F.-R., Lange, R., Spielman, A., Richter, D. & Fischer, P. (1990a) Subadult *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on rodents in Berlin, West Germany. *J. Med. Entomol.* 27: 385-390
- Matuschka, F.-R., Richter, D., Fischer, P. & Spielman, A. (1990b) Time of repletion of subadult *Ixodes ricinus* ticks feeding on diverse hosts. *Parasitol. Res.* 76: 540-544
- Matuschka, F.-R., Fischer, P., Musgrave, K. Richter, D. & Spielman, A. (1991) Hosts on which nymphal *Ixodes ricinus* most abundantly feed. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 44: 100-107
- Matuschka, F.-R., Fischer, P., Heiler, M., Richter, D. & Spielman, A. (1992) Capacity of european animals as reservoir hosts for the Lyme disease spirochete. *J. Infect. Dis.* 165: 479-483

- Matuschka, F.-R., Heiler, M., Eiffert, H., Fischer, P., Lotter, H. & Spielman, A. (1993) Diversionary role of hoofed game in the transmission of Lyme disease spirochetes. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 48: 693-699
- Matuschka, F.-R., Eiffert, H., Ohlenbusch, A. & Spielman, A. (1994) Amplifying role of edible dormice in Lyme disease transmission in Central Europe. *J. Infect. Dis.* 170: 122-127
- Matuschka, F.-R., Ohlenbusch, A., Eiffert, H., Richter, D. & Spielman, A. (1995) Antiquity of the Lyme-disease spirochete in Europe. *Lancet* 346: 1367-?
- Matuschka, F.-R., Ohlenbusch, A., Eiffert, H., Richter, D. & Spielman, A. (1996a) Characteristics of Lyme disease spirochetes in archived European ticks. *J. Infect. Dis.* 174: 424-426
- Matuschka, F.-R., Endepols, S., Richter, D., Ohlenbusch, A., Eiffert, H. & Spielman, A. (1996b) Risk of urban Lyme disease enhanced by the presence of rats. *J. Infect. Dis.* 174: 1108-1111
- Matuschka, F.-R., Endepols, S., Richter, D. & Spielman, A. (1997) Competence of urban rats as reservoir hosts for Lyme disease spirochetes. *J. Med. Entomol.* 34: 489-493
- Matuschka, F.-R., Klug, B., Schinkel, T. W., Spielman, A. & Richter, D. (1998) Diversity of European Lyme disease spirochetes at the Southern margin of their range. *Appl. Environm. Microbiol.* 64: 1980-1982
- MacLeod, J. (1934) *Ixodes ricinus* in relation to its physical environment: The influence of climate on development. *Parasitol.* 26: 282-305
- MacLeod, J. (1935) *Ixodes ricinus* in relation to its physical environment: The factors governing survival and activity. *Parasitology* 27: 123-144
- MacLeod, J. (1936) *Ixodes ricinus* in relation to its physical environment: An analysis of the ecological complexes controlling distribution and activities. *Parasitology* 28: 295-319
- MacLeod, J. (1938) The tick problem. *Vet. Rec.* 50: 1245-?
- MacLeod, J. (1939) The seasonal and annual incidence of the sheep tick, *Ixodes ricinus*, in Britain. *Bull. Entomol. Research* 30: 103-118
- Mehl, R., Bjerknes, T., Sandven, P. & Vandvik, B. (1989) *Borrelia burgdorferi* in the tick *Ixodes ricinus* in Norway. *Fauna Norv. Ser. B* 36: 87-?
- Mejlom, H. A.; 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

- Milne, A. (1944) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Distribution of the tick in relation to geology, soil and vegetation in northern England. *Parasitology* 35: 186-196
- Milne, A. (1945) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. The seasonal activity in Britain with particular reference to northern England. *Parasitology* 36: 142-152
- Milne, A. (1947) The ecology of the sheep tick, *Ixodes ricinus* L. Some further aspects of activity, seasonal and diurnal. *Parasitology* 38: 27-33
- Miscevic, Z., Milutinovic, M., Petrovic, Z. & Bisevac, L. (1989) The effect of macroclimatic factors on the dynamics of tick (Acarina, Ixodoidea, Ixodidae) populations in north-east Serbia (Yugoslavia). *Acta Veterinaria* 39: 241-250
- Miserez, V., Gern, L. & Aeschlimann, A. (1990) *Borrelia burgdorferi* in Ticks of the Canton Tessin (Switzerland). *Parassitologia* 32: 293-299
- Miyamoto, K., Nakao, M., Uchikawa, K. & Fujita, H. (1992) Prevalence of Lyme borreliosis spirochetes in ixodid ticks of Japan, with special reference to a new potential vector, *Ixodes ovatus* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 29: 216-220
- Möller, S. (1996) Persönliche Mitteilungen
- Moreno, J. A. & Estrada-Pena, A. (1997) Prevalence and seasonal activity of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) on domestic ruminants of the Basque Country, Spain. *Exp. Appl. Acarol.* 21: 41-48
- Muhlemann, M. F. & Wright, D. J. M. (1987) Emerging pattern of Lyme disease in the United Kingdom and Irish Republic. *Lancet* 1: 260-262
- Müller, W. (1997) Persönliche Mitteilungen
- Nakao, M. & Miyamoto, K. (1995) Mixed infection of different *Borrelia* species among *Apodemus speciosus* mice in Hokkaido, Japan. *J. Clin. Microbiol.* 33: 490-492
- Nakao, M., Miyamoto, K. & Fukunaga, M. (1994a) *Borrelia japonica* in nature: genotypic identification of spirochetes isolated from Japanese small mammals. *Microbiol. Immunol.* 38: 805-808
- Nakao, M., Miyamoto, K. & Fukunaga, M. (1994b) Lyme disease spirochetes in Japan: Enzootic transmission cycles in birds, rodents and *Ixodes persulcatus* ticks. *J. Infect. Dis.* 170: 878-882
- Nass, W. (1963) Vorkommen und Verbreitung von *Ixodes ricinus* L. im Bezirk Halle - ein Beitrag zur Epidemiologie der Zeckenencephalitis. *Zeitschrift für die gesamte Hygiene* 9: 631-636
- Needham, G. R.; Teel, P. D. (1991) Off-host physiological ecology of ixodid ticks. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 659-681

- Neubert, U., Krampitz, H. E. & Engl, H. (1986) Microbiological findings in erythema chronicum migrans, acrodermatitis chronica atrophicans and lymphadenosis cutis benigna. Zbl. Bakt. Hyg. A 263: 237-252
- Nilsson, A. (1988) Seasonal occurrence of *Ixodes ricinus* (Acari) in Vegetation and on small mammals in southern Sweden. Holarctic Ecol. 11: 161-165
- Nilsson, A. & Lundqvist, L. (1978) Host selektion and movements of *Ixodes ricinus* (Acari) larvae on small mammals. OIKOS 31: 313-322
- Nosek, J. & Sixl, W. (1972) Central-European Ticks (Ixodoidea) - Key for determination. Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum, Vol. 1, No.: 66-92
- Nosek, J., Kozuch, O. & Mayer, V. (1978) Spatial distribution and stability of natural foci of tick-borne encephalitis virus in Central Europe. In: Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften Mat.-Nat. Klasse, Jahrg. 78, 2. Abhandlung, Hersg.: Juszat, H. J., Springer Verlag
- Obermeier, O. (1873) Vorkommen feinsten, eine Eigenbewegung zeigender Fäden im Blute von Recurenskranken. Zbl. Med. Wiss. 11: 145-155
- Olbrich, S. & Finkbeiner-Weber, B. (1990) Vorkommen von *Borrelia burgdorferi* in Zecken und Kleinsäugetern in einem Waldgebiet in Norddeutschland. Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol. 7: 504-509
- Oliver, J. H., Owsley, M. R., Hutcheson, H. J., James, A. M., Chen, C., Irby, W. S., Dotson, E. M. & McLain, D. K. (1993) Conspecificity of the ticks *Ixodes scapularis* and *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae). J. Med. Entomol. 30: 54-63
- Olsen, B., Jaenson, T. G. T., Noppa, L., Bunikis, J. & Bergström (1993) A Lyme borreliosis cycle in seabirds and *Ixodes uriae* ticks. Nature 362, 340-342
- Orloski, K. A., Hayes, E. B., Campbell, G. L. & Dennis, D. T. (2000) Surveillance for Lyme disease - United States, 1992-1998. Mor. Mortal. Wkly. Rep. CDC-Surveill-Summ. 49: 1-11
- Osterholm, M. T. et al. (1984) Lyme Disease in Minnesota: Epidemiologic and serologic findings. Yale J. Biol. Med. 57: 677-683
- Perret, J. L., Guigoz, E., Rais, O. & Gern, L. (2000) Influence of saturation deficit and temperature on *Ixodes ricinus* tick questing activity in a Lyme borreliosis-endemic area (Switzerland). Parasitol. Res. 86: 554-557
- Persing, D. H. et al. (1990) Detection of *Borrelia burgdorferi* DNA in museum specimens of *Ixodes dammini* ticks. Science 249: 1420-1423

- Pichon, B., Godfroid, E., Hoyois, B., Bollen, A., Rodhain, F. & Perez-Eid, C. (1995) Simultaneous infection of *Ixodes ricinus* nymphs by two *Borrelia burgdorferi* sensu lato species: possible implications for clinical manifestations. *Emerg-Infect-Dis.* 1: 89-90
- Picken, R. N., Cheng, Y., Han, D., Nelson, J. A., Reddy, A. G., Hayden, M. K., Picken, M. M., Strle, F., Bouseman, J. K. & Trenholme, G. M. (1995) Genotypic and phenotypic characterization of *Borrelia burgdorferi* isolated from ticks and small animals in Illinois. *J. Clin. Microbiol.* 33: 2304-2315
- Piesman, J. & Gray, J. S. (1994) Lyme disease / Lyme borreliosis. In: *Ecological dynamics of tick-borne zoonosis.* Hrsg.: Sonenshine, D. E. & Mather, T. N.: 327-351
- Postic, D., Assous, M. V., Grimont, P. A. D. & Baranton, G. (1994) Diversity of *Borrelia burgdorferi* sensu lato evidenced by restriction fragment length polymorphism of rrf (5S)-rrl (23S) intergenic spacer amplicons. *Int. J. of Syst. Bacteriol.* 44: 743-752
- Postic, D., Assous, M., Belfaiza, J. & Baranton, G. (1996) Genetic diversity of *Borrelia burgdorferi* of Lyme borreliosis. *Wien. Klein. Wochenschr.* 108: 748-751
- Pretzmann, G., Radda, A. & Loew, J. (1964) Studies pertaining to the ecology of *Ixodes ricinus* L. in an endemic area of early summer meningo-encephalitis (ESME) in the district of Neunkirchen (Lower Austria). *Z. Morph. Ökol. d. Tiere* 54: 393-413
- Radda, A. (1968) Populationsstudien an Rötelmäusen (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) durch Markierungsfang in Niederösterreich. *Oecologia* 1: 219-235
- Radda, A., Pretzmann, G. & Steiner, H. M. (1969) Bionomische und ökologische Studien an österreichischen Populationen der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*, Melchior 1834) durch Markierungsfang. *Oecologica* 3: 351-373
- Randolph, S. E. & Craine, N. G. (1995) General framework for comparative quantitative studies on transmission of tick-borne diseases using Lyme borreliosis in Europe as an example. *J. Med. Entomol.* 32: 765-777
- Randolph, S. E. & Storey, K. (1999) Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acari: Ixodidae): implications for parasite transmission. *J. Med. Entomol.* 36: 741-748
- Rawlings, J. A. (1986) Lyme disease in Texas. *Zentralbl. Bakteriol. Mikrobiol. Hyg.* 263: 483-487
- Rehacek, J., Kmety, E., Kocianova, E., Vyrostekova, V., Sekeyova, Z. & Vavrekova, M. (1991) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* in ticks in Slovakia. In: *Modern Acarology.*

- Hrsg.: Dusbabek, F. & Bukva, V., Akademia, Prague and SPB Academic Publishing bv, The Hague Vol. 2: 61-65
- Rijpkema, S. & Bruinink, H. (1996) Detection of *Borrelia burgdorferi* sensu lato by PCR in questing *Ixodes ricinus* larvae from the Dutch North Sea island of Ameland. *Exp-Appl-Acarol.* 20: 381-385
- Rijpkema, S., Golubic, D., Molkenboer, M., Verbeek-De Kruif, N. & Schellekens, J. (1996) Identification of four genomic groups of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* ticks collected in a Lyme borreliosis endemic region of Northern Croatia. *Exp. Appl. Acarol.* 20: 23-30
- Rosicky, B. & Hejny, S. (1961) Structure of elementary foci of tick-borne encephalitis and the possibility of their indication by certain phytocenoses. *Symp. Smolenice:* 420-422
- Scheibe, K., Hahn, M. & Oschmann, P. (1998) Zeckenökologie und Epidemiologie. In: *Lyme-Borreliose und Frühsommer-Meningoencephalitis.* Hrsg.: Oschmann, P. & Kraiczy, P., Verlag uni-med: 26-30
- Schmidt, H. (1970) Ökologisch-geographische Untersuchungen zum Verhalten von Zecken (*Ixodes ricinus* L.) in Ostthüringen. Dissertation, TU Dresden
- Schulze, P. (1936) Zur vergleichenden Anatomie der Zecken. (Das Sternale, die Mundwerkzeuge, Analfurchen und Analbeschilderung, ihre Bedeutung, Ursprünglichkeit und Luxurieren). *Zschr. f. Morph. u. Ök. der Tiere* 30: 1-40
- Schulze, T. L., Bowen, G. S., Bosler, E. M., Lakat, M. F., Parkin, W. E., Altman, R., Ormiston, B. G. & Shisler, J. K. (1984) *Amblyomma americanum*: A potential vector of Lyme disease in New Jersey. *Science* 224: 601-603
- Schulze, T. L., Lakat, M. F., Parkin, W. E., Shisler, J. K., Charette, D. J. & Bosler, E. M., (1986) Comparison of rates of infection by the Lyme disease spirochete in selected populations of *Ixodes dammini* and *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae). *Zentralbl. Bakteriol. Mikrobiol. Hyg.* 263: 72-78
- Schulze, P., Macedo, S., Schönberg, A. & Schwebs, M. (1995) Morphologische Unterschiede von *Borrelia burgdorferi*-Stämmen bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen. In: *Potsdamer Symposien: Durch Zecken übertragbare Erkrankungen. FSME und Lyme-Borreliose.* Hrsg.: Süss, J.: 175-181
- Schwan, T. G. & Burgdorfer, W. (1987) Antigenic changes of *Borrelia burgdorferi* as a result of in vitro cultivation. *J. Infect. Dis.* 156: 852-853

- Schwan, T. G., Burgdorfer, W. & Garon, C. F. (1988) Changes in infectivity and plasmid profile of the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi*, as a result of in vitro cultivation. *Inf. Immunity*: 1831-1836
- Sonenshine, D. E. (1975) Influence of host-parasite interactions on the population dynamics of ticks. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Am.* 9: 243-249
- Sonenshine, D. E. (1991) *Biology of ticks*. Vol. 1, Oxford University Press, Oxford, New York etc.: 1-447
- Sonenshine, D. E. (1993) *Biology of ticks*. Vol. 2, Oxford University Press, Oxford, New York etc.: 1-465
- Sonenshine, D. E. & Mather, T. N. (1994) *Ecological dynamics of tick-borne zoonoses*. Oxford University Press, New York
- Spielman, A., Wilson, M. L., Levine, J. F. & Piesman, J. (1985) Ecology of *Ixodes dammini*-borne human Babesiosis and Lyme disease. *Ann. Rev. Entomol.* 30: 439-460
- Stanczak, J., Racewicz, M., Kubica-Biernat, B., Kruminis-Lozowska, W., Dobrowski, J., Adamzyk, A. & Markowska, M. (1999) Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in *Ixodes ricinus* ticks (Acari, Ixodidae) in different Polish woodlands. *Ann. Agric. Environ. Med.* 6: 127-132
- Stanek, G. (1985) Lyme Disease and related disorders. *Microbiol. Sci.* 2: 231-234
- Stanek, G., Burger, I., Hirschl, A., Wewalken, G. & Radda, A. (1986) *Borrelia* Transfer by ticks during their life cycle. Studies on laboratory animals. *Zbl. Bakt. Hyg. A* 263: 29-33
- Stanek, G., Pletschette, M., Flamm, H., Hirschl, A. M., Aberer, E., Kristoferitsch, M. & Schmutzhard, E. (1988) European Lyme borreliosis. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 539: 274-282
- Steere, A. C., Malawista, S. E., Snyderman, D. R. & Andiman, W. A. (1976) A cluster of arthritis in children and adults in Lyme, Connecticut. *Arthr. Rheum.* 19: 824
- Steere, A. C., Malawista, S. E. & Hardin, J. A. (1977) Erythema chronicum migrans and Lyme arthritis. The enlarging clinical spectrum. *Ann. Int. Med.* 86: 685-698
- Steere, A. C., Taylor, E., Wilson, M. L., Levine, J. F. & Spielman, A. (1986) Longitudinal assessment of the clinical and epidemiological features of Lyme disease in a defined population. *J. Infect. Dis.* 150: 489-496
- Swellengrebel (1907) Zit. nach Horst, H. (1997c)
- Tälleklint, L. & Jaenson, T. G. T. (1993) Maintenance by hares of European *Borrelia burgdorferi* in ecosystems without rodents. *J. Med. Entomol.* 30: 273-276

- Tälleklint, L. & Jaenson, T. G. T. (1995) Is the small mammal (*Clethrionomys glareolus*) or the tick vector (*Ixodes ricinus*) the primary overwintering reservoir for the Lyme borreliosis spirochete in Sweden? *J. Wildl. Dis.* 31: 537-540
- Tälleklint, L. & Jaenson, T. G. T. (1996a) Seasonal variations in density of questing *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) nymphs and prevalence of infection with *Borrelia burgdorferi* s. l. in South Central Sweden. *J. Med. Entomol.* 33: 592-597
- Tälleklint, L. & Jaenson, T. G. T. (1996b) Relationship between *Ixodes ricinus* density and prevalence of infection with Borrelia-like spirochetes and density of infected ticks. *J. Med. Entomol.* 33: 805-811
- Telford, S. R. & Spielman, A. (1989) Enzootic transmission of the agent of Lyme disease in rabbits. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 41: 482-490
- Telford III, S. R., Mather, T. N., Moore, S. I., Wilson, M. L. & Spielman, A. (1988) Incompetence of deer as reservoirs of the Lyme disease spirochete. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 39: 105-109
- Toutoungi, L. N. & Gern, L. (1993) Ability of transovarially and subsequent transstadially infected *Ixodes hexagonus* ticks to maintain and transmit *Borrelia burgdorferi* in the laboratory. *Exp. Appl. Acarol.* 17: 581-586
- Tovornik, D. (1970) Ekosistemi arbovirusnih infekcij v Sloveniji in nekaterih drugih predelih Jugoslavije. *Razprave SAZU* 13: 1-81
- Tovornik, D. (1988) The significance of the Roe-Deer (*Capreolus capreolus* L., 1758) as the host and disseminator of ixodid ticks in SR Slovenia (Yugoslavia). *Biol. Vestn.* 36: 85-94
- Tresova, G., Pet'ko, B., Stanko, M., Fricova, J., Kozakova, D. & Mateicka, F. (1998) *Borrelia garinii* in *Ixodes ricinus* ticks from Southern Poland. *Folia Parasitol.* 45: 73-74
- van Dam, A. P., Kuiper, H., Vos, K., Widjojokusumo, A., De Jongh, B. M., Spanjaard, L., Ramselaar, A. C., Kramer, M. D. & Dankert, J. (1993) Different genospecies of *Borrelia burgdorferi* are associated with distinct clinical manifestations of Lyme borreliosis. *Clin. Infect. Dis.* 17: 707-717
- Vittoz, N., Humair, P. F., Siegenthaler, M., Aeschlimann, A. & Gern, L. (1990) Mammalian and avian reservoirs for *Borrelia burgdorferi* in a Lyme borreliosis focus in Switzerland. *Revue Suisse Zool.* 97: 783
- Walker, A. R. (2001) Age structure of a population of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in relation to its seasonal questing. *Bull. Entomol. Res.* 91: 69-78

- Walter, G. & Liebisch, A. (1980) Untersuchungen zur Biologie und Verbreitung von Zecken (Ixodidae, Ixodidae) in Norddeutschland III *Ixodes ricinus* (L. 1758). Z. Angew. Zool. 67: 449-476
- Wang, G., van Dam, A. P., Le Fleche, A., Postic, D., Peter, O., Baranton, G., de Boer, R., Spanjaard, L. & Dankert, J. (1997) Genetic and phenotypic analysis of *Borrelia valaisiana* sp. nov. (Borrelia genomic groups VS116 and M19). Int. J. Syst. Bacteriol. 47: 926-932
- Wasmoen, T. L., Sebring, R. W., Blumer, B. M., Chavez, L. G., Chu, H.-J. & Acree, W. M. (1992) Examination of Koch's postulates for *Borrelia burgdorferi* as the causative agent of limb/joint dysfunction in dogs with borreliosis. J. Am. Vet. Med. Assoc. 201: 412-418
- Weber, A. (1996) Lyme-Borreliose. In: Kraft, W. & Dürr, U. M. (Hrsg.): Katzenkrankheiten. Klinik und Therapie. Verlag M. + H. Schaper, Alfeld-Hannover: 263-264
- Wegner, Z., Racewicz, M., Kubica-Biernat, B., Kruminis-Lozowska, W. & Stanczak, J. (1997) Występowanie kretkow *Borrelia burgdorferi* sensu lato w kleszczach *Ixodes ricinus* (Acari, Ixodidae) na terenach polnocnowschodniej Polski. Prob. Hig. 54: 127-131
- Wiggenhauser, A. (1990) Blutentnahme und Präparation von Zellen. In: Monoklonale Antikörper, Hrsg.: Peters, J. H. & Baumgarten, H., Springer-Verlag: 71-78
- Wilske, B., Steinhuber, R., Bergmeister, H., Fingerle, V., Schierz, G., Preac-Mursic, V., Vanek, E. & Lorbeer, B. (1987) Lyme-Borreliose in Süddeutschland – Epidemiologische Daten zum Auftreten von Erkrankungsfällen sowie zur Durchseuchung von Zecken (*Ixodes ricinus*) mit *Borrelia burgdorferi*. Dtsch. med. Wschr. 112: 1730-1736
- Wilske, B., Preac-Mursic, V., Schierz, G., Kühbeck, R., Barbour, A. G. & Kramer, M. D. (1988) Antigenic variability of *Borrelia burgdorferi*. Ann. N. Y. Acad. Sci. 593: 126-143
- Wilson, M. L., Telford, S. R. III, Piesman, J. & Spielman, A. (1988) Reduced abundance of larval *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) following elimination of deer. J. Med. Entomol. 25: 159-178
- Wunderlich, F., Londershausen, M. & Stendel, W. (1996) Vakzine gegen Zecken. Biologie in unserer Zeit 26: 43-51
- Zakovska, A. (2000) Monitoring the presence of borreliae in *Ixodes ricinus*-ticks in Brno-park Pisarky, Czech Republik. Biologia Bratislava 55: 661-666

Zhioua, E., Monin, R., Gern, L. & Aeschlimann, A. (1988) Infection of free-living life stages of *Ixodes ricinus* with *Borrelia burgdorferi* in Switzerland. Zbl. Bakt. 306: 293

7. Anhang

Anhang-Tab. 1: Ergebnisse (p) der Zweifaktoriellen ANOVA sowie der sich anschließenden Post-Hoc-Tests; Vergleich der Individuenzahlen zwischen den Untersuchungsjahren und Untersuchungsflächen (n = 157)

Verglichene Habitate/Jahre	Nymphen		Adulti	
Habitate	< 0,001	***	0,427	
Untersuchungsjahre	0,009	**	< 0,001	***
Habitate x Untersuchungsjahre	0,232		0,637	
Belvedere – Bad Berka	0,002	**		
Belvedere – Dienststedt	< 0,001	***	0,047	*
Bad Berka – Dienststedt			0,047	*
1995 – 1996	0,083		0,074	
1995 – 1997	0,003	**	< 0,001	***
1996 – 1997			< 0,001	***

Anhang-Tab. 2: Ergebnisse (p) der Einfaktoriellen ANOVA; Vergleich der Individuenzahlen zwischen den Untersuchungsjahren für die jeweiligen Untersuchungsflächen ($n_{\text{Belvedere}} = 51$, $n_{\text{Bad Berka}} = 53$, $n_{\text{Dienststedt}} = 53$)

Verglichene Jahre		Nymphen		Adulti	
Belvedere	1995 – 1996	0,051		0,587	
	1995 – 1997	0,001	***	0,124	
	1996 – 1997	0,044	*	0,054	
Bad Berka	1995 – 1996	0,335		0,272	
	1995 – 1997	0,106		0,001	***
	1996 – 1997	0,375		0,001	***
Dienststedt	1995 – 1996	1,000		0,620	
	1995 – 1997	0,998		0,113	
	1996 – 1997	0,992		0,128	

Anhang-Tab. 3: Ergebnisse (p) der Einfaktoriellen ANOVA; Vergleich der Individuenzahlen zwischen den Untersuchungsflächen für die jeweiligen Untersuchungsjahre ($n_{1995} = 21$, $n_{1996} = 55$, $n_{1997} = 81$)

Verglichene Flächen		Nymphen		Adulti	
1995	Belvedere – Bad Berka				
	Belvedere – Dienststedt	0,021	*		
	Bad Berka – Dienststedt				
1996	Belvedere – Bad Berka	0,022	*		
	Belvedere – Dienststedt	0,001	***		
	Bad Berka – Dienststedt				
1997	Belvedere – Bad Berka	0,098			
	Belvedere – Dienststedt	0,040	*	0,004	**
	Bad Berka – Dienststedt			0,004	**

Anhang-Tab. 4: Ergebnisse (p) der Einfaktoriellen ANOVA; Vergleich der Aktivitätsdynamik der Individuen zwischen den Monaten für die jeweiligen Jahre; dargestellt wurden nur die Monate, die sich signifikant unterscheiden bzw. nahe der Signifikanzgrenze von $p < 0,05$ liegen ($n_{1995} = 21$, $n_{1996} = 55$, $n_{1997} = 81$)

Verglichene Monate		Nymphen		Adulti	
1995	April – August			0,005	**
	April – September			0,011	*
	April – Oktober			0,004	**
	Mai – August			0,006	**
	Mai – September			0,014	*
	Mai – Oktober	0,026	*	0,005	**
	Juni – August			0,002	**
	Juni – September			0,005	**
	Juni – Oktober	0,017	*	0,002	**
	Juli – August			0,067	
	Juli – Oktober			0,065	
	1996	April – Mai	< 0,001	***	< 0,001
April – Juni		0,001	***	< 0,001	***
April – Juli		0,003	**	< 0,001	***
April – August				0,014	*
April – September				0,040	*
Mai – August		< 0,001	***	0,002	**
Mai – September		< 0,001	***	0,001	***
Mai – Oktober		0,009	**	0,001	***
Juni – August		0,001	***	0,009	**
Juni – September		0,001	***	0,004	**
Juni – Oktober		0,025	*	0,002	**
Juli – August		0,005	**	0,009	**
Juli – September	0,003	**	0,003	**	
Juli – Oktober	0,091		0,002	**	
1997	April – Mai	< 0,001	***	0,008	**
	April – Juni	< 0,001	***	0,002	**
	April – Juli	0,084		0,001	***
	April – September	0,069			
	April – Oktober	0,004	**	0,031	*
	Mai – Juli	0,016	*		
	Mai – August	< 0,001	***	0,088	
	Mai – September	< 0,001	***	0,023	*
	Mai – Oktober	< 0,001	***	< 0,001	***
	Juni – Juli	0,001	***		
	Juni – August	< 0,001	***	0,028	*
	Juni – September	< 0,001	***	0,005	**
	Juni – Oktober	< 0,001	***	< 0,001	***
	Juli – August	0,023	*	0,021	*
	Juli – September	< 0,001	***	0,003	**
	Juli – Oktober	< 0,001	***	< 0,001	***
August – Oktober	0,006	**	0,001	***	
September – Oktober			0,002	**	

Anhang-Tab. 5: Ergebnisse (p) der Einfaktoriellen ANOVA; Vergleich der saisonalen Individuenzahlen getrennt nach Geschlechtern bzw. Stadien (n = 157)

Verglichene Saison		p	
Nymphen	Frühjahr – Sommer	< 0,001	***
	Frühjahr – Herbst	< 0,001	***
	Sommer – Herbst	< 0,001	***
Männchen	Frühjahr – Sommer		
	Frühjahr – Herbst	< 0,001	***
	Sommer – Herbst	0,001	***
Weibchen	Frühjahr – Sommer		
	Frühjahr – Herbst	< 0,001	***
	Sommer – Herbst	< 0,001	***

Anhang-Tab. 6: Ergebnisse (p) der Einfaktoriellen ANOVA; Vergleich der Aktivitätsdynamik der Individuen zwischen den Monaten für „Dienststadt II“ 1997; dargestellt wurden nur die Monate, die sich signifikant unterscheiden bzw. nahe der Signifikanzgrenze von $p < 0,05$ liegen (n = 27)

Verglichene Monate	Nymphen		Adulti	
April – Mai	< 0,001	***	0,004	**
April – Juni			< 0,001	***
April – August	0,067			
April – September	0,021	*		
April – Oktober	0,008	**	0,001	***
Mai – Juni	0,001	***		
Mai – Juli	< 0,001	***	0,001	***
Mai – August	< 0,001	***	0,001	***
Mai – September	< 0,001	***	0,003	**
Mai – Oktober	< 0,001	***	< 0,001	***
Juni – Juli	0,048	*	< 0,001	***
Juni – August	0,002	**	< 0,001	***
Juni – September	< 0,001	***	< 0,001	***
Juni – Oktober	< 0,001	***	< 0,001	***
Juli – September	0,035	*		
Juli – Oktober	0,012	*	0,001	***
August – Oktober			0,001	***
September – Oktober			< 0,001	***

Anhang-Tab. 7: Ergebnisse (p) der Einfaktoriellen ANOVA; Vergleich der mittleren Individuenzahlen aller vier Habitate im Jahr 1997; dargestellt wurden nur die Habitate, die sich signifikant unterscheiden bzw. nahe der Signifikanzgrenze von $p < 0,05$ liegen (n = 108)

Verglichene Fangflächen		p	
Nymphen	Belvedere – Bad Berka	0,089	
	Belvedere – Dienststedt I	0,033	*
	Bad Berka – Dienststedt II	0,006	**
	Dienststedt I – Dienststedt II	0,002	**
Männchen	Belvedere – Dienststedt I	0,005	**
	Bad Berka – Dienststedt I	0,056	
	Bad Berka – Dienststedt II	0,011	*
	Dienststedt I – Dienststedt II	< 0,001	***
Weibchen	Bad Berka – Dienststedt II	0,022	*
	Dienststedt I – Dienststedt II	0,022	*

Anhang-Tab. 8: Ergebnisse (p) der Einfaktoriellen ANOVA; Mittlere Individuenzahl von *Ixodes ricinus* pro Aufnahme des Jahres 1998 im Ilmtal (nach DORN & STEIL, 1999); dargestellt wurden nur die Monate, die sich signifikant unterscheiden bzw. nahe der Signifikanzgrenze von $p < 0,05$ liegen (n = 65)

Verglichene Monate	Nymphen		Adulti	
April – Mai	0,029	*		
April – Juli			0,050	*
April – September	< 0,001	***		
April – Oktober			0,001	***
Mai – Juli	0,003	**		
Mai – August	0,017	*		
Mai – September	0,012	*		
Mai – Oktober			< 0,001	***
Juni – September	< 0,001	***		
Juni – Oktober			< 0,001	***
Juli – September	< 0,001	***		
Juli – Oktober	0,091		< 0,001	***
August – September	< 0,001	***		
August – Oktober			< 0,001	***
September – Oktober	0,003	**	0,001	***

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich all denen recht herzlich danken, die zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beitrugen.

Besonders danke ich meinem Betreuer, Herrn Prof. Dr. W. Dorn, für die Möglichkeit, das vorliegende Thema an seinem Lehrbereich des Institutes für Ernährungswissenschaften zu bearbeiten. Er zeigte von Beginn an ein stetes Interesse am Fortgang der Arbeit und war zu jeder Zeit ein hilfreicher Berater und Diskussionspartner.

Mein Dank gilt weiterhin Frau Dipl.-Ing. (FH) Charlotte Flügel, die mir nicht nur als treue Begleiterin und Mitarbeiterin bei den Feldarbeiten stets hilfreich zur Seite stand, sondern auch einen großen Teil der notwendigen Tätigkeiten im Labor übernahm. Nicht zuletzt sorgte sie auch für das notwendige Quentchen Humor in der Arbeitsgruppe sowie für manche kleine Zwischenmahlzeit an einem langen Arbeitstag.

Frau Dipl.-Biol. Anke Feldmann, Frau Dipl.-Biol. Sandra Messutat und Frau Mandy Köhler gilt mein Dank für die hilfreiche Unterstützung bezüglich der Kleinsäuger- und Vegetationsuntersuchungen, aber auch für die gelegentliche Mitarbeit beim Zeckenfang im Freiland.

Herrn Dr. Olaf Kahl (Berlin) möchte ich noch einmal recht herzlich für seine vielen wertvollen Hinweise und Ratschläge sowie für die Bereitstellung einer Reihe von Literaturstellen danken.

Die Identifizierung der Kulturen von *Borrelia burgdorferi* s. l. aus den einzelnen Untersuchungsgebieten wurde freundlicherweise von Herrn Dr. A. Schönberg (Berlin) vorgenommen. Ihm sei an dieser Stelle dafür sowie auch für die Überlassung des Referenzstammes 1B29 herzlich gedankt.

Ebenfalls dankbar bin ich Herrn Dr. W. Müller (Radolfzell) für die Untersuchung der Kleinsäugerseren.

Die Untersuchungen zum Rehwild wären nicht ohne die Bereitstellung einer entsprechenden Anzahl frisch geschossener Stücke durch Herrn Norbert Raabe (Wildvermarktung Blankenhain) zustande gekommen. Auch ihm gebührt ein herzlicher Dank.

Die makroklimatischen Daten wurden freundlicherweise durch die meteorologische Station in Weimar zur Verfügung gestellt.

Ganz besonders danken möchte ich auch der Bibliothekarin Frau Susanne Wille, die stets ihr Bestes gab, um mir meine häufig doch etwas ausgefallenen Literaturwünsche zu erfüllen.

Meine Eltern und Schwiegereltern mögen mir die knapp bemessene Zeit für sie in den letzten Jahren verzeihen.

Ein ganz besonderer Dank gilt an dieser Stelle meiner Frau Angela, die mir bei der technischen Erstellung des Manuskriptes sowie durch ihre stete Ermutigung in schwierigen Phasen der Arbeit eine unentbehrliche Hilfe war.

Selbständigkeitserklärung

Ich erkläre, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig und nur unter Verwendung der angegebenen Hilfsmittel und Literatur angefertigt habe.

Jena, den 03.11.2003

Lebenslauf

Sünder, Ulrich

11.12.1967 geboren in Freiberg/Sa.
verheiratet

Sept. 1974 – Aug. 1984 Ehem. Polytechnische Oberschule in Oederan (Abschluß der 10. Klasse)

Sept. 1984 – Aug. 1986 Ehem. Erweiterte Oberschule in Flöha

05.06.1986 Erwerb der Hochschulreife (Abitur)

Sept. 1986 – Okt. 1986 Praktikum als Laborant am Agrarwissenschaftlichen Zentrum in Lichtenwalde/Sa.

Nov. 1986 – Aug. 1989 Armeedienst

Sept. 1989 – März 1995 Studium der Biologie an der Friedrich-Schiller-Universität Jena

12.04.1995 Abschluß des Studiums mit dem Diplom in Biologie, Hauptfach Zoologie an der Friedrich-Schiller-Universität Jena

April 1995 – März 1998 Wissenschaftlicher Mitarbeiter der Friedrich-Schiller-Universität Jena am Institut für Ernährung und Umwelt, Lehrbereich Lebensmittel- und Umwelthygiene

April 1998 – Okt. 2002 Mitarbeiter für naturschutzfachliche Sachbearbeitung und Umwelterziehung, GRÜNE LIGA Thüringen e. V., Weimar

seit Sept. 2003 Mitarbeiter Maatwerk GmbH, Göttingen

Jena, den 03.11.2003