

CLIMATE CHANGE

55/2021

Abschlussbericht

Langfristige Populationsentwicklung krankheitsübertragender Nagetiere: Interaktion von Klimawandel, Landnutzung und Biodiversität

von:

Christian Imholt, Jens Jacob
Julius Kühn-Institut, Münster

Herausgeber:

Umweltbundesamt

CLIMATE CHANGE 55/2021

Ressortforschungsplan des Bundesministeriums für
Umwelt, Naturschutz und nukleare Sicherheit

Forschungskennzahl 3716 48 431 0

FB000523

Abschlussbericht

Langfristige Populationsentwicklung krankheitsübertragender Nagetiere: Interaktion von Klimawandel, Landnutzung und Biodiversität

von

Christian Imholt, Jens Jacob
Julius Kühn-Institut, Münster

Im Auftrag des Umweltbundesamtes

Impressum

Herausgeber

Umweltbundesamt
Wörlitzer Platz 1
06844 Dessau-Roßlau
Tel: +49 340-2103-0
Fax: +49 340-2103-2285
buergerservice@uba.de
Internet: www.umweltbundesamt.de

 [/umweltbundesamt.de](https://www.facebook.com/umweltbundesamt.de)

 [/umweltbundesamt](https://twitter.com/umweltbundesamt)

Durchführung der Studie:

Julius Kühn-Institut (JKI)
Bundesforschungsinstitut für Kulturpflanzen
Institut für Pflanzenschutz im Gartenbau und Forst, Wirbeltierforschung
Toppheideweg 88
48161 Münster

Abschlussdatum:

Januar 2021

Redaktion:

Fachgebiet IV 1.4 Gesundheitsschädlinge und ihre Bekämpfung
Annika Schlötelburg, Anke Geduhn

Publikationen als pdf:

<http://www.umweltbundesamt.de/publikationen>

ISSN 1862-4359

Dessau-Roßlau, Juli 2021

Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt bei den Autorinnen und Autoren.

Kurzbeschreibung: Langfristige Populationsentwicklung krankheitsübertragender Nagetiere: Interaktion von Klimawandel, Landnutzung und Biodiversität

Nagetiere sind wichtige Reservoirs für die Übertragung von Krankheitserregern auf Mensch, Haus- und Nutztiere. Zu solchen Infektionskrankheiten gehören Hantavirusserkrankungen, Leptospirose und Tularämie. Das Klima bzw. zu erwartende Effekte vom Klimawandel könnten durch Wetterextreme aber auch indirekt über Landnutzung und Biodiversität Veränderungen der Nagetier-Populationsdynamik und der Veränderung der Durchseuchung von Populationen mit Pathogenen hervorrufen. Das komplexe Zusammenspiel dieser Faktoren kann das Risiko für Humaninfektionen mit Nagetier-übertragenen Pathogenen erheblich beeinflussen.

Im Projekt sollte deshalb der kombinierte Effekt von klimatischen Änderungen auf die Populationsentwicklung gesundheitlich relevanter Kleinsäuger (Nager und Spitzmäuse als Reservoirs für Zoonoseerreger - d.h. von Tieren auf den Menschen übertragene Erreger) untersucht werden. Dies geschah anhand von Zeitserienanalysen von Erhebungen verschiedener Nagetiere. Diese Zeitserien waren in ihrem räumlichen und zeitlichen Umfang einzigartig und bisher noch nicht zusammenhängend wissenschaftlich untersucht worden. In einem zweiten Projektschwerpunkt sollte empirisch ermittelt werden, inwieweit ein Zusammenhang zwischen Kleinsäuger-Biodiversität und Prävalenz, Erregerlast und der Vielfalt von Nagetier-übertragenen Pathogenen besteht. Der Zusammenhang von Biodiversität mit dem Vorkommen von Pathogenen bei wildlebenden Nagetieren erfolgt mit Probenmaterial aus Freilandarbeiten im Bereich des Hainich-Dün im Westen Thüringens.

Die Projektergebnisse zeigten einen starken Effekt sowohl individueller Faktoren als auch Faktoren auf Ebene der Populationen auf die Pathogendynamik. Diese Effekte unterschieden sich je nach betrachtetem Pathogen, wobei spezifische Eigenschaften der Pathogene (u.a. Artspezifität und Umweltstabilität) diese Effekte maßgeblich beeinflussten. Klimatische Effekte könnten sich auf verschiedenen zeitlichen Skalen auswirken. Die Ergebnisse zeigten, dass kurzfristige klimatische Extreme, die Persistenz unterschiedlicher Pathogene innerhalb der Wirtspopulation beeinflussten. Langfristige, großflächige Klimaszenarien schienen hingegen bei der räumlichen Synchronisation unterschiedlicher krankheitsübertragender Nagerarten eine wichtige Rolle zu spielen. Die Projektergebnisse können im Sinne eines *OneHealth*-Ansatzes dazu dienen, die Voraussetzungen für Anpassungsmöglichkeiten bezüglich Klimawandel und Humangesundheit zu schaffen.

Abstract: Long-term population dynamics of rodent hosts: Interaction of climate change, land-use and biodiversity

Rodents are important reservoirs for the transmission of pathogens to humans, domestic animals and livestock. Such infectious diseases include hantavirus diseases, leptospirosis and tularemia. Climate, or expected aspects of climate change, could cause changes in rodent population dynamics and changes in pathogen infestation of populations through weather extremes, but also indirectly through land use and biodiversity. The complex interplay of these factors can significantly influence the risk of human infections with rodent-borne pathogens.

The project therefore aimed to investigate the combined effect of climatic change on the population development of health-relevant small mammals (rodents and shrews as reservoirs for zoonotic pathogens - i.e. pathogens transmitted from animals to humans). This was done using time series analyses of long-term surveys of various rodent species. These time series were unique in their spatial and temporal scope and had not been studied coherently scientifically before. In a second project focus, it was empirically determined to what extent there was a connection between small mammal biodiversity and prevalence, pathogen load and the diversity of rodent-borne pathogens. The connection of biodiversity and pathogens in wild

rodents was carried out with sample material from field work in the area of the Hainich-Dün in western Thuringia.

The project results showed a strong effect of individual factors as well as population-level factors on pathogen dynamics. These effects differed depending on the pathogen under consideration, with specific characteristics of the pathogens (including species specificity and environmental stability) significantly influencing these effects. Climatic effects mattered on different temporal scales. The results showed that, on one hand, short-term climatic extremes influenced the persistence of different pathogens within the host population. Long-term, large-scale climatic scenarios, on the other hand, played an important role in the spatial synchronization of different disease-transmitting rodent species. In an OneHealth approach, the project results can serve to create the prerequisites for adaptation options with regard to climate change and human health.

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	7
Abbildungsverzeichnis	9
Tabellenverzeichnis	10
Abkürzungsverzeichnis.....	11
Zusammenfassung	12
Summary	19
1 Einleitung.....	26
1.1 Hintergrund	26
1.2 Nagetierübertragene Krankheiten – Biodiversität, Landnutzung, Klima	26
1.2.1 Biodiversität.....	27
1.2.2 Landnutzung	28
1.2.3 Klima.....	28
1.3 Pathogene.....	29
1.3.1 <i>Leptospira</i> spp.....	29
1.3.2 Tula Orthohantavirus	29
1.4 Langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Nagetiere	30
1.5 Projektziele	31
2 Material und Methoden	32
2.1 Freilandexperiment Thüringen	32
2.1.1 Standort.....	32
2.1.2 Fallenfang	32
2.1.3 Analyse Pathogene.....	34
2.1.4 Statistische Analyse.....	35
2.2 Großsäuger	36
2.2.1 Fotoauswahl und Tierbestimmung	37
2.2.2 Datenauswertung.....	38
2.3 Langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Nagetiere	39
2.3.1 Statistische Analyse.....	40
3 Ergebnisse.....	42
3.1 Freilandexperiment Thüringen	42
3.1.1 Fangerfolg.....	42
3.1.2 Krankheitserreger allgemein	43
3.1.3 Zusammenhang Demographie, Biodiversität, Abundanz und Prävalenz	48

3.2	Zeitserien	64
3.3	Entwicklung TULV-Thuringia Antigen	73
3.4	Großsäuger	74
3.4.1	Datenmengen und Artenlisten	74
4	Schlussfolgerungen	80
4.1	Wirtspopulationen	80
4.2	Landschaftsebene	81
4.3	Klimatische Extremereignisse	81
4.4	Synchronisation von Rattenmeldungen und Rötelmauspopulationen	82
5	Quellenverzeichnis	84

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1	Karte des Untersuchungsgebietes.....	32
Abbildung 2	Versuchsdesign Freiland	34
Abbildung 3	Beispiele Wildtierkameras	37
Abbildung 4	Karte Datengrundlage Zeitserien	40
Abbildung 5	Jahresverlauf der Fänge von Kleinsäugern	42
Abbildung 6	Vergleich der Biodiversität zwischen den Habitaten.....	43
Abbildung 7	Verlauf von <i>Leptospira</i> spp. und TULV.....	44
Abbildung 8	Einfluss von individuellem Gewicht auf <i>Leptospira</i> spp. Infektionswahrscheinlichkeit	49
Abbildung 9	Einfluss von individuellem Gewicht auf TULV Infektionswahrscheinlichkeit	50
Abbildung 10	Zusammenhang von Feldmausabundanz und Biodiversität (TULV)	52
Abbildung 11	Zusammenhang von TULV-Prävalenz und Feldmausabundanz	54
Abbildung 12	Zusammenhang von Biodiversität und TULV-Prävalenz in Feldmäusen.....	55
Abbildung 13	Zusammenhang von TULV-Prävalenz in der Feldmaus und der Abundanz der Waldspitzmaus auf dem Grünland	56
Abbildung 14	Zusammenhang von Feldmausabundanz und Prävalenz (Grünland; <i>Leptospira</i> spp.)	57
Abbildung 15	Zusammenhang von Biodiversität und Prävalenz (Grünland; <i>Leptospira</i> spp.) zwischen Frühjahr und Sommer	58
Abbildung 16	Zusammenhang der Kleinsäugerabundanz und Prävalenz (<i>Leptospira</i> spp.; Wald).....	59
Abbildung 17	Zusammenhang des Verhältnisses von Rötelmaus zu <i>Apodemus</i> spp. und Prävalenz (<i>Leptospira</i> spp.; Wald)	61
Abbildung 18	Zusammenhang zwischen Gebietsfeuchte und <i>Leptospira</i> spp. Prävalenz im Grünland	63
Abbildung 19	Distanzkorrelation Rattenmeldungen in Mitteleuropa	65
Abbildung 20	Distanzkorrelation Rötelmausabundanzen in Deutschland...	66
Abbildung 21	Zusammenhang Wachstumsraten von urbanen Rattenmeldungen und Rötelmäusen im Forst.....	67
Abbildung 22	Autokorrelationsstruktur Rötelmaus.....	68
Abbildung 23	Autokorrelationsstruktur Rattenmeldungen	69
Abbildung 24	Zusammenhang Rattenmeldungen und Einwohner im Kreis	70
Abbildung 25	Zusammenhang Anzahl Rattenmeldungen und Bekämpfungsaufwand.....	71
Abbildung 26	Zusammenhang zwischen Bekämpfungsaufwand und Änderungsrate der Rattenmeldungen	72

Abbildung 27	Zusammenhang zwischen der Bekämpfung in der Kanalisation und der Änderungsrate der Rattenmeldungen	73
Abbildung 28	Übersicht Nagetierabundanzen und Aktivität der Großsäuger	77
Abbildung 29	Übersicht Nagerabundanz vs. Aktivität der Wildkatze	78
Abbildung 30	Jährliche Wachstumsraten der Wildkatzenaktivität.....	79

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1	Zeitpunkte Nagetierfänge	33
Tabelle 2	Zusammenführung Nagerfänge und Wildtierkameras	39
Tabelle 3	Übersicht Prävalenzen <i>Leptospira</i> spp.....	45
Tabelle 4	Übersicht Prävalenzen TULV	47
Tabelle 5	Modellergebnisse <i>Leptospira</i> spp. Demographie.....	48
Tabelle 6	Modellergebnisse TULV Demographie	50
Tabelle 7	Modellergebnisse Feldmausabundanz vs. Biodiversität im Grünland	51
Tabelle 8	Modellergebnisse TULV-Prävalenz vs. Feldmausabundanz im Grünland	53
Tabelle 9	Modellergebnisse TULV-Prävalenz vs. Biodiversität im Grünland	55
Tabelle 10	Modellergebnisse TULV-Prävalenz vs. Abundanz Waldspitzmaus im Grünland.....	56
Tabelle 11	Modellergebnisse <i>Leptospira</i> spp.-Prävalenz vs. Abundanz Kleinsäuger im Wald.....	59
Tabelle 12	Zusammenhang der Kleinsäuger-Prävalenz und Biodiversität (<i>Leptospira</i> spp.; Wald).....	60
Tabelle 13	Modellergebnisse vom Zusammenhang des Verhältnisses von Rötelmaus zu <i>Apodemus</i> spp. und Prävalenz (<i>Leptospira</i> spp.; Wald)	61
Tabelle 14	Zusammenhang der Kleinsäuger-Prävalenz und Gebietsfeuchte (<i>Leptospira</i> spp.; Grünland).....	62
Tabelle 15	Zusammenhang Feldmausabundanz im Grünland und Landschaftsparameter der Umgebung.....	64
Tabelle 16	Zusammenhang Kleinsäugerabundanz im Wald und Landschaftsparameter der Umgebung.....	64
Tabelle 17	Analyse Wachstumsrate Rattenmeldungen Dänemark.....	69
Tabelle 18	Analyse Bekämpfungsaufwand Dänemark	71
Tabelle 19	Vergleich der Endpunkttiter positiv getesteter Blutproben mit den beiden TULV-Antigenen.	74
Tabelle 20	Anzahl Fotos von Wildtierkameras.....	75
Tabelle 21	Artenliste Säugetiere	76

Abkürzungsverzeichnis

DE	Verdünnungseffekt (Dilution effect)
TULV	Tula Orthohantavirus
PUUV	Puumala Orthohantavirus
DOBV	Dobrava-Belgrad Orthohantavirus
GLMM	Generalized linear mixed model (Generalisiertes lineares gemischte Modell)
HFRS	hämorrhagisches Fieber mit Nierensyndrom
HCPS	Hantavirus-Kardiopulmonalsyndrom

Zusammenfassung

Einleitung

Nagetiere sind wichtige Reservoirs für die Übertragung von Krankheitserregern auf Mensch, Haus- und Nutztiere. Zu solchen Infektionskrankheiten gehören beispielsweise Hantaviruserkrankungen oder auch Leptospirose. Das Klima bzw. zu erwartende Effekte des Klimawandels (z.B. steigende Jahresmitteltemperaturen, häufigere Wetterextreme) könnten direkt, aber auch indirekt über Landnutzung und Biodiversität Veränderungen der Nagetier-Populationsdynamik und der Veränderung der Durchseuchung von Populationen mit Pathogenen hervorrufen. Das komplexe Zusammenspiel dieser Faktoren kann das Risiko für Humaninfektionen mit Nagetier-übertragenen Pathogenen erheblich beeinflussen.

Die Vielfalt der zoonotischen Erreger, die in Nagetieren vorhanden sind, haben eine große Bedeutung für die menschliche Gesundheit. Beispielsweise wurden hohe Populationsdichten (Ausbrüche) bei vielen Arten häufig mit Infektionen des Menschen mit Orthohantaviren oder Leptospiren in Verbindung gebracht. Gegenwärtig werden beträchtliche Anstrengungen unternommen, um die zugrundeliegenden Mechanismen der Präsenz und Übertragung von Krankheitserregern in Nagetierpopulationen zu verstehen, mit dem letztendlichen Ziel, Daten für eine Verbesserung des Gesundheitsmanagements zu liefern. Die Notwendigkeit, unser Verständnis darüber zu verbessern, wie die Wirtsökologie die Pathogen-Dynamik steuert, hat ein neues ökologisches Forschungsgebiet hervorgebracht, das als "Krankheitsökologie" bezeichnet wird. Häufig in hohem Maße interdisziplinär, kombiniert es klassische Ansätze der Populations- und Gemeinschaftsökologie mit epidemiologischen Methoden.

Trotz der allgemeinen Verbesserung der Gesundheitsversorgung im letzten Jahrhundert hat die weltweite Ausbreitung von Krankheiten in den letzten Jahrzehnten dramatisch zugenommen. Viele Faktoren wurden für dieses Phänomen angeführt (u.a. globalisierter Reiseverkehr und Handel), aber der dominierende Faktor scheint der Verlust der Biodiversität durch Habitatdegradation zu sein. Meta-Analysen zeigen, dass in >55% der Studien auf anthropogene Veränderungen eine Zunahme der Erregerübertragung folgte.

Der Rolle der Biodiversität bei der Regulierung der Krankheitsübertragung wird zunehmend Aufmerksamkeit geschenkt. Zum Beispiel kann das Vorhandensein von Nicht-Wirtsspezies die Kontaktraten der Hauptreservoirspezies (d.h. der Wirte, die am kompetentesten für die Übertragung eines Krankheitserregers sind) reduzieren und damit das Übertragungsrisiko verringern. Der allgemeine Prozess ist kein neues Konzept und es wurde erstmals in den 1950er Jahren festgestellt, dass Pflanzenmonokulturen anfälliger für die Ausbreitung von Krankheiten sind als diverse Kulturen. Für die Zoonose wurde dieses Phänomen als Verdünnungseffekt-Hypothese (Dilution effect (DE)) veröffentlicht. Obwohl abiotische Faktoren (d.h. Klima) und biotische Faktoren (Wirtsdichte, individuelle Demographie oder Gemeinschaftsstrukturen) als entscheidende Komponenten der Krankheitsübertragung bekannt sind, wurde vorgeschlagen, dass der DE alle Nettoprozesse widerspiegeln sollte, die zu einer verringerten Wirtsinfektionsinzidenz führen.

Systeme mit einem einzigen Erreger/einem einzigen Wirt sind im Hinblick auf Orthohantaviren intensiv untersucht worden. In diesen Systemen ist die Wirtsdichte der Haupttreiber der Virusprävalenz, und das Hinzufügen eines nicht-kompetenten Wirts erhöht die heterospezifischen Begegnungen und verringert somit die Prävalenz in den Wirtsarten. Bei Erregern mit mehreren Wirtsarten ist die variable Wirtskompetenz für einen bestimmten Erreger ein Schlüsselaspekt der Übertragung innerhalb einer Gemeinschaft von Nagetieren. Kompetente Wirte können die Ausbreitung eines Pathogens innerhalb einer Gemeinschaft ermöglichen (Amplifikation) und fungieren mit größerer Wahrscheinlichkeit als Reservoir.

Wirte mit geringerer Kompetenz tragen wahrscheinlich zu einem Verdünnungseffekt bei. Wenn der kompetenteste Wirt bereits Teil der einheimischen Gemeinschaft ist, führt das Hinzufügen weiterer Arten zu einem DE, während die Einführung eines kompetenten Wirts in eine Gemeinschaft weniger kompetenter Arten zu einer Verstärkung der Krankheitsübertragung führt.

Es gibt Hinweise darauf, dass die Landnutzung, die Populationsdichte und -größe von Nagetieren beeinflussen kann, weil die Habitatverfügbarkeit einen großen Einfluss auf die Populationsdynamiken ausüben kann. Die Feldmaus ist an eine offene und zusammenhängende Agrarlandschaft adaptiert. Eine geringe Habitatdiversität sowie ein hoher Anteil an landwirtschaftlicher Produktion scheinen hohe Dichten zu begünstigen, obwohl andere Studien zeigen, dass durch eine hohe Habitatfragmentierung Ausbreitungsbewegungen erleichtert werden. In landwirtschaftlich geprägten Gebieten gibt es zusätzlich eine enge Verbindung zwischen Landnutzung und Klimavariablen. Beispielsweise können milde Winter die Nahrungsverfügbarkeit im Frühjahr für die Feldmaus verbessern und damit zu einem frühen Start der Reproduktionsperiode führen.

Die Übertragung von Krankheitserregern von Nagetieren auf den Menschen hängt stark von der Verbreitung, Dichte und Erreger-Durchseuchung der Nagetierpopulation ab. Die Populationsgröße ist hoch dynamisch und unterliegt saisonalen und mehrjährigen Schwankungen. Solche Zyklen entstehen durch ein komplexes Zusammenspiel aus dichteabhängigen Faktoren (Räuber, Krankheiten) sowie dichteunabhängigen Umweltfaktoren. Großflächige klimatische Veränderungen aber auch lokale Wetterereignisse können die Dynamik der Nager über verschiedene direkte oder indirekte Mechanismen beeinflussen. Kurzfristige, extreme Niederschläge oder Dürreereignisse können lokale Populationen vernichten oder Individuen zum Abwandern in benachbarte Gebiete bewegen. Längerfristige Großwetterlagen mit geschlossenen Schneedecken im Winter bieten zusätzlichen Schutz vor Prädatoren. Indirekte Wirkungen von Klimabedingungen entstehen, wenn beispielsweise die Vegetationsentwicklung, und somit das Futterangebot (Qualität und Quantität; z.B. in Mastjahren) und Deckungsmöglichkeiten verändert werden.

Die räumliche Synchronität in der Populationsdynamik ist eine Kombination aus dichteabhängigen und dichteunabhängigen Faktoren. Synchronität ist definiert als die positive Korrelation der Populationsdynamik an verschiedenen Orten und ist ein gemeinsames Merkmal natürlicher Tierpopulationen. Drei Hauptmechanismen, die oft zusammenwirken, könnten die räumliche Synchronität erleichtern. Erstens trophische Interaktionen durch ähnlichen Räuberdruck, den räumlich getrennte Populationen erfahren. Zweitens kann die dichteabhängige Ausbreitung die Populationen in einer Meta-Populationsstruktur in Phase bringen, wobei die Kopplung mit zunehmender Entfernung zur Ausgangspopulation abnimmt. Drittens können räumlich korrelierte Umweltparameter (z.B. Wetter) die Wachstumsraten räumlich isolierter Populationen beeinflussen und synchrone Fluktuationen ermöglichen: der Moran-Effekt. Dieser Effekt tritt in räumlich getrennten Populationen auf, in denen eine Ausbreitung ausgeschlossen ist.

Projektziele

Das hier beschriebene Forschungsprojekt hatte zum Ziel, den Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf die Dynamik von Zoonosen und assoziierter Wirtstiere zu untersuchen. Hierzu wurden zum einen Feldversuche durchgeführt, um kleinräumige Dynamiken auf regionaler Ebene zu untersuchen. Des Weiteren wurden Zeitserienanalysen genutzt, um langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Nagetiere auf nationaler Ebene zu charakterisieren. Im Speziellen waren die Ziele:

- ▶ den Effekt von Biodiversität auf das Vorkommen von zoonotischen Pathogenen empirisch zu untersuchen (Freilandexperiment Thüringen)
- ▶ den Effekt von Klima- und Landnutzungseffekten auf die Populationsdynamik abzuschätzen (Freilandexperiment Thüringen)
- ▶ eine Datengrundlage für die Untersuchung von Klima- und Landnutzungseffekten auf kommensale Nagetierarten und Wald-/Feldnager zusammenzutragen
- ▶ Langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Nagetiere zu analysieren

Material und Methoden

Freilandexperiment Thüringen

Die Nagetierfänge wurden im Nordwesten Thüringens entlang des nordwestlichen Randes des Thüringer Beckens durchgeführt. Das Thüringer Becken ist eine Beckenlandschaft, die sich über einen großen Teil von Thüringen erstreckt und im Fanggebiet durch die Höhenzüge Hainich, Dünwald und den Hainleiten nach Westen und Norden abgegrenzt wird. Die Höhenzüge sorgen für eine starke Trockenheit im Thüringer Becken und einen hohen Niederschlag außerhalb des Beckens. Die Stadt Mühlhausen/Thüringen liegt zentral im Fanggebiet. Es wurden Schlagfänge von Wald- und Feldnagern an 21 verschiedenen Standorten durchgeführt, an denen jeweils eine Grünlandfläche in der Nähe eines Waldes vorhanden war.

Auf jeder Fläche wurden 36 Schlagfallen im Grünland und 36 Schlagfallen im Ökoton zwischen Grünland und Wald aufgestellt (im Folgenden „Wald“ genannt). Dieses Design wurde gewählt, um mit dem Grünland ein meist artenarmes und dem Waldrand ein artenreiches Habitat zu befangen.

Langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Kleinsäuger

Um die räumliche Synchronisation von kommensalen Ratten- und Wildnagerpopulationen zu charakterisieren, wurden in diesem Abschnitt Zeitserien zusammengetragen. Für Ratten stammen sie aus dem gesamten Staatsgebiet Dänemarks sowie aus den Bundesländern Hamburg und Berlin. Der bei weitem größte Datensatz kam aus Dänemark aus den Jahren 2007-2019. Die Daten stammten aus dem staatlichen Meldesystem bei dem für alle Kommunen die Anzahl der bestätigten Meldungen pro Jahr aufgelistet sind. Insgesamt waren dies 99 Kommunen mit einer totalen Anzahl von 2.139.138 Meldungen. In diesen Daten befanden sich wichtige Zusatzinformationen, wie der Bekämpfungsaufwand (als €/Einwohner) oder der Bekämpfungsort (Oberfläche oder Kanalisation). In der Hansestadt Hamburg bekamen wir Zugang zu Rattenmeldungen des Landesamtes für Infektionsschutz. Der Datensatz erstreckte sich von 2007-2018 und umfasste insgesamt ca. 18.000 Meldungen. Jede Meldung wurde durch eine Überprüfung des Landesamtes bestätigt und nur solche Meldungen sind in die weitergehende Analyse eingeflossen. Jede bestätigte Meldung wurde georeferenziert und einem der Hamburger Bezirke zugeordnet. In Berlin wurden die Rattenmeldungen vom Landesamt für Gesundheit und Soziales (LaGeSo) zur Verfügung gestellt. Auch hier waren es bestätigte Meldungen, allerdings nur auf Bezirksebene.

Die Daten zur Röteldmaus stammten aus dem Schädner-Monitoring der Forstämter der Länder. Die Grundlage für die Daten wurde in bereits abgeschlossenen UBA-Projekten (u.a. FKZ 371348401) gelegt und hier deutlich erweitert. Ziel war es, eine möglichst mit den Daten kommensaler Ratten überlappende Zeitperiode zu erhalten. Daher wurde der Schwerpunkt auf neuere Daten ab 2000 gelegt. Insgesamt konnten 7.295 Einzeldatenerhebungen aus 9 Bundesländern gesammelt werden. Diese wurden georeferenziert, um dann wieder auf

Landkreisebene zusammengefasst zu werden. Dies ermöglichte eine vergleichende Analyse zu den Rattenmeldungen, da dies die kleinste gemeinsame Meldungsebene aller Datensätze war.

Großsäuger

Die Aktivität der terrestrischen Wirbeltiere wurde für jede der Flächen mit Hilfe von zwei Wildtierkameras ermittelt. Pro Standort wurden innerhalb oder in der Nähe des Fangrasters im Wald zwei Kameras aufgestellt. Für das Grünland-Raster wurden keine Kameras aufgestellt, weil davon auszugehen war, dass die Aufbauten zu gut einsehbar und das Risiko für Diebstahl und Vandalismus damit zu groß wäre. Für die Ausrichtung der Kameras wurden zunächst markante Punkte ausgemacht, die auf Aktivität durch größere Wirbeltiere hinwiesen. Dazu zählten unter anderem Tierpfade, Schlaflager und Kots Spuren. Waren keine solchen Hinweise vorhanden, wurde die Kamera auf auffällige Objekte ausgerichtet, zum Beispiel auf Baumstümpfe, umgefallene Bäume oder eine möglichst offene Fläche, um einen großen Bereich überblicken zu können.

Ergebnisse

Freilandexperiment Thüringen

Allgemein

Während der gesamten Fangperiode von 2017-2019 wurden 4.202 Kleinsäuger gefangen. Diese teilten sich relativ gleichmäßig auf die beiden Habitate auf. Es wurden 1.993 Kleinsäuger im Grünland und 2.209 Kleinsäuger im Wald gefangen. Im Untersuchungszeitraum gab es 2 Perioden mit hohen bis sehr hohen Abundanzen (2017, 2019), wohingegen 2018 durch sehr niedrige Abundanzen gekennzeichnet war. Saisonal gab es in allen drei Jahren eine Zunahme der Fänge vom Frühjahr zum Herbst, wobei die Zunahme vom Sommer zum Herbst kleiner ausfiel als die Zunahme vom Frühjahr zum Sommer. Auffällig war ebenfalls die fast gleichbleibenden Abundanzen im Winter 2018/2019 im Vergleich zur starken Abnahme der Abundanzen im Winter 2017/2018. Beide Habitate zeigten einen sehr synchronen Verlauf der Abundanzen im gesamten Untersuchungszeitraum.

Es wurden insgesamt 4.105 Kleinsäuger auf *Leptospira* spp. untersucht. Die zur Gesamtanzahl der gefangenen Tiere fehlenden Individuen sind dadurch begründet, dass nicht von allen Tieren, aufgrund ihres Zustandes, Nieren entnommen werden konnten. Insgesamt konnten in dieser Studie 14 Arten von Kleinsäufern gefangen werden, wobei es sich um neun Nagetierarten und fünf Arten von Spitzmäusen handelte. Auf Artenebene zeigten die Feld- bzw. die Erdmaus die höchsten Prävalenzen im Jahr 2017 mit Prävalenzen über alle Flächen von >30%. Arten die hauptsächlich im Wald zu finden waren, zeigten deutlich geringere Prävalenzen von *Leptospira* spp. auf. In den Jahren 2018 und 2019 zeigten alle Arten deutlich reduzierte Prävalenzen, obwohl im Jahr 2019 die Anzahl der gefangenen bzw. getesteten Tiere deutlich höher war im Vergleich zu 2018.

Es wurden 2.484 Tiere des Genus *Microtus* auf TULV untersucht, wobei nur in der Feldmaus das Virus entdeckt werden konnte. Über alle Flächen gemittelt waren die Prävalenzen mit ca. 13% deutlich geringer im Vergleich zu *Leptospira* spp. Beim TULV konnten die Prävalenzen in 2019, nach einer Verringerung in 2018, wieder das Niveau von 2017 erreichen. Die Schwankungen zwischen den Jahren waren also insgesamt deutlich geringer im Vergleich zu *Leptospira* spp.

Individuenebene

Der Einfluss demographischer Faktoren auf das individuelle Infektionsrisiko mit *Leptospira* spp. unterschied sich gravierend zwischen Grünland und den Waldhabitaten. Mit zunehmendem Alter (basierend auf dem Körpergewicht) der Tiere wurde ein Nachweis von *Leptospira* spp.

immer wahrscheinlicher. Das Geschlecht per se hatte keinen Einfluss auf die Infektionswahrscheinlichkeit. Nur in Interaktion mit dem Reproduktionsstatus spielte das Geschlecht eine Rolle. Dies bedeutet, dass reproduktive Männchen und reproduktive Weibchen eine unterschiedliche Infektionswahrscheinlichkeit hatten. Für Arten, die vornehmlich im Wald vorkommen (Rötelmaus, *Apodemus* spp.) gab es keinen statistisch signifikanten Zusammenhang zwischen individuellen demographischen Faktoren und dem Infektionsrisiko.

Populationsebene

Diese Beobachtung erhärtete sich auf Ebene der Populationen. Für Grünlandhabitate konnte für beide Pathogene bei der Feldmaus ein Verdünnungseffekt in Bezug auf die Pathogenprävalenz nachgewiesen werden. Obwohl der analysierte Datensatz für *Leptospira* spp. aufgrund der zeitlichen Begrenzung der beobachteten Prävalenzen kürzer war, konnte bei beiden Pathogenen ein negativer Zusammenhang zwischen Biodiversität und Prävalenz beobachtet werden. Bei zunehmender Diversität an Kleinsäugetieren nahm also die Prävalenz von TULV und *Leptospira* spp. in der Feldmaus ab. Eine zentrale Frage hierbei war, ob es sich um einen Effekt der Biodiversität per se handelte oder ob es sich, auf mechanistischer Ebene, auf die Präsenz bestimmter Arten zurückführen ließ. Für TULV konnten wir zeigen, dass die Abundanz von Waldspitzmäusen negativ mit der Prävalenz von TULV in Feldmäusen zusammenhing.

In Waldhabitaten verhielt sich *Leptospira* spp. entgegengesetzt zu Grünlandflächen. Mit zunehmender Biodiversität nahm die Prävalenz von *Leptospira* spp. in der Kleinsäugetiergesellschaft zu. Der auslösende Faktor war dabei die Dominanz von *Apodemus*-Arten. Je dominanter *Apodemus* spp. in einer Gemeinschaft wurde, desto höher war die Prävalenz für *Leptospira* spp. Dies lässt darauf schließen, dass *Apodemus*-Arten kompetentere Wirte für *Leptospira* spp. sind im Vergleich zu beispielsweise Rötelmäusen.

Landschaftsebene

Auf dieser Ebene wurden zwei unterschiedliche Analysen durchgeführt. Als erstes wurde ein habitatspezifisches, *Leptospira* spp.-GLMM Modell generiert, um den Faktor „Distanz zum nächsten Wasserkörper“ (gemessen im Zentrum des Fanggrids) zu analysieren. Dieser Faktor stellte einen Näherungswert für die Gebietsfeuchte dar. Für das Grünland wurde ein klarer Zusammenhang zwischen der Distanz der Fläche zum nächsten Wasserkörper und der Prävalenz von *Leptospira* spp. der jeweiligen Feldmaus-Population gefunden. Flächen, die sich näher an einer Wasserquelle befanden, wiesen auch höhere *Leptospira* spp. Prävalenzen auf. Dies war nur im Grünland der Fall und konnte nicht für den Wald bestätigt werden.

Die gewählte Generierung der anderen Landschaftsparameter aus dem CORINE Landnutzungsdatensatz (4 Landnutzungstypen, 4 Puffer) resultierte in einem globalen Modell mit 16 Parametern. Aufgrund von starker Multikollinearität zwischen den Faktoren sowie den einzelnen Pufferzonen wurde ein Selektionsprozess etabliert. Da alle betrachteten Pathogene eine direkte positive Dichteabhängigkeit zeigten, wurden in einem Modell die Feldmausabundanzen im Grünland als Zielvariable gewählt und im anderen Modell die Gesamtabundanz aller Kleinsäugetiere im Wald. Mit zunehmender Urbanisierung (Siedlung, Industrie) in unmittelbarer Nähe der Untersuchungsfläche (500m) nahm auch die Abundanz der Feldmaus ab. Weiterhin waren die Bedeckung von Ackerland im Umkreis von 2.000m positiv und der Anteil von Grünland im Umkreis von 5.000m negativ mit der Feldmausabundanz assoziiert. In unmittelbarer Umgebung von Wäldern hatte das Grünland einen negativen und das Ackerland einen positiven (in 2.000m negativen) Einfluss auf die Gesamtabundanz aller

Kleinsäuger. In 1.000m Umgebung war eine steigende Urbanisierung für die Gesamtabundanz der Kleinsäuger in Wäldern eher förderlich.

Zeitserien Rattenmeldungen und Rötelmausabundanzen

Die Auswertung der Zeitserien ergab, dass die jährlichen Wachstumsraten von Rattenmeldung über große Distanzen positiv miteinander korrelierten. Über eine Entfernung von über 500km war der Korrelationskoeffizient im Mittel 0,34. Auch die langfristigen Dynamiken der Rötelmäuse waren positiv über lange Distanzen miteinander korreliert. Im Unterschied zu den Rattenmeldungen schienen hier näher beieinander liegende Flächen stärker miteinander korreliert zu sein als weiter auseinander liegende Flächen. Dies wurde durch den Abfall des mittleren Korrelationskoeffizienten verdeutlicht, der sich ab ca. 100km Entfernung von >0,5 auf ca. 0,25 stabilisierte. Der Abfall ab ca. 350km Distanz ist wiederum durch eine sporadische Datenverfügbarkeit in diesem Entfernungsbereich zu erklären.

Um Datensätze von urbanen Ratten und Waldnagern vergleichend zu analysieren, wurden die kombinierten, mittleren Wachstumsraten von Rattenmeldungen aus dem urbanen Raum von Berlin und Hamburg und die Wachstumsraten von Rötelmauspopulationen aus dem Forst in Niedersachsen einbezogen, da hier die Datengrundlage durchgängig war. Daten über 18 Jahre zeigten eine signifikant positive Korrelation zwischen den Wachstumsraten von deutschen urbanen Zentren mit dem Forstmonitoring aus Niedersachsen.

Schlussfolgerungen

In der vorliegenden Studie präsentieren wir neue Erkenntnisse zur Dynamik von Pathogenen in Abhängigkeit von räumlichen und zeitlichen Fluktuationen in Nagetier-Wirtspopulationen, Landschaftsparametern sowie kurz- und langfristigen Klimaphänomenen. Auf allen Ebenen wurden Unterschiede in der Epidemiologie zwischen den beiden Pathogenen aber auch Unterschiede innerhalb von *Leptospira* spp. zwischen den Habitaten deutlich.

Das Alter ist ein häufiger Parameter assoziiert mit gesteigertem Infektionsrisiko, da ältere Individuen bei persistierenden (bleibenden) Infektionen eine höhere Wahrscheinlichkeit haben, sich in ihrer bisherigen, längeren Lebenszeit angesteckt zu haben. Männchen haben in Kleinsäugerpopulationen generell größere Aktionsradien und während der Reproduktionszeit auch häufiger aggressive Interaktionen mit Artgenossen. Beides kann die Infektionswahrscheinlichkeit erhöhen. Im Wald war keiner dieser Faktoren mit einer Erhöhung der *Leptospira* spp. Infektionen assoziiert. Es scheint also neben Unterschieden zwischen den Pathogenen auch innerhalb einzelner Pathogene (*Leptospira* spp.) habitatspezifische Dynamiken zu geben. Diese Beobachtung erhärtete sich auf Ebene der Populationen.

Für TULV konnten wir zeigen, dass die Abundanz von Waldspitzmäusen negativ mit der Prävalenz von TULV in Feldmäusen zusammenhing. Hier kann spekuliert werden, dass Spitzmäuse durch interspezifische Interaktionen die Transmission des speziesspezifischen TULV beeinflussen, möglicherweise durch die Minderung der Kontaktraten zwischen den Feldmäusen. Dies ist schon für das Puumala Orthohantavirus (PUUV) nachgewiesen worden. Die Autoren konnten zeigen, dass eine erhöhte Abundanz der Waldspitzmaus die Prävalenz des PUUV in der Rötelmaus reduziert. Obwohl es unwahrscheinlich ist, dass eine direkte Regulierung der adulten Wühlmausdichten vorliegt, kann die Waldspitzmaus als potentieller Nesträuber gesehen werden. Dies kann dazu führen das Verhalten der Wirtstiere dahingehend zu verändern, dass sie ihren Aktionsraum reduzieren, um den Nachwuchs besser zu schützen. So könnten Interaktionen und damit auch die Übertragung des Virus minimiert werden.

Dies ist die erste Studie die habitatspezifischen Dynamiken von zwei unterschiedlichen Pathogenen zeigen kann. Eine mögliche Erklärung liegt in den Eigenschaften dieser Pathogene begründet. In dieser Studie konnte gezeigt werden, dass in der Feldmaus nur eine *Leptospira*-Spezies (*L. kirschneri*) vorkommt, was von vorangegangenen Studien bestätigt wird. Dies führte scheinbar dazu, dass die Übertragungswege von *L. kirschneri* eher denen eines speziesspezifischen Pathogens ähnelten als einem ubiquitären, wie ursprünglich angenommen. Im Wald hingegen wiesen die dort vorkommenden Arten mehrere *Leptospira*-Arten auf. Hier schien unsere ursprüngliche Hypothese zuzutreffen und eine erhöhte Artenvielfalt resultierte in einer Amplifikation ubiquitärer Pathogene. Aber auch hier erlaubten die Projektergebnisse tiefergehende Analysen. Danach schien nicht die Biodiversität der zentrale Treiber zu sein, sondern eher das Verhältnis von kompetenten Arten (*Apodemus* spp.) zu weniger kompetenten Arten (Rötelmaus).

Spezifische landschaftliche Gegebenheiten können die räumliche Ausbreitung eines Pathogens stark beeinflussen. Der wichtigste Faktor der in dieser Studie identifiziert werden konnte, war die Gebietsfeuchte, die hier durch die Entfernung zum nächsten Gewässer näherungsweise bestimmt wurde. Für *Leptospira* spp. im Grünland war die Gebietsfeuchte der entscheidende Parameter für die regionale räumliche Verteilung von hohen Prävalenzen in Feldmäusen. Gewässernähe schien eine essentielle Voraussetzung für das Vorhandensein von hohen Prävalenzen zu sein. Interessanterweise war dieser starke Zusammenhang am Waldrand in direkter Nähe zu den gepaarten Grünland Fanggrids nicht zu sehen. Dies könnte damit erklärt werden, dass die grundlegenden *Leptospira*-Dynamiken sich zwischen den Habitaten unterscheiden. Ein weiterer Faktor könnte sein, dass die Feuchtigkeit in Waldnähe unabhängig von der Gewässernähe ist und dieser Faktor somit keine Verbindung zur *Leptospira* spp. Prävalenz im Wald hatte.

Diese Studie konnte etablieren, dass die Gebietsfeuchte für *Leptospira* spp. der entscheidende Faktor für die regionale Verbreitung zu sein schien. Diese Eigenschaft stellte durch die Dürre ab 2018 für *Leptospira* spp. einen Flaschenhals dar, bei dem das Pathogen fast vollkommen aus den Kleinsäugergemeinschaften verschwand. Diese Deutung wird dadurch verstärkt, dass das Pathogen auch bei höheren Wirtsabundanz nur sehr spärlich nachgewiesen werden konnte. Im Gegensatz hierzu war das spezies-spezifische TULV deutlich enger an die Wirtsabundanz gebunden und konnte trotz anhaltender Dürre 2019 der zunehmenden Wirtsabundanz folgen. Die fundamental unterschiedlichen Eigenschaften lassen den Schluss zu, dass *Leptospira* spp. trotz des Potentials zu deutlich höheren Prävalenzen im Vergleich zu TULV, vermutlich viel größeren klimabedingten Schwankungen unterliegt. Dadurch lässt sich ebenfalls eine viel schwierigere Prognose von humanen Fällen ableiten als dies bei Orthohantaviren der Fall zu sein scheint. Obwohl diese Studie nur zwei exemplarische Pathogene betrachtet hat, sollte für zukünftige Arbeiten gelten, dass eher Pathogensgesellschaften mit ähnlichen Eigenschaften gruppiert werden, um Vorhersagen zu optimieren.

Diese Studie ist der erste Nachweis von großräumiger Synchronisation in jährlichen relativen Schwankungen in Rattenmeldungen. Diese Synchronisation tritt über mindestens 500km auf. Trotz unterschiedlicher Datenquellen, Meldesysteme und räumlicher Aggregation ist dieser Trend signifikant und stabil. Eine solche Synchronisation räumlich getrennter Populationen kann nur durch vergleichbare Umweltbedingungen geschehen und über solch eine Entfernung im urbanen Raum sollte dies laut ökologischer Theorie „bottom-up“ klimagetrieben sein.

Final konnte gezeigt werden, dass Rattenmeldungen und Rötelmausabundanz untereinander zeitlich korrelieren, so dass eine Zunahme der Rötelmausabundanz in einem Jahr meist mit einer Zunahme der Rattenmeldungen einhergeht. Aus diesen Zusammenhängen können wir ableiten, dass jährliche Schwankungen in Rattenmeldungen (nicht die jährliche Amplitude),

jedenfalls zum Teil, klimagetrieben sind und einem ähnlichen Zyklus wie die Rötelmausabundanzen folgen. Wie diese Zyklen auf zukünftige Änderungen im Klima regieren, kann nur spekuliert werden. Allerdings machen die hier gezeigten Zusammenhänge auch Synergien mit bestehenden Prognoseansätzen für die Rötelmausdynamik möglich. So könnten solche „Rattenjahre“ und assoziierte Probleme im Gesundheits- und Pflanzenschutz potentiell vorhergesagt werden.

Summary

Introduction

Rodents are important reservoirs for the transmission of pathogens to humans, domestic animals and livestock. Such infectious diseases include, for example, hantavirus diseases and leptospirosis. Climate or expected effects of climate change (e.g. rising mean annual temperatures, more frequent weather extremes) could cause changes in rodent population dynamics and changes in the infestation of populations with pathogens directly, but also indirectly via land-use and biodiversity. The complex interplay of these factors can significantly influence the risk of human infections with rodent-borne pathogens.

The diversity of zoonotic pathogens in rodents has major implications for human health. For example, high population densities (outbreaks) in many species have often been associated with infections of humans with orthohantaviruses or leptospires. Currently, considerable efforts are being made to understand the underlying mechanisms of pathogen maintenance and transmission in rodent populations, with the ultimate goal of providing data for improving health management. The need to improve our understanding of how host ecology controls pathogen dynamics has given rise to a new field of ecological research termed 'disease ecology'. Often highly interdisciplinary, it combines classical approaches to population and community ecology with epidemiological methods.

Despite the overall improvement in health care over the last century, the global spread of disease has increased dramatically in recent decades. Many factors have been cited for this phenomenon (including globalised travel and trade), but the dominant factor appears to be loss of biodiversity through habitat degradation. Meta-analyses show that in >55% of studies, anthropogenic changes were followed by an increase in pathogen transmission.

Increasing attention is being paid to the role of biodiversity in regulating disease transmission. For example, the presence of non-host species can reduce the contact rates of the main reservoir species (i.e. the hosts most competent to transmit a pathogen) and thus reduce the risk of transmission. The general process is not a new concept. It was first noted in the 1950s that plant monocultures are more susceptible to the spread of disease than diverse crops. For zoonoses, this phenomenon was published as the dilution effect (DE) hypothesis. Although abiotic factors (i.e. climate) and biotic factors (host density, individual demographics or community structures) are known to be critical components of disease transmission, it has been suggested that the DE should reflect all net processes leading to reduced host infection incidence.

Single pathogen/host systems have been intensively studied with regard to hantaviruses. In these systems, host density is the main driver of virus prevalence, and the addition of a non-competent host increases heterospecific encounters and thus reduces prevalence in host species. For pathogens with multiple host species, variable host competence for a given pathogen is a key aspect of transmission within a rodent community. Competent hosts can enable the spread and maintenance of a pathogen within a community (amplification) and are more likely to act as a reservoir. Hosts with lower competence are likely to contribute to a dilution effect. If the most

competent host is already part of the native community, the addition of more species will lead to a DE, while the introduction of a competent host into a community of less competent species will lead to an amplification of disease transmission.

There is evidence that land use can influence rodent population density because habitat availability can have an impact on population dynamics. The common vole (*Microtus arvalis*) is adapted to an open and continuous agricultural landscape. Low habitat diversity and a high proportion of agricultural production seem to favour high densities, although other studies show that high habitat fragmentation facilitates dispersal movements. In agriculturally dominated areas, there is an additional close link between land use and climate variables. For example, mild winters can improve food availability in spring for the common vole and thus lead to an early start of the reproductive period.

The transmission of pathogens from rodents to humans is highly dependent on the distribution, density and pathogen infestation of the rodent population. Population size is highly dynamic and subject to seasonal and perennial fluctuations. Such cycles result from a complex interplay of density-dependent factors (predators, diseases) and density-independent environmental factors. Large-scale climatic changes as well as local weather events can influence rodent abundance dynamics through various direct or indirect mechanisms. Short-term extreme precipitation or drought events can destroy local populations or induce individuals migrating to neighbouring areas. Longer-term large-scale weather conditions with closed snowpacks in winter provide additional protection against predators. Indirect effects of climatic conditions occur when, for example, vegetation development, and thus forage supply (quality and quantity; e.g. in mast years) and mating opportunities, are altered.

Spatial synchrony in population dynamics is a combination of density-dependent and density-independent factors. Synchrony is defined as the positive correlation of population dynamics at different locations and is a common feature of natural animal populations. Three main mechanisms that often interact could facilitate spatial synchrony. First, trophic interactions through similar predation pressure experienced by spatially separated populations. Second, density-dependent dispersal may phase-lock populations in a meta-population structure, with coupling decreasing with increasing distance from the source population. Third, spatially correlated environmental parameters (e.g. weather) can influence the growth rates of spatially isolated populations and allow for synchronous fluctuations: Moran effect. This effect occurs in spatially separated populations where dispersal is excluded. For spatial synchrony in field/forest rodents, all these mechanisms have been the focus of various studies.

Project objectives

The research project described here aimed to investigate the influence of different factors on the dynamics of zoonoses and associated host animals. For this purpose, field experiments were carried out to investigate small-scale dynamics at the regional level. Furthermore, time series analyses were used to characterise long-term dynamics of disease-transmitting rodents at the national level. Specifically, the objectives were to:

- ▶ empirically investigate the effect of biodiversity on the occurrence of zoonotic pathogens (field experiment Thuringia)
- ▶ to estimate the effect of climate and land-use effects on population dynamics (field experiment Thuringia)
- ▶ To compile a database for the investigation of climate and land-use effects on commensal rodent species and forest/field rodents.

- To analyse long-term dynamics of disease-transmitting rodents.

Material and methods

Field experiment Thuringia

Rodent trapping was carried out in north-western Thuringia along the north-western edge of the Thuringian Basin. The Thuringian Basin is a landscape that extends over a large part of Thuringia. The border of the trapping area was the Hainich, Dünwald and Hainleiten mountain ranges to the West and North. The mountain ranges ensure low precipitation in the Thuringian basin and high precipitation outside the basin. The town of Mühlhausen/Thuringia is centrally located in the catchment area.

Forest and field rodent trapping was carried out at 21 different sites, each with grassland close to a forest. On each plot, 36 snap traps were placed in the grassland and 36 snap traps in the ecotone between grassland and forest (subsequently called "forest"). This design was chosen to trap a mostly species-poor habitat in the grassland and a species-rich habitat in the forest edge.

Long-term dynamics of disease-transmitting small mammals

To characterise the spatial synchronisation of commensal rat and wild rodent populations, time series of rodent presence were compiled in this section. For Norway rats, they originated from the entire national territory of Denmark as well as from the German federal states of Hamburg and Berlin. By far the largest data set came from Denmark from the years 2007-2019. The data came from the state reporting system, which lists the number of confirmed reports per year for all municipalities. In total, there were 99 municipalities with a total number of 2,139,138 reports. These data contained important additional information, such as the control effort (as €/inhabitant) or the control location (surface or sewage system). In the City of Hamburg, we were given access to rat reports from the State Office for Infection Control. The dataset spanned from 2007-2018 and included a total of approximately 18,000 reports. Each report was confirmed by a review of the State Office and only such reports were included in the further analysis. Each confirmed report was georeferenced and assigned to one of Hamburg's districts. In Berlin, the rat reports were provided by the State Office for Health and Social Affairs (LaGeSo). Here, too, the reports were confirmed, but only at district level.

The data on bank voles were available from the rodent monitoring of the forestry offices of the federal states. The basis for the data was laid in already completed UBA projects (e.g. FKZ 371348401) and significantly expanded here. The aim was to obtain a time period that overlapped as much as possible with rat data. Therefore, the focus was placed on more recent data from 2000 onwards. A total of 7,295 individual data from 9 federal states could be collected. These were georeferenced and then summarised again at county level. This allowed for a comparative analysis to rat reports as this was the smallest common reporting level of all datasets.

Large mammals

Terrestrial vertebrate activity was determined for each of the plots using two wildlife cameras. Two cameras per site were placed within or near the forest trapping grid. No cameras were set up for the grassland grid because it was assumed that the setups would be too visible and the risk of theft and vandalism would thus be too high. For the orientation of the cameras, distinctive points were first identified that indicated activity by larger vertebrates. These included animal trails, roosting sites and faeces. If there were no such indications, the camera was pointed at conspicuous objects, for example tree stumps, fallen trees or an area that was as open as possible so that a large area could be surveyed.

Results

Outdoor Experiment Thuringia

General

During the entire trapping period from 2017-2019, 4,202 small mammals were caught. These were divided relatively evenly between the two habitats. There were 1,993 small mammals trapped in grassland and 2,209 small mammals trapped at the forest edge. During the study period, there were two periods of high to very high abundance (2017, 2019), whereas 2018 was characterised by very low abundance. Seasonally, there was an increase in catches from spring to autumn in all three years, whereby the increase from summer to autumn was smaller than the increase from spring to summer. Also striking was the almost constant abundance in winter 2018/2019 compared to the strong decrease in abundance in winter 2017/ 2018. Both habitats showed a very synchronous trend in abundance throughout the study period.

A total of 4,105 small mammals were sampled for *Leptospira* spp. The individuals missing from the total number of animals captured were due to the fact that kidneys samples could not be taken from all animals due to their condition. A total of 14 species of small mammals were caught in this study, nine of which were rodent species and five species of shrews. At the species level, the field vole and the European vole showed the highest prevalences in 2017, with prevalences across all plots of >30%. Species that were mainly found in the forest showed significantly lower prevalences of *Leptospira* spp. In 2018 and 2019, all species showed significantly reduced prevalences, although in 2019 the number of animals captured or tested was significantly higher compared to 2018.

There were 2,484 animals of the genus *Microtus* tested for TULV, which was only detected in the common vole. Averaged over all plots, prevalences were significantly lower at around 13% compared to *Leptospira* spp. For TULV, prevalences in 2019 returned to 2017 levels after a reduction in 2018. The overall fluctuations between the years were therefore significantly lower compared to *Leptospira* spp.

Individual level

The influence of demographic factors on the individual risk of infection with *Leptospira* spp. differed between grassland and forest habitats. As the age of the animals increased, detection of *Leptospira* spp. became more likely. Sex per se had no influence on the probability of infection. Only in interaction with reproductive status did sex play a role. This means that reproductive males and reproductive females have a different probability of infection. For species that occur primarily in forests (bank vole, *Apodemus* spp.), there was no statistically significant correlation between individual demographic factors and the risk of infection.

Population level

This observation was confirmed at the population level. For grassland habitats, a dilution effect could be demonstrated for both pathogens in the common vole in terms of pathogen prevalence. Although the analysed dataset for *Leptospira* spp. was shorter due to the temporal limitation of the observed prevalences, a negative correlation between biodiversity and prevalence could be observed for both pathogens. Thus, with increasing diversity of small mammals, the prevalence of TULV and *Leptospira* spp. decreased in the common vole. A key question here is whether this was an effect of biodiversity per se or whether it can be attributed on a mechanistic level to the presence of certain species. For TULV, we could show that the abundance of common shrews was negatively related to the prevalence of TULV in common voles.

In forest habitats, *Leptospira* spp. behaved in the opposite way compared to grassland habitats. With increasing biodiversity, the prevalence of *Leptospira* spp. increased in the small mammal community. The triggering factor here was the dominance of *Apodemus* species. The more dominant *Apodemus* spp. became in a community, the higher the prevalence for *Leptospira* spp. This suggests that *Apodemus* species are more competent hosts for *Leptospira* spp. compared to, for example, bank voles.

Landscape level

Two different analyses were conducted at this level. First, a habitat-specific, *Leptospira* spp. GLMM model was generated to analyse the "distance to nearest water body" factor (measured at the centre of the capture grid). This factor provided an approximation of the site moisture. For grassland, a clear relationship was found between the distance of the area to the nearest water body and the prevalence of *Leptospira* spp. of the respective field vole population. Areas that were closer to a water source also had higher *Leptospira* spp. prevalences. This was only the case in grassland and could not be confirmed for forest.

Landscape parameters from the CORINE land use dataset (4 land-use types, 4 buffers) resulted in a global model with 16 parameters. Due to strong multicollinearity between the factors and the individual buffer zones, a selection process was established.

Since all pathogens considered showed a direct positive density dependence, common vole abundance in grassland was chosen as the target variable in one model and total abundance of all small mammals in forests in the other model. With increasing urbanisation (settlement, industry) in the immediate vicinity of the study area (500m), the abundance of the field vole also decreased. Furthermore, the cover of arable land within a radius of 2,000m was positively associated with common vole abundance and the proportion of grassland within a radius of 5,000m was negatively associated with common vole abundance. In the immediate vicinity of forests, grassland had a negative and cropland a positive (negative at 2,000m) influence on the total abundance of all small mammals. At 1,000m, increasing urbanisation was more beneficial for the total abundance of small mammals in forests.

Time series of rat reports and red-backed vole abundances

The analysis of the time series showed that the annual growth rates of rat notifications over long distances were positively correlated. Over a distance of more than 500km, the correlation coefficient was on average 0.34. The long-term dynamics of the bank voles were also positively correlated over long distances. In contrast to the rat notifications, areas closer together seemed to be more strongly correlated than areas further apart. This was illustrated by the drop in the mean correlation coefficient, which stabilised from >0.5 to approximately 0.25 from a distance of approximately 100km. The decrease from a distance of about 350km can again be explained by sporadic data availability in this distance range.

In order to analyse data sets of urban and forest rodents comparatively, the combined mean growth rates of rat reports from the urban areas of Berlin and Hamburg and the growth rates of bank vole populations from the forest in Lower Saxony were included. Data over 18 years showed a significant positive correlation between growth rates of rodents dynamics from German urban centres and forest monitoring from Lower Saxony.

Conclusions

In this study, we present new insights into the dynamics of pathogens as a function of spatial and temporal fluctuations in rodent host populations, landscape parameters and short- and long-term climatic phenomena. At all levels, differences in epidemiology between the two pathogens but also differences within *Leptospira* spp. between habitats became evident.

Age is a common parameter associated with increased risk of infection, as older individuals are more likely to have been infected in their previous, longer lifetimes if persistent infections occur. Males in small mammal populations generally have larger action radii and also more frequent aggressive interactions with conspecifics during the reproductive period. Both can increase the probability of infection. In the forest, none of these factors was associated with an increase in *Leptospira* spp. infections. Thus, in addition to differences between pathogens, there appears to be habitat-specific dynamics within individual pathogens (*Leptospira* spp.). This observation was confirmed at the population level.

For TULV, we could show that the abundance of forest shrews was negatively related to the prevalence of TULV in common voles. Here, it can be speculated that shrews influence the transmission of species-specific TULV through interspecific interactions, possibly by reducing contact rates between common voles. This has already been demonstrated for PUUV. Although it is unlikely that there is a direct regulation of adult vole densities, the wood shrew can be seen as a potential nest predator. This may lead to a change in the behaviour of the host animals to reduce their action area in order to better protect the offspring. This could minimise interactions and thus also the transmission of the virus.

This is the first study to show habitat-specific dynamics of two different pathogens. One possible explanation lies in the characteristics of these pathogens. In this study, it was shown that only one *Leptospira* species (*L. kirschneri*) is present in the common vole, which is confirmed by previous studies. This apparently led to the fact that the transmission routes of *L. kirschneri* resembled those of a species-specific pathogen rather than a ubiquitous one, as originally assumed. In the forest, species had several *Leptospira* species. Here, our original hypothesis seemed to hold and increased species diversity resulted in amplification of ubiquitous pathogens. But here, too, the results presented allowed for more in-depth analyses. According to these, biodiversity did not seem to be the central driver, but rather the proportion of competent species (*Apodemus* spp.) to less competent species (bank vole).

Specific landscape conditions can strongly influence the spatial spread of a pathogen. The most important factor identified in this study was site moisture, which was approximated here by the distance to the nearest water body. For *Leptospira* spp. in grassland, site moisture was the decisive parameter for the spatial distribution of high prevalences in common voles. Water proximity seemed to be an essential condition for the presence of high prevalences. Interestingly, this strong correlation was not seen in forests in direct proximity to the paired grassland trapping grids. This could be explained by the fact that the basic *Leptospira* spp. dynamics differ between habitats. Another factor could be that moisture near forests is independent of water proximity and thus this factor had no association with *Leptospira* spp. prevalence in forests.

This study was able to establish that site moisture seemed to be the decisive factor for the regional distribution for *Leptospira* spp. This characteristic likely represented a bottleneck for *Leptospira* spp. due to the drought from 2018 onwards, where the pathogen almost completely disappeared from small mammal communities. This interpretation is reinforced by the fact that the pathogen was only very sparsely detected even at higher host abundances. In contrast, the species-specific TULV was much more closely tied to host abundance and was able to follow increasing host abundance despite persistent drought in 2019. The fundamentally different characteristics suggest that *Leptospira* spp., despite the potential for much higher amplitudes compared to TULV, is likely to be subject to much greater climate-induced variability. This also makes it much more difficult to predict human cases than for orthohantaviruses. Although this study only looked at two exemplary pathogens, future work should consider grouping pathogen communities with similar characteristics to optimise predictions.

This study is the first demonstration of large-scale synchronisation in annual relative variation in rat notifications. This synchronisation occurs over at least 500km. Despite different data sources, reporting systems and spatial aggregation, this trend is significant and stable. Such synchronisation of spatially separated populations can only occur through comparable environmental conditions, and over such a spatial distance in urban areas this is likely "bottom-up" climate-driven according to ecological theory.

Finally, it was shown that rat notifications and bank vole abundances correlate with each other in time, so that an increase in bank vole abundances in a year is often accompanied by an increase in rat notifications. From these correlations, we can infer that annual fluctuations in rat abundances (not annual amplitude) are, at least in part, climate-driven and follow a cycle similar to bank vole abundances. How these cycles respond to future changes in climate can only be speculated. However, the relationships shown here also make synergies with existing forecasting approaches for bank vole dynamics possible. Thus, such "rat years" and associated problems in health and plant protection could potentially be predicted.

1 Einleitung

1.1 Hintergrund

Nagetiere sind wichtige Reservoirs für die Übertragung von Krankheitserregern auf Mensch, Haus- und Nutztiere. Zu solchen Infektionskrankheiten gehören beispielsweise Hantavirusserkrankungen oder auch Leptospirose. Das Klima bzw. zu erwartende Effekte des Klimawandels (z.B. steigende Jahresmitteltemperaturen, häufigere Wetterextreme) könnten direkt, aber auch indirekt über Landnutzung und Biodiversität Veränderungen der Nagetier-Populationsdynamik und der Veränderung der Durchseuchung von Populationen mit Pathogenen hervorrufen. Das komplexe Zusammenspiel dieser Faktoren kann das Risiko für Humaninfektionen mit Nagetier-übertragenen Pathogenen erheblich beeinflussen.

Viele Nagetierarten sind Schlüsselemente in Agrarlandschaften rund um den Globus. Ihr Reproduktionspotenzial und ihre flexiblen Sozialsysteme ermöglichen eruptive Populationsschwankungen von hoher Amplitude. Diese sind ein wesentlicher Bestandteil der Populationsdynamik von Nagetieren, führen aber auch zu einem vielfältigen Einfluss auf die Ökosystemleistungen. Nagetiere sind ein integraler Bestandteil der terrestrischen Nahrungsnetze und regulieren verschiedene Raubtierarten durch trophische Prozesse, also die zunehmende Verfügbarkeit von Beutetieren (Hanski et al., 1991). Grabende Kleinsäuger können als Ökosystemingenieure die Bodenstruktur und die Nährstoffflüsse signifikant verändern (Platt et al., 2016) und in ihren Tunnelsystemen Lebensraumstrukturen für andere Tiere schaffen. Als Samenverbreiter prägen sie die Pflanzenrekutierung in vielen Habitaten (Garcia et al., 2005; Bricker et al., 2010).

Trotz dieser Schlüsselbeiträge gibt es eine weit verbreitete Dialektik in der Wahrnehmung von Nagetieren sowohl in der Öffentlichkeit als auch in der wissenschaftlichen Literatur. Es handelt sich um die vielfältigste und am häufigsten vorkommende Säugetierordnung, und mehrjährige, hohe Dichteschwankungen weit verbreiteter, generalistischer Arten wie der Feldmaus (*Microtus arvalis*) können zu hohen Schäden an Nutzpflanzen und erheblichen finanziellen Verlusten in der Landwirtschaft führen (Jacob & Tkadlec, 2010). In vielen Teilen der Welt gelten Nagetiere immer noch als Konkurrenten um Nahrung durch Schäden vor und nach der Ernte in der Nahrungsmittelproduktion (Stenseth et al., 2003).

1.2 Nagetierübertragene Krankheiten – Biodiversität, Landnutzung, Klima

Von großer Relevanz für dieses Projekt ist die Vielfalt der zoonotischen Erreger, die in Nagetieren vorhanden sind (Meerburg et al., 2009) und ihre Bedeutung für die menschliche Gesundheit. Beispielsweise wurden hohe Populationsdichten (Ausbrüche) bei vielen Arten häufig mit Infektionen des Menschen mit Orthohantaviren (Reil et al., 2017) oder Leptospiren (Derne et al., 2011) in Verbindung gebracht. Gegenwärtig werden beträchtliche Anstrengungen unternommen, um die zugrundeliegenden Mechanismen der Aufrechterhaltung und Übertragung von Krankheitserregern in Nagetierpopulationen zu verstehen, mit dem letztendlichen Ziel, Daten für eine Verbesserung des Gesundheitsmanagements zu liefern. Die Notwendigkeit, unser Verständnis darüber zu verbessern, wie die Wirtsökologie die Pathogen-Dynamik steuert, hat ein neues ökologisches Forschungsgebiet hervorgebracht, das als "Krankheitsökologie" bezeichnet wird. Häufig in hohem Maße interdisziplinär, kombiniert es klassische Ansätze der Populationsökologie mit epidemiologischen Methoden.

1.2.1 Biodiversität

Der Rolle der Biodiversität bei der Regulierung der Krankheitsübertragung wird zunehmend Aufmerksamkeit geschenkt. Zum Beispiel kann das Vorhandensein von Nicht-Wirtsspezies die Kontaktraten der Hauptreservoirspezies (d.h. der Wirte, die am kompetentesten für die Übertragung eines Krankheitserregers sind) reduzieren und damit das Übertragungsrisiko verringern. Der allgemeine Prozess ist kein neues Konzept und wurde erstmals von Elton (1958) beschrieben, der feststellte, dass Pflanzenmonokulturen anfälliger für die Ausbreitung von Krankheiten sind als diverse Kulturen. Für Zoonosen wurde dieses Phänomen als Verdünnungseffekt-Hypothese (Dilution effect (DE)) veröffentlicht (Schmidt & Ostfeld, 2001). Obwohl abiotische Faktoren (d.h. Klima) und biotische Faktoren (Wirtsdichte, individuelle Demographie oder Gemeinschaftsstrukturen) als entscheidende Komponenten der Krankheitsübertragung bekannt sind (Fischer et al., 2018; Imholt et al., 2017; Reil et al., 2015), schlugen Keesing et al. (2006) vor, dass der DE alle Nettoprozesse widerspiegeln sollte, die zu einer verringerten Wirtsinfektionsinzidenz führen.

Bis heute gibt es eine lebhafte Debatte über die Allgemeingültigkeit des DE (Randolph & Dobson, 2012). Einige Studien postulieren, dass eine hohe Erreger- und Wirbeltierbiodiversität in tropischen Gegenden die Chancen für das Auftreten von Infektionskrankheiten erhöht (Dunn et al., 2010). Dem entgegen Jones et al. (2008), die in ihrer Studie die unterschiedliche geografischen Verteilung berücksichtigten, dass pro definiertem Gebiet die Chancen für neu auftretende Krankheiten in den gemäßigten Regionen der nördlichen und südlichen Hemisphäre am höchsten waren und nicht in den Tropen. Auch wenn die geographische Region ein wichtiger Faktor im Modell blieb, erklärte die menschliche Bevölkerungsdichte als Proxy für die Lebensraumverschlechterung >50% der Variation. Obwohl diese Debatte nach wie vor ungeklärt ist, zeigt sie, dass der Verlust der einheimischen Biodiversität durch Habitatveränderungen (unabhängig vom Standort) ein entscheidender Faktor für die Krankheitsdynamik ist.

Trotz der allgemeinen Verbesserung der Gesundheitsversorgung im letzten Jahrhundert hat die weltweite Ausbreitung von Krankheiten in den letzten Jahrzehnten dramatisch zugenommen (Jones et al., 2008). Viele Faktoren wurden für dieses Phänomen angeführt (u.a. globalisierter Reiseverkehr und Handel), aber der dominierende Faktor scheint der Verlust der Biodiversität durch Habitatdegradation zu sein (Keesing et al., 2010). Meta-Analysen zeigen, dass in >55% der Studien auf anthropogene Veränderungen eine Zunahme der Erregerübertragung folgte (Gottdenker et al., 2014). Auch Civitello et al. (2015) fanden robuste Belege für eine weite Verbreitung der DE und forderten eine Neuausrichtung der Debatte auf die zugrundeliegenden Mechanismen.

Systeme mit einem einzigen Erreger/einem einzigen Wirt sind im Hinblick auf Hantaviren intensiv untersucht worden. In diesen Systemen ist die Wirtsdichte der Haupttreiber der Virusprävalenz (Reil et al., 2017), und das Hinzufügen eines nicht-kompetenten Wirts erhöht die heterospezifischen Begegnungen und verringert somit die Prävalenz in den Wirtsarten. Bei Erregern mit mehreren Wirtsarten ist die variable Wirtskompetenz für einen bestimmten Erreger ein Schlüsselaspekt der Übertragung innerhalb einer Gemeinschaft von Nagetieren. Kompetente Wirte können die Ausbreitung und Aufrechterhaltung eines Pathogens innerhalb einer Gemeinschaft ermöglichen (Amplifikation) und fungieren mit größerer Wahrscheinlichkeit als Reservoir. Wirte mit geringerer Kompetenz tragen wahrscheinlich zu einem Verdünnungseffekt bei. Zum Beispiel zeigten Derne et al. (2011), dass die Einführung der Wanderratte (*Rattus norvegicus*) als kompetenter Wirt für *Leptospira* spp. auf die Pazifischen Inseln die Prävalenz von *Leptospira* spp. innerhalb der Wirbeltiergemeinschaft verstärkte und folglich zu einer Zunahme der Leptospirose-Fälle beim Menschen führte. Die Bedeutung der Veränderung der Gemeinschaft wird auch von Keesing et al. (2006) hervorgehoben. Wenn der

kompetenteste Wirt bereits Teil der einheimischen Gemeinschaft ist, führt das Hinzufügen weiterer Arten zu einem DE, während die Einführung eines kompetenten Wirts in eine Gemeinschaft weniger kompetenter Arten zu einer Verstärkung der Krankheitsübertragung führt.

1.2.2 Landnutzung

Es gibt Hinweise darauf, dass die Landnutzung die Populationsdichte und -größe von Nagetieren beeinflussen kann, weil die Habitatverfügbarkeit einen enormen Einfluss auf die Populationsdynamiken ausüben kann. Die Feldmaus ist an eine offene und zusammenhängende Agrarlandschaft adaptiert. Eine geringe Habitatdiversität sowie ein hoher Anteil an landwirtschaftlicher Produktion scheinen hohe Dichten zu begünstigen (Fischer et al., 2011), obwohl andere Studien zeigen, dass durch eine hohe Habitatfragmentierung Ausbreitungsbewegungen erleichtert werden (Krebs et al., 2007). In landwirtschaftlich geprägten Gebieten gibt es zusätzlich eine enge Verbindung zwischen Landnutzung und Klimavariablen (Clavero et al., 2011). Beispielsweise können milde Winter die Nahrungsverfügbarkeit im Frühjahr für die Feldmaus verbessern und damit zu einem frühen Start der Reproduktionsperiode führen.

Das Wachstum der menschlichen Bevölkerung und die steigende Nachfrage nach Nahrungsmitteln sind Treiber für Umweltveränderungen wie die Ausweitung und Intensivierung der Landwirtschaft. Das Eingreifen des Menschen in natürliche Ökosysteme wird mit dem Auftreten und der Ausbreitung vieler Krankheiten in Verbindung gebracht (Despommier et al., 2006) und schafft Möglichkeiten für erhöhte Kontaktraten von Wildtieren, Nutztieren, Haustieren und Menschen. Für die Borreliose konnte gezeigt werden, dass Habitatfragmentierung und -zerstörung die Artenvielfalt von Säugetieren reduzieren (Allan et al., 2003). Die Autoren beobachteten eine dramatische Zunahme der Dichte infizierter Zeckennymphen mit abnehmender Größe der Waldflächen, die nur noch von Nagetieren bewohnt sind, die gegenüber anthropogenen Veränderungen am widerstandsfähigsten sind. Ein Schlüsselaspekt beim Verlust der Biodiversität in einer gestörten Landschaft ist, dass reduzierte Gemeinschaften hauptsächlich von generalistischen Arten dominiert werden (McFarlane et al., 2012), die sich durch hohe Dichten auszeichnen und einen höheren Anteil an zoonotischen Krankheitserregern tragen (Palma et al., 2012). Diese Arten erleichtern aufgrund ihrer Toleranz gegenüber menschlichen Aktivitäten auch den Wirtswechsel zu Menschen oder Nutztieren (Bordes et al., 2017). Jones et al. (2013) kamen zu dem Schluss, dass die Forschung zur Landnutzung und zu landwirtschaftlichen Praktiken bisher unzureichend ist und lokale interdisziplinäre Forschung erforderlich ist, die eine lokal relevante, ganzheitliche Perspektive auf die Schnittstelle zwischen Wildtieren und Menschen bietet.

1.2.3 Klima

Die Übertragung von Krankheitserregern von Nagetieren auf den Menschen hängt stark von der Verbreitung, Dichte und Erreger-Durchseuchung der Nagetierpopulation ab. Die Populationsgröße ist hoch dynamisch und unterliegt saisonalen und mehrjährigen Schwankungen. Solche Zyklen entstehen durch ein komplexes Zusammenspiel aus dichteabhängigen Faktoren (Räuber, Krankheiten) sowie dichteunabhängigen Umweltfaktoren. Großflächige klimatische Veränderungen aber auch lokale Wetterereignisse können die Abundanzdynamik der Nager über verschiedene direkte oder indirekte Mechanismen beeinflussen. Kurzfristige, extreme Niederschläge oder Dürreereignisse können lokale Populationen vernichten oder Individuen zum Abwandern in benachbarte Gebiete bewegen. Längerfristige Großwetterlagen mit geschlossenen Schneedecken im Winter bieten zusätzlichen

Schutz vor Prädatoren. Indirekte Wirkungen von Klimabedingungen entstehen, wenn beispielsweise die Vegetationsentwicklung, und somit das Futterangebot (Qualität und Quantität; z.B. in Mastjahren) und Deckungsmöglichkeiten, verändert werden.

1.3 Pathogene

Die beiden für dieses Projekt ausgewählten Zielerreger sollten eine ganzheitliche Sichtweise der Übertragungsdynamik von speziesspezifischen vs. ubiquitären Pathogenen in Grasland- und Wald liefern.

1.3.1 *Leptospira* spp.

Die Leptospirose ist eine Zoonose von globaler Bedeutung, die durch Spirochaeten der Gattung *Leptospira* verursacht wird. Leptospiren werden in der Regel durch Kontakt mit dem Urin infizierter Tiere übertragen, entweder direkt oder durch Kontakt mit kontaminiertem Wasser oder Boden. Die Krankheitssymptome beim Menschen sind variabel und können von einer subklinischen Infektion bis hin zu einer Multiorgan-Dysfunktion mit hohen Sterblichkeitsraten reichen (mehr als 50%, abhängig von der jeweiligen *Leptospira*-Art sowie vom Alter und Gesundheitszustand des Patienten) (Adler & de la Pena Moctezuma, 2010). Die Leptospirose ist in Deutschland eine meldepflichtige Krankheit mit einer durchschnittlichen jährlichen Inzidenz von 0,1 gemeldeten Fällen pro 100.000 Einwohner (Nau et al., 2019). In der Vergangenheit wurde die Leptospirose in Deutschland hauptsächlich mit der Exposition in der Landwirtschaft in Verbindung gebracht, aber heutzutage sind Freizeitaktivitäten im Zusammenhang mit der Süßwasserexposition, z. B. Schwimmen, Kanufahren und Exposition in Wohngebieten wie Gartenarbeit und Haustierhaltung das Hauptrisiko (Jansen et al., 2005). Unter den Wildtierarten sind Kleinsäuger die wichtigsten Wirte für *Leptospira* spp. und können Infektionen auf Nutztiere, Haustiere und Menschen übertragen (Meerburg et al., 2009). Erhaltungswirte haben nach der Infektion in der Regel keine oder nur milde Symptome und scheiden Leptospiren ständig und über lange Zeiträume mit dem Urin aus. Sie bilden ein Infektionsreservoir durch kontinuierliche Zyklen der Übertragung von den Eltern auf die Nachkommen (Hartskeerl und Terpstra, 1996). Da bestimmte kleine Säugetierspezies in verschiedenen geografischen Gebieten Träger verschiedener leptospiraler Serovare sein können (Fischer et al., 2018), ist die Kenntnis der vorherrschenden Serovare und der Erhaltungswirtsassoziation wesentlich für das Verständnis der Epidemiologie der Krankheit in einer Region.

1.3.2 Tula Orthohantavirus

Hantaviren, Ordnung Bunyavirales, Familie Hantaviridae, sind umhüllte Viren mit einem dreisegmentierten RNA-Genom von negativer Polarität. Je nach Spezies können Orthohantaviren hämorrhagisches Fieber mit Nierensyndrom (HFRS) oder Hantavirus-Kardiopulmonalsyndrom (HCPS) verursachen. In Mitteleuropa ist das Puumala-Orthohantavirus (PUUV) das wichtigste Hantavirus, was sich in der hohen Zahl der Humaninfektionen widerspiegelt. Obwohl das Reservoir des PUUV, die Rötelmaus (*Clethrionomys glareolus*), in ganz Deutschland verbreitet ist, kommt das PUUV nur in den südlichen und westlichen Landesteilen vor (Drewes et al., 2017). Das Vorkommen des Dobrava-Belgrad Orthohantavirus (DOBV), Genotyp Kurkino, in Deutschland folgt der geographischen Verbreitung seines Reservoirs, der Brandmaus (*Apodemus agrarius*), und ist auf Nordost- und Ostdeutschland beschränkt. Das in dieser Studie betrachtete Tula-Orthohantavirus (TULV) ist ein sehr verbreitetes Orthohantavirus mit der Feldmaus als Reservoir, wurde aber auch bei anderen eng verwandten Arten wie der Erdmaus (*Microtus agrestis*) und der Schermaus (*Arvicola amphibius*) nachgewiesen (Schmidt et al., 2016). TULV gilt im Allgemeinen als nicht humanpathogen, mit nur sporadischen Hinweisen auf Infektionen beim

Menschen (Schmidt et al., 2016). Es stellt aber wegen seiner weiten Verbreitung in häufigen Wirtsarten eine hervorragende Modellart zur Untersuchung der o.g. Aspekte dar.

1.4 Langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Nagetiere

Die räumliche Synchronität in der Populationsdynamik ist eine Kombination aus dichteabhängigen und dichteunabhängigen Faktoren. Synchronität ist definiert als die positive Korrelation der Populationsdynamik an verschiedenen Orten und ist ein gemeinsames Merkmal natürlicher Tierpopulationen (Liebhold et al., 2004). Drei Hauptmechanismen, die oft zusammenwirken, könnten die räumliche Synchronität erleichtern. Erstens trophische Interaktionen durch ähnlichen Räuberdruck, den räumlich getrennte Populationen erfahren (Ims und Andreassen, 2005). Zweitens kann die dichteabhängige Ausbreitung die Populationen in einer Meta-Population phasenweise blockieren, wobei die Kopplung mit zunehmender Entfernung zur Ausgangspopulation abnimmt (Lindström et al., 1996). Drittens können räumlich korrelierte Umweltparameter (z.B. Wetter) die Wachstumsraten räumlich isolierter Populationen beeinflussen und synchrone Fluktuationen ermöglichen: Moran-Effekt (Moran, 1953). Dieser Effekt tritt in räumlich getrennten Populationen auf, in denen eine Ausbreitung ausgeschlossen ist. Grenfell und Finkenstädt (1998) zeigten, dass die Größe von Schafpopulationen auf Inseln im Nordatlantik synchron schwankt. Angesichts des fehlenden Austauschs zwischen den Populationen sind ähnliche Wettermuster die einzige synchronisierende, treibende Kraft, die für das Phänomen verantwortlich ist. Für die räumliche Synchronität bei Feld-/Waldnagern standen all diese Mechanismen im Mittelpunkt verschiedener Studien. Traditionell wurde die räuberinduzierte Synchronität von Ydenberg (1987) in der regionalen Synchronitäts-Hypothese vorgeschlagen, die später in theoretischen Studien (Ims und Steen, 1990), experimentell (Norrdahl und Korpimäki, 1996) und unter Verwendung langfristiger Zeitreihen (Xiao et al., 2013) als wahrscheinlicher Mechanismus bestätigt wurde. Dispersionsgetriebene Synchronität wird durch die Existenz von Wanderwellen in zyklischen Populationen nachgewiesen (Berthier et al., 2014), obwohl diese durch Landschaftsmerkmale vermittelt zu sein scheinen (Sherratt et al., 2000). Die großräumige Synchronisierung von Nagetieren wurde ebenfalls Umweltfaktoren zugeschrieben (Bjørnstad et al., 1999) und es wird angenommen, dass sie eine komplexe Wechselwirkung sowohl mit Prädation als auch mit der Dispersionsdynamik hat (Bjørnstad, 2000; Liebhold et al., 2004).

Im Allgemeinen enthalten Ratten eine große Vielfalt von zoonotischen Krankheitserregern, einschließlich Viren, wie Orthopox- und Orthohantaviren, und Bakterien wie *Leptospira* spp., *Listeria monocytogenes* und *Coxiella* spp. (Meerburg et al., 2009; Reusken et al., 2011), die sie auf Mensch, Nutz- und Haustiere übertragen können (Bonnefoy et al., 2008). Es ist bekannt, dass Wetter und Klima einen großen Einfluss auf Ratten-assoziierte Krankheitserreger haben. Dies gilt insbesondere für niedrigere Breitengrade, wo starke Regenfälle während der nassen Jahreszeiten das Infektionsrisiko für beispielsweise Leptospirose beim Menschen erhöhen können (Derne et al., 2011). In städtischen Gebieten der gemäßigten Breiten variiert die Prävalenz von *Leptospira* spp. bei Ratten auf kleiner räumlicher Skala beträchtlich und hängt wahrscheinlich mit lokalen Umweltmerkmalen zusammen (Himsworth et al., 2013). Humane SEOUL-Orthohantavirus-Fälle in China erreichen ihren Höhepunkt in Jahreszeiten/Jahren, in denen die Temperaturen für hohe Rattenvorkommen günstig sind (Guan et al., 2009).

Kommensale Ratten wählen geeignete Habitate in Städten auf der Grundlage der Verfügbarkeit von Unterschlupf, Nahrung und Wasser aus (Sacchi et al., 2008; de Masi et al., 2009), was sich auch in der Assoziation der Häufigkeit von Nagetierproblemen in Städten mit sozioökonomischen Parametern widerspiegelt (Easterbrook et al., 2005; Omudu und Ati, 2010). Mehrere Autoren argumentieren, dass kommensale Nagetiere in städtischen Umgebungen in

einer Umgebung leben, die gut gegen großflächige Schwankungen in der Nahrungsverfügbarkeit und den Elementen abgepuffert ist (z. B. Villafañe und Busch, 2007; Uria et al., 2013), da Nahrung reichlich vorhanden ist und immer Deckung geboten wird (Margulis, 1977). Aufgrund des Lebens in einem geschützten Habitat und wegen der Fähigkeit der Rattenpopulationen, sich nach menschlichen Eingriffen (Schädlingsbekämpfung) wieder zu erholen, wird allgemein angenommen, dass Schwankungen in der Populationsdichte abgepuffert werden und regelmäßige mehrjährige Populationszyklen eher die Ausnahme sind (Channon et al., 2000) - allerdings gibt es bis heute keine überzeugenden wissenschaftlichen Belege.

Trotz der anerkannten Bedeutung kommensaler Nagetiere in urbanen Situationen (Jacob und Buckle, 2018) sind viele grundlegende ökologische Aspekte der Populationsdynamik von Ratten noch unbekannt. Dazu gehören allgemeine Muster langfristiger Veränderungen der Abundanz, potenzielle Treiber solcher Veränderungen sowie Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den Populationsdynamiken kommensaler Nagetiere in städtischen und ländlichen Umgebungen in verschiedenen Regionen. Ebenso gibt es keine veröffentlichten Informationen über die Kopplung der Populationsdynamik städtischer Ratten mit der Dynamik von Feld- und Waldnagern.

Die Untersuchung langfristiger Populationstrends erfordert zwangsläufig Zeitreihen, die idealerweise mehrere Perioden von (möglichen) Ausbrüchen umfassen. Dies ist bei Feldstudien, die mit der Schädlingsbekämpfung zusammenhängen, in der Regel nicht möglich (Kettunen et al., 2009; Jacob und Buckle, 2018; Feng und Himsworth, 2014). Zu den wenigen Beispielen für Langzeitstudien zur Populationsdynamik kommensaler *Rattus*-Arten gehören Veröffentlichungen über *R. rattus* in Neuseeland (Efford et al., 2006) und *R. norvegicus* in China (Zheng et al., 2009) und Großbritannien (Channon et al., 2000). Nur letztere betrachtete langfristige Populationsmuster und kam zu dem Schluss, dass bei Ratten, die ein Abwassersystem bewohnen, ein etwa 5-jähriger Zyklus unbekannten Ursprungs vorzuherrschen scheint.

1.5 Projektziele

Das hier beschriebene Forschungsprojekt hatte zum Ziel, den Einfluss unterschiedlicher Faktoren auf die Dynamik von Zoonosen und assoziierter Wirtstiere zu untersuchen. Hierzu wurden zum einen Feldversuche durchgeführt, um kleinräumige Dynamiken auf regionaler Ebene zu untersuchen. Des Weiteren wurden Zeitserienanalysen genutzt, um langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Nagetiere auf nationaler Ebene zu charakterisieren. Im Speziellen waren die Ziele:

- ▶ den Effekt von Biodiversität auf das Vorkommen von zoonotischen Pathogenen empirisch zu untersuchen (Freilandexperiment Thüringen)
- ▶ den Effekt von Klima- und Landnutzungseffekten auf die Populationsdynamik abzuschätzen (Freilandexperiment Thüringen)
- ▶ eine Datengrundlage für die Untersuchung von Klima- und Landnutzungseffekten auf kommensale Nagetierarten und Waldnager zusammenzutragen
- ▶ langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Nagetiere zu analysieren.

2 Material und Methoden

2.1 Freilandexperiment Thüringen

2.1.1 Standort

Die Nagetierfänge wurden im Nordwesten Thüringens entlang des nordwestlichen Randes des Thüringer Beckens durchgeführt (Abbildung 1). Das Thüringer Becken ist eine Beckenlandschaft, die sich über einen großen Teil von Thüringen erstreckt und im Fanggebiet durch die Höhenzüge Hainich, Dünwald und den Hainleiten nach Westen und Norden abgegrenzt wird. Die Höhenzüge sorgen für eine starke Trockenheit im Thüringer Becken und einen hohen Niederschlag außerhalb des Beckens. Die Stadt Mühlhausen/Thüringen liegt zentral im Fanggebiet. Es wurden Schlagfänge von Wald- und Feldnagetieren an 21 verschiedenen Standorten durchgeführt, an denen jeweils eine Grünlandfläche in der Nähe eines Waldes vorhanden war.

Abbildung 1 Karte des Untersuchungsgebietes

Karte des Freilandversuches im Westen Thüringens. Markierte Punkte zeigen die paarigen Grünland- und Waldflächen. Auf der Fläche UH14 (rot markiert) wurden beide Wildtierkameras entwendet und aufgrund der exponierten Lage nicht ersetzt. Auf der Fläche E4 (gelb markiert) wurde eine Wildtierkamera nach Vandalismus nicht ersetzt und nur eine Kamera verwendet.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

2.1.2 Fallenfang

In den Jahren 2017 bis 2019 wurden jeweils drei Schlagfänge durchgeführt (Frühling, Sommer und im Herbst). Mit Ausnahme des Frühlings 2017 und des Sommers 2017 gingen alle Fänge über jeweils 7 Tage. Die genauen Zeiträume können der Tabelle 1 entnommen werden. Auf jeder

Fläche wurden 36 Schlagfallen im Grünland und 36 Schlagfallen im Ökoton zwischen Grünland und Wald aufgestellt (im Nachhinein „Wald“ genannt; Abbildung 2). Dieses Design wurde gewählt, um mit dem Grünland ein meist artenarmes und dem Waldrand ein artenreiches Habitat zu befangen. Bei den verwendeten Fallen handelte es sich um FOX Metallmausefallen von DeuFa (Artikelnummer 901 006).

Tabelle 1 **Zeitpunkte Nagetierfänge**

Zeiträume der Nagetierfänge von 2017 bis 2019 im Frühling, im Sommer und im Herbst.

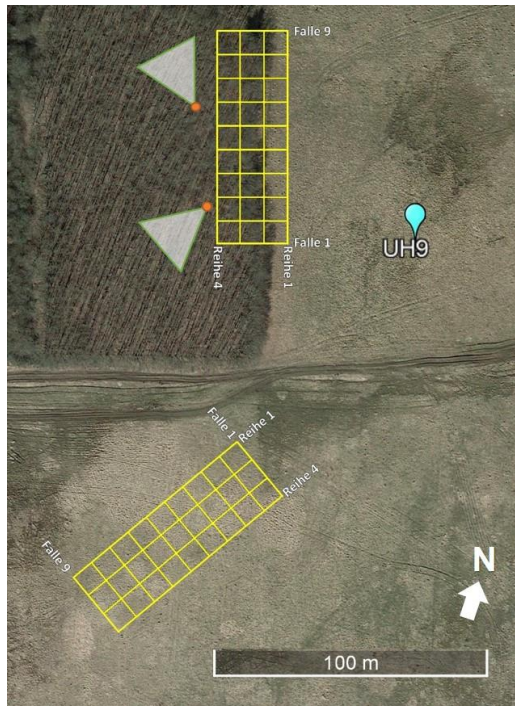
Jahr	Anfang/Ende	Frühling	Sommer	Herbst
2017	Anfang	09. Mai	08. August	22. Oktober
	Ende	14. Mai	19. August	29. Oktober
2018	Anfang	16. April	16. Juli	20. Oktober
	Ende	23. April	23. Juli	27. Oktober
2019	Anfang	07. April	04. August	10. November
	Ende	14. April	11. August	17. November

Auf den Grünlandflächen wurden 36 Fallen in einem 4 x 9 Fallen-Raster aufgestellt. Der Abstand zu den Waldfängen betrug dabei mindestens 40m. Die Länge des Rasters betrug 80m und die Breite 30m. Die Fallen wurden alle 10m aufgestellt und die Reihen verliefen parallel zueinander (Abbildung 2). Die Grünlandflächen waren allesamt landwirtschaftlich genutzte Flächen, die entweder unterschiedlich stark von Kühen oder Schafen beweidet wurden oder unterschiedliche Mahdfrequenzen aufwiesen.

Weitere 36 Fallen wurden in einem 4 x 9 Raster entlang des Waldrandes aufgestellt. Dabei verlief die erste Reihe 10m außerhalb des Waldes, die zweite Reihe genau entlang des Waldrandes. Die dritte und vierte Reihe verliefen 10m und 20m innerhalb des Waldes und parallel zum Waldrand. Der Abstand zwischen den Fallen betrug wie im Grünland 10m (Abbildung 2).

Abbildung 2 Versuchsdesign Freiland

Skizzenhafte Darstellung der Raster, in denen die Schlagfallen aufgestellt wurden am Beispiel der Fläche UH9; Das obere Raster stellt die Aufstellung entlang des Waldes dar; das untere Raster zeigt die Aufstellung der Fallen im Grünland; jedes Quadrat ist 10m x 10m groß; jeder Eckpunkt stellt eine Falle dar, sodass 36 Fallen pro Raster aufgestellt wurden. Die orangenen Punkte links des Rasters zeigen beispielhaft den Standort der Kameras; die grünen Kegel markieren den Sichtkegel und die Ausrichtung der Kameras.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Nach dem Aufbau der Fallen wurden die Flächen in den folgenden drei Tagen täglich besucht, um an Tag 1 und Tag 2 die gefangenen Kleinsäuger einzusammeln und die Fallen neu zu beködern und an Tag 3 die gefangenen Kleinsäuger einzusammeln und die Fallen von den Flächen wieder zu entfernen.

Bei der Fallenkontrolle wurden Fallen, die ohne Kleinsäuger ausgelöst waren oder keinen Köder mehr enthielten, als „Fehlfalle“ gewertet (siehe 2.2.2 - „Datenauswertung“). Als Köder wurde eine Mischung aus Erdnussbutter und Haferflocken verwendet. Die gefangenen Tiere wurden einzeln verpackt, gekühlt gelagert und am Ende des Fangtages in eine mobile Kühltruhe überführt. Im Anschluss an die Fänge wurden die Tiere zur Sektion an das Friedrich-Loeffler-Institut (FLI) versendet.

2.1.3 Analyse Pathogene

2.1.3.1 Leptospira DNA

Ein stecknadelkopfgroßes Stück Nierengewebe wurde für die DNA-Extraktion mit dem Tissue DNA Kit gemäß der Anleitung des Herstellers (Roboklon, Berlin, Deutschland) verwendet. Die DNA-Konzentration wurde mit Nanodrop ND-1000 (peqlab Biotechnologie GmbH, Erlangen, Deutschland) bestimmt. Die DNA-Proben wurden in der konventionellen lipL32-PCR auf das Vorhandensein von pathogenen Leptospiren untersucht (Fischer et al., 2018). Die Identifizierung der Genomospezies positiver Proben erfolgte durch secY-PCR, Dideoxy-Kettentermination-Sequenzierung der PCR-Produkte mit BigDye Terminator v1.1 Cycle

Sequencing Kit (Applied Biosystems™, Waltham, MA, USA) und Sequenzvergleich mit GenBank-Einträgen durch Nukleotid Basic Local Alignment Search Tool (BLASTn) (Jonsson et al., 2010).

2.1.3.2 TULV-Orthohantavirus

RNA wurde aus einem linsengroßen Stück Lungengewebe mit QIAzol-Reagenz (QIAGEN, Hilden, Deutschland) extrahiert und in 100 µl DNase/RNase freiem Wasser (Thermo Fisher Scientific, Schwerte, Deutschland) eluiert (Schmidt et al., 2016). Die RNA-Konzentration wurde mit Nanodrop ND-1000 gemessen. Reverse Transkriptions-PCR (RT-PCR) wurde mit SuperScript™ III One-Step RT-PCR mit Platinum Taq-Kit (Invitrogen, Darmstadt, Deutschland) durchgeführt. Für das TULV-S-Segment-RT-PCR-Screening wurde das Primerpaar PUUV342F und PUUV1102R verwendet (Klempa, 2004). RT-PCR-Produkte der erwarteten Größe wurden direkt mit BigDye Terminator v1.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems™) sequenziert.

Für den serologischen Nachweis von Hantavirus-Infektionen werden in der Regel vor allem rekombinante Nukleokapsid (N)-Proteine von Hantaviren verwendet. Am Anfang des Projektes wurde ein N-Protein eines Tula-Orthohantavirus (TULV) - Stammes aus Tschechien (Stamm Moravia) verwendet, der phylogenetisch der Klade „Eastern South“ (EST.S) zugeordnet wird (Saxenhofer et al., 2019). Weiterführend sollte das N-Protein eines lokalen Stammes aus Thüringen hergestellt werden; dieser Stamm gehört phylogenetisch der Klade „Central North“ (CEN.N) an. Für die Herstellung des rekombinanten Antigens sollte ein Bäckerhefe (*Saccharomyces cerevisiae*) basiertes System verwendet werden, dass bereits erfolgreich für die Herstellung verschiedener rekombinanter Hantavirusproteine eingesetzt worden ist (Razanskiene et al., 2004). In einer zusätzlichen Pilotstudie wurde das rekombinante Protein hergestellt. Dazu wurde zunächst die kodierende S-Segment-Sequenz eines TULV-Stammes, der in einer Feldmaus aus Thüringen innerhalb dieser Studie identifiziert worden war, mittels RT-PCR amplifiziert und in den Hefeexpressionsvektor pFX7-His kloniert. Die Expression erfolgte in einem speziellen Stamm der Bäckerhefe nach Standardprotokoll. Die Analyse von Hefelysaten zeigte, dass das rekombinante N-Protein vor allem im Lysat zu finden ist. Die Ausbeute des rekombinanten Proteins war gering, reichte aber für eine vergleichenden Untersuchung der Reaktivität dieses Proteins und des N-Proteins des Stammes Moravia aus.

2.1.4 Statistische Analyse

Die statistische Analyse der Daten aus dem Freilandversuch in Thüringen wurde mit generalisierten linearen gemischten Modellen (GLMM) durchgeführt. Diese hatten den grundsätzlichen Aufbau:

$$\text{Zielvariable} \sim \text{unabhängige Variable 1} + \text{unabhängige Variable 2} + \dots + (\text{Zufallsfaktor 1} + \text{evtl. Zufallsfaktor 2} \dots)$$

Diese Grundstruktur wurde beibehalten, es änderte sich lediglich die Definition von Ziel- und unabhängiger Variable je nach Fragestellung. Der Zufallsfaktor war die jeweilige Untersuchungsfläche und wurde in allen Modellen verwendet. Ein zweiter Zufallsfaktor reflektierte das zeitliche Versuchsdesign der Studie und war die Fangsaison (Frühjahr, Sommer, Herbst) genestet im jeweiligen Jahr.

Die Strukturierung der Analysen sollte sich an folgenden Ebenen orientieren, um sie zugänglicher zu machen. Zunächst sollten Faktoren identifizieren, die mit dem individuellen Infektionsrisiko assoziiert sind. Hier war der individuelle Infektionsstatus die binäre Zielvariable (positiv oder negativ). Die unabhängigen Variablen waren andere individuelle Faktoren wie Geschlecht (Männchen/ Weibchen), Gewicht (in Gramm) oder Reproduktionsstatus (Tier reproduzierend ja/ nein).

Die nächste Analyseebene setzte den Fokus auf die Populationsebene und zielte auf das Zusammenspiel von Biodiversität (Kleinsäuger), Prävalenz (beide Erreger) und Abundanz (Wirtsarten) ab. Hierzu wechselte die Zielvariable, so dass alle Kombinationen dieser drei Faktoren getestet werden konnten. Dies passierte ebenfalls mittels GLMM mit Jahr und Saison als zusätzliche unabhängige Variablen.

Diese beiden Analyseebenen wurden separat für beide Pathogene (*Leptospira* spp., TULV) durchgeführt. Der Zeitraum für die Analyse der Leptospiren war allerdings auf das Jahr 2017 beschränkt, da nur hier genügend infizierte Tiere für eine Analyse nachgewiesen werden konnten. Waren zu wenig Datenpunkte für ein GLMM vorhanden, wurde eine einfache lineare Regression durchgeführt. Die Analyse für TULV wurde für alle drei Untersuchungsjahre durchgeführt (2017-2019).

Zur GIS-gestützten Analyse von Landschaftsparametern wurde für jede Fläche der Abstand zur nächsten Wasserfläche (stehendes Gewässer, Fluss, Bach) in Metern bestimmt. Des Weiteren wurde für jede Fläche die Zusammensetzung der umgebenden Landbedeckung analysiert. Hierzu wurde das aktuellste (2018) CORINE Landbedeckungsmodell in 1ha Auflösung genutzt. Um jede Fläche wurde ein Puffer in vier verschiedenen Größen gelegt (500m, 1.000m, 2.000m, 5.000m) und dieser mit dem Landbedeckungsmodell verschnitten. Das CORINE Landbedeckungsmodell bietet viele unterschiedliche Landbedeckungen, wobei für die Analyse die Kategorien „Grünland“, „Wald“, „Ackerland“ und „Stadt“ gewählt wurden. Alle oben genannten Faktoren wurden mit ArcGIS 10.6 ermittelt. Die relative Zusammensetzung innerhalb der Puffer war als unabhängige Variable in das GLMM eingeflossen, um die Zielvariable „Abundanz“ zu beschreiben. Diese Analyse wurde sowohl für die Feldmaus im Grünland, als auch für die Gesamtabundanz aller Kleinsäuger im Wald durchgeführt. Alle Analysen wurden mit dem Programm R (R Core Team, 2020) durchgeführt. Die Stichprobenanzahl kann aus den Tabellen 3 und 4 entnommen werden. Als Bestimmungsmaß (r^2) für die GLMMs wird das konditionelle r^2 (also aus unabhängiger Variable und Zufallsvariable) genannt.

2.2 Großsäuger

Die Aktivität der terrestrischen Wirbeltiere wurde für jede der Flächen mit Hilfe von zwei Wildtierkameras ermittelt. Bei den verwendeten Kameras handelte es sich um „Moultrie MCG-13181 M40 Game Cameras“ von Moultrie.

Pro Standort wurden innerhalb oder in der Nähe des Fangrasters im Wald zwei Kameras aufgestellt (Abbildung 2). Für das Grünland-Raster wurden keine Kameras aufgestellt, weil davon auszugehen war, dass die Aufbauten zu gut einsehbar und das Risiko für Diebstahl und Vandalismus damit zu groß wäre. Für die Ausrichtung der Kameras wurden zunächst markante Punkte ausgemacht, die auf Aktivität durch größere Wirbeltiere hinwiesen. Dazu zählten unter anderem Tierpfade, Schlaflager und Kotspuren. Waren keine solchen Hinweise vorhanden, wurde die Kamera auf auffällige Objekte ausgerichtet, zum Beispiel auf Baumstümpfe, umgefallene Bäume oder eine möglichst offene Fläche, um einen großen Bereich überblicken zu können (Abbildung 3 A-D). Nach Auswertung der ersten Fotos wurden eigene Erfahrungen genutzt, um die Aufstellung weiter zu optimieren, indem etwa eine Kamera neu ausgerichtet wurde, um Fehlfotos und überbelichtete Fotos durch starke Sonneneinstrahlung zu vermeiden. Weiterhin wurde darauf geachtet, dass keine Vegetation vor die Kamera wuchs und für

Abbildung 3 Beispiele Wildtierkameras

(A) Foto einer Kamera auf der Fläche UH2, mit Spanngurt, Kabelschloss und Hinweisschild mit Kontaktinformationen; Der Ast dient dazu, die Kamera zu neigen und den Blickwinkel der Kamera auf den Boden zu richten; (B) Eine Wildkatze beim Untersuchen einer alten Futterstelle auf UH12; (C) Eine Gruppe junger Baummarder auf einem Baumstumpf auf E1; (D) Ein Rehbock folgt einer Ricke auf UH18.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Fehlauslösungen sorgten. In manchen Fällen wurde die Vegetation dafür geringfügig eingekürzt. Mit einem Spanngurt wurden die Kameras an geeigneten Bäumen auf einer Höhe von 30 bis 45cm befestigt. Zur Diebstahlsicherung wurde ein Kabelschloss mit Zahlencode um den Baum und durch Befestigungen an der Kamera gezogen (Abbildung 3A). Als Hinweis für Personen, die die Kameras entdeckten, wurde ein Schild angebracht, auf welchem Kontaktdaten für das Julius Kühn-Institut aufgedruckt waren.

Die Kameras wurden zu den Frühlingsfängen aufgestellt und verblieben drei Monate auf den Flächen, um im Sommer kontrolliert zu werden. Im Sommer wurden die SD-Karten (Speichergröße 32 Gigabyte) ausgetauscht und die Batterien ersetzt, um die Kameras für weitere drei Monate bis zu den Herbstfängen platziert zu lassen. Im Herbst wurden die Kameras abgebaut, eine Ausnahme bildete der Herbst 2017, bei dem die Kameras testweise für weitere drei Monate liefen. Aufgrund höheren Diebstahlrisikos wurde diese Herangehensweise jedoch nicht fortgeführt. In dieser Arbeit wurden nur die Daten verwendet, die zwischen Frühling und Herbst entstanden sind.

2.2.1 Fotoauswahl und Tierbestimmung

Alle Fotos wurden zunächst auf eine Festplatte übertragen, gesichert und wurden in zwei Schritten verarbeitet:

- ▶ Die Auswahl aller Fotos mit Tiersichtungen und Löschung aller Bilder mit Fehlauslösungen oder Sichtungen von Personen
- ▶ Bestimmung der relevanten Tierfotos.

Um auch auf den Nachtaufnahmen alle Tiere zu entdecken, wurde das Programm „XnView MP“ (<https://www.xnview.com/de/xnviewmp/>) verwendet. Mit Hilfe dieses Programms lässt sich eine permanente Gamma-Erhöhung festlegen, die die Nachtaufnahmen aufhellte. So ließen sich alle Tiere in einer ersten Auswahl festhalten. Für die Weiterverarbeitung wurden die finalen Bilder in das Programm Wild.ID (<http://wildid.teamnetwork.org/help.jsp>) übertragen. Dieses Programm bietet die Möglichkeit, alle Fotos nach Zeitraum und Fläche in verschiedene Events einzuteilen und anschließend die Tiere auf den Fotos zu bestimmen. Ein weiterer Vorteil des Programms ist, dass die wissenschaftlichen Namen der Tiere aus der IUCN-Datenbank entnommen werden, sodass keine Fehler beim Eintragen des Artnamens geschehen können. Außerdem lassen sich die Anzahl der Tiere oder auch mehrere Spezies festlegen und bestimmen. Nach der Bestimmung gibt Wild.ID eine Tabelle aus, die zur weiteren Analyse genutzt werden kann.

2.2.2 Datenauswertung

Die durch Wild.ID erstellte Tabelle wurde zunächst auf die Zielorganismen Fuchs (*Vulpes vulpes*), Waschbär (*Procyon lotor*), Marder (*Martes* spp.), Dachs (*Meles meles*), Wildkatze (*Felis silvestris*), Reh (*Capreolus capreolus*) und Wildschwein (*Sus scrofa*) eingegrenzt. Dabei wurden der Baummarder und der Steinmarder als Marder zusammengefasst, da sie auf den Bildern durch ihre schnellen Bewegungen oft nicht voneinander zu unterscheiden waren (Fiderer et al., 2019). Mit Hilfe des Statistikprogrammes „R“ und Befehlszeilen aus dem Buch „Camera Trapping for Wildlife Research“ (Boitani, 2016) wurden unabhängige Sichtungen der Tiere ermittelt. Dazu wurden mehrfache Sichtungen desselben Tieres innerhalb einer Stunde zu einer Sichtung zusammengefasst, um aktive Tiere, die längere Zeit vor der Kamera verbrachten, nicht mehrfach zu zählen. Anschließend wurde für jede dieser Arten ein wöchentlicher *Predator Relative Activity Index* (PRAI; als „Sichtungen pro Stunde“ im jeweiligen Zeitraum) ermittelt (siehe Formel unten), um die Flächen und Sichtungen untereinander und mit den Nagetierfängen vergleichbar zu machen. Die Wildschwein- und Reh-Aktivitäten wurden der Übersicht halber ebenfalls als PRAI bezeichnet, auch wenn es sich bei diesen Tieren nicht um Prädatoren handelt.

Der PRAI berechnete sich aus den Sichtungen pro Stunde pro Fläche:

$$\frac{\text{Anzahl Sichtungen der Art}}{((\text{Anzahl Wochentage Kamera 1} * 24) + (\text{Anzahl Wochentage Kamera 2} * 24))}$$

Daraus ergab sich beispielhaft für den Waschbären in der Kalenderwoche 20 im Jahr 2017 auf der Fläche UH7 ein PRAI von 0,003205128 Sichtungen pro Stunde:

$$\frac{1}{((7 * 24) + (6 * 24))} = 0,003205128$$

Für die Übersichtsgraphen und die folgenden Analysen (lineare Regressionen) wurde aus den wöchentlichen PRAIs ein Mittelwert über alle Flächen pro untersuchte Jahreszeit berechnet. Da es für die Nagetierfänge drei Events gab (Frühjahr, Sommer, Herbst), wurden die wöchentlichen PRAIs der Kameraüberwachung zu drei großen Events zusammengefasst (Tabelle 2). Flächen, die für eine oder mehrere Saisons keine Kameras enthielten, sind nicht in den Übersichtsgraphen berücksichtigt worden. Alle Fotos nach den Herbstfängen 2017 wurden ebenfalls nicht im Übersichtsgraphen berücksichtigt, da entsprechende Daten zu den Nagetierabundanz fehlten.

Tabelle 2 Zusammenführung Nagerfänge und Wildtierkameras

Die Kalenderwochen, die für den Übersichtsgraphen jeweils zu einem Event zusammengefasst wurden; die Sommer-Events wurden durch die Mediane zwischen Frühling und Sommer und Sommer und Herbst bestimmt.

	Frühling	Sommer	Herbst
2017	KW 19 - KW 25	KW 26 - KW 36	KW 37 - KW 43
2018	KW 16 - KW 23	KW 24 - KW 36	KW 37 - KW 43
2019	KW 14 - KW 23	KW 24 - KW 35	KW 36 - KW 46

2.3 Langfristige Dynamiken krankheitsübertragender Nagetiere

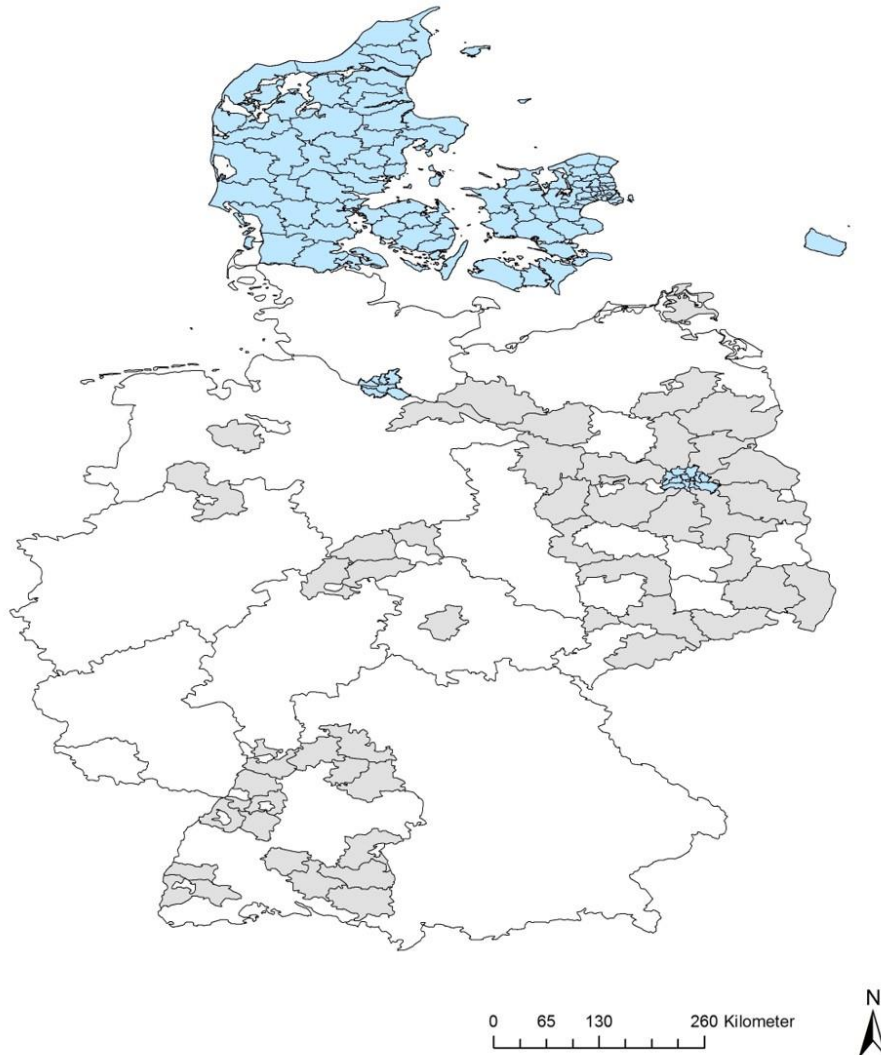
Um die räumliche Synchronisation von kommensalen Ratten- und Wildnagerpopulationen zu charakterisieren, wurden in diesem Abschnitt Zeitserien zusammengetragen (Abbildung 4). Für Ratten stammten sie aus dem gesamten Staatsgebiet Dänemarks sowie aus den Bundesländern Hamburg und Berlin. Der bei weitem größte Datensatz kam aus Dänemark aus den Jahren 2007-2019. Die Daten stammen aus dem staatlichen Meldesystem, bei dem für alle Kommunen die Anzahl der bestätigten Meldungen pro Jahr aufgelistet sind. Insgesamt waren dies 99 Kommunen mit einer totalen Anzahl von 2.139.138 Meldungen. In diesen Daten befanden sich wichtige Zusatzinformationen wie der Bekämpfungsaufwand (als €/Einwohner) oder der Bekämpfungsort (Oberfläche oder Kanalisation). In der Hansestadt Hamburg bekamen wir Zugang zu Rattenmeldungen des Landesamtes für Infektionsschutz. Der Datensatz erstreckte sich von 2007-2018 und umfasste insgesamt ca. 18.000 Meldungen. Jede Meldung wurde durch Mitarbeiter des Landesamtes überprüft und nur solche Meldungen flossen in die weitergehende Analyse ein. Jede bestätigte Meldung wurde georeferenziert und einem der Hamburger Bezirke zugeordnet (Abbildung 4). In Berlin wurden die Rattenmeldungen von dem Landesamt für Gesundheit und Soziales (LaGeSo) zur Verfügung gestellt. Auch hier waren es bestätigte Meldungen, allerdings nur auf Bezirksebene.

Die Daten zur Rötelmaus stammten aus dem Schadnagermonitoring der Forstämter der Länder. Die Grundlage für die Daten wurde in bereits abgeschlossenen UBA-Projekten (u.a. FKZ 371348401) gelegt und hier deutlich erweitert. Ziel war es, eine möglichst mit den Daten zu Rattenmeldungen überlappende Zeitperiode zu erhalten. Daher wurde der Schwerpunkt auf neuere Daten ab 2000 gelegt. Insgesamt konnten 7.295 Einzeldatenerhebungen aus 9 Bundesländern gesammelt werden (Abbildung 4). Diese wurden georeferenziert, um dann wieder auf Landkreisebene zusammengefasst zu werden. Dies ermöglichte eine vergleichende Analyse zu den Rattenmeldungen, da dies die kleinste gemeinsame Meldungsebene aller Datensätze war.

Abbildung 4

Karte Datengrundlage Zeitserien

Karte der Herkunft der Datengrundlage zur Analyse der räumlichen Synchronisation von kommensalen Ratten und Waldnagern. Blau hinterlegt sind Bezirke (Hamburg/ Berlin) bzw. Kommunen (Dänemark) aus denen Rattenmeldungen stammten. Grau hinterlegt sind Landkreise aus denen Daten zur Rötelmausabundanz aus dem Monitoring der Forstämter zur Verfügung standen.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

2.3.1 Statistische Analyse

Für die Analyse der langfristigen Dynamiken wurden zunächst die jährlichen absoluten Rattenmeldungen bzw. mittleren Rötelmausabundanzen pro Landkreis in jährliche Wachstumsraten (r) umgewandelt. Hierfür nutzten wir folgende Formel:

$$r = \ln(Nt) - \ln(N(t - 1))$$

Hierbei ist N die Anzahl der jährlichen Meldungen bzw. Tierzahlen im Jahr t . Alle Daten wurden auf der Ebene von Bezirken (Hamburg/Berlin), Kommune (Dänemark) oder Landkreis (Rötelmaus) verglichen, da dies die kleinste gemeinsame Ebene der Datenerfassung zwischen allen Quellen war. Der erste Schritt der Analyse war eine nicht-parametrische cross-correlation function (R-Package *ncf*) welche den mittleren Korrelationskoeffizient aus allen möglichen Vergleichen einzelner Landkreise ermittelte. Wurden beispielsweise alle Kreise mit

Rattenmeldungen verglichen, waren dies 116 (99 aus Dänemark, 12 aus Berlin und fünf aus Hamburg). Die ncf-Analyse nutzte daher $166 \times 116 = 13.456$ Einzelkorrelationen. Diese Korrelationen wurden entlang des gesamten Distanzgradienten (Distanzkorrelation) aufgetragen, wodurch sich räumliche Muster in der positiven oder negativen Korrelation untersuchen ließen. Die Distanzen wurden zwischen den Zentroiden der jeweiligen Kreise genommen.

Einen weiteren Aspekt bei langfristigen Populationsdynamiken bildeten zeitliche Autokorrelationsstrukturen der jeweiligen Datensätze. Gerade in mehr oder weniger zyklischen Populationsschwankungen können bestimmte Jahre mit Populationszuwachs positiv miteinander korrelieren. Die zeitliche Distanz zwischen solchen korrelierten Events kann Informationen über die Frequenz von Jahren mit hohen Dichten liefern und Datensätze mit ähnlichen Autokorrelationsstrukturen scheinen durch ähnliche Faktoren bestimmt zu werden. Zusammenfassend wurden die vorliegenden Datensätze auf ihre räumliche und zeitliche Korrelationsstruktur untersucht, um Erkenntnisse über die möglichen zugrundeliegenden Faktoren zu gewinnen.

3 Ergebnisse

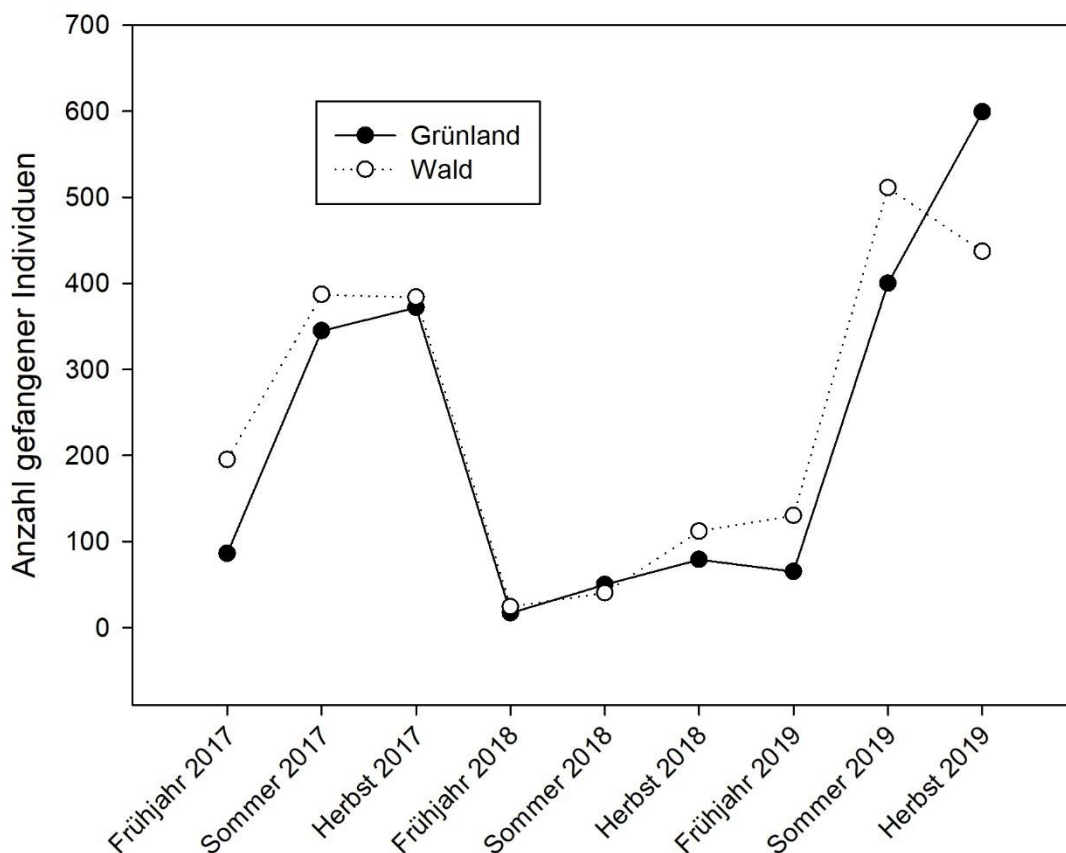
3.1 Freilandexperiment Thüringen

3.1.1 Fangenerfolg

Während der gesamten Fangperiode von 2017-2019 wurden 4.202 Kleinsäuger gefangen. Diese teilten sich relativ gleichmäßig auf die beiden Habitate auf. Es wurden 1.993 Kleinsäuger im Grünland und 2.209 Kleinsäuger am Waldrand gefangen. Abbildung 5 zeigt die Verteilung dieser Fänge auf die einzelnen Jahre und Saisons. Im Untersuchungszeitraum gab es 2 Perioden mit hohen bis sehr hohen Abundanzen (2017, 2019), wohingegen 2018 durch sehr niedrige Abundanzen gekennzeichnet war. Saisonal gab es in allen drei Jahren eine Zunahme der Fänge vom Frühjahr zum Herbst, wobei die Zunahme vom Sommer zum Herbst kleiner ausfiel als die Zunahme vom Frühjahr zum Sommer. Auffällig waren ebenfalls die fast gleichbleibenden Abundanzen im Winter 2018/2019 im Vergleich zur starken Abnahme der Abundanzen im Winter 2017/2018. Beide Habitate zeigten einen sehr synchronen Verlauf der Abundanzen im gesamten Untersuchungszeitraum.

Abbildung 5 Jahresverlauf der Fänge von Kleinsäugern

Alle Fänge von Kleinsäugern für jedes der beiden Habitate nach Jahr und Saison aufgelöst.

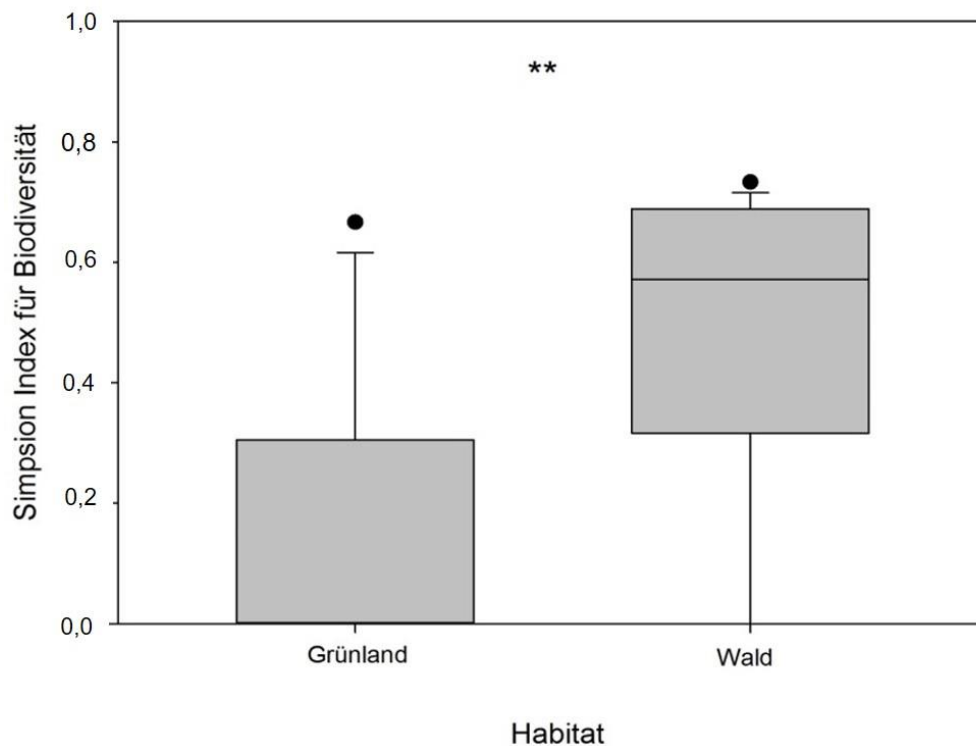


Quelle: eigene Darstellung, JKI

Der Simpson Index für Biodiversität unterschied sich zwischen beiden Habitaten (Abbildung 6). Das Grünland wies eine signifikant geringere Biodiversität auf im Vergleich zum Wald (One-way Anova; $p < 0,01$).

Abbildung 6 Vergleich der Biodiversität zwischen den Habitaten

Der Simpson Index für Biodiversität wurde für beide Habitate kalkuliert und dann mit einer One-way Anova verglichen.



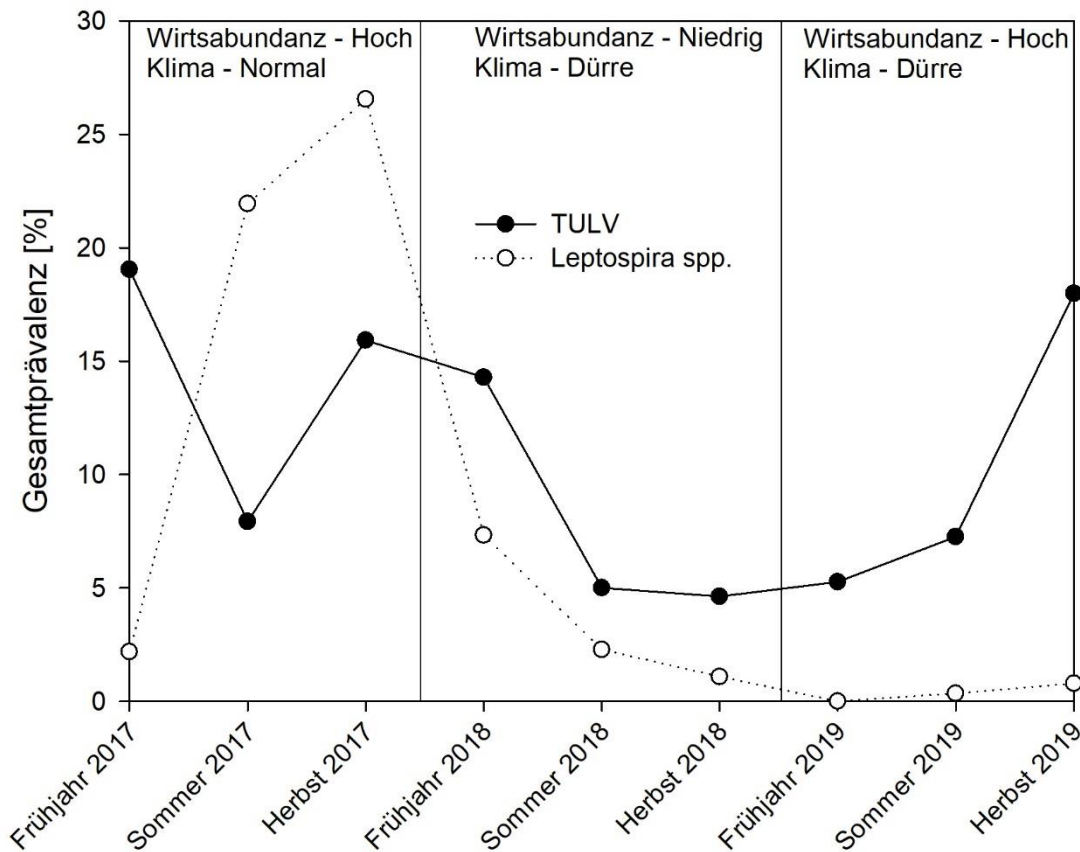
Quelle: eigene Darstellung, JKI

3.1.2 Krankheitserreger allgemein

Der zeitliche Verlauf der zusammengefassten Prävalenzen ist in Abbildung 7 dargestellt und spiegelt bei *Leptospira* spp. alle Kleinsäuger und bei TULV die Prävalenzen aller Feldmäuse wieder. Beide Pathogene erreichten ihre maximale Prävalenz im Jahr 2017. Im Jahr 2018 gab es in beiden Pathogenen einen deutlichen Abfall der Prävalenzen, sodass im Herbst des Jahres nur noch sehr vereinzelt positive Tiere gefangen wurden. Diese Entwicklung in den Pathogenen fiel mit einem Zusammenbruch der Abundanz (siehe auch Abbildung 5) und dem Einsetzen einer extremen Dürre zusammen. Diese Dürreperiode zog sich bis ins Jahr 2019 hinein, wohingegen sich die Abundanzen in 2019 wieder erholten. Hier zeigten sich deutliche Unterschiede zwischen den beiden Pathogenen. Wo TULV den Abundanzen folgte und die Prävalenzen zunahmen, blieben die Prävalenzen von *Leptospira* spp. auf dem niedrigen Niveau des Vorjahres.

Abbildung 7 Verlauf von *Leptospira* spp. und TULV

Jahres- und Saisonverlauf der Prävalenzen beider Pathogene im gesamten Studienzeitraum. Für jedes Jahr sind grobe Richtwerte für Wirtsabundanz und klimatische Besonderheiten genannt.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

3.1.2.1 Prävalenzen *Leptospira* spp.

Es wurden insgesamt 4.105 Kleinsäuger auf *Leptospira* spp. untersucht. Die zur Gesamtanzahl der gefangenen Tiere fehlenden Individuen sind dadurch begründet, dass nicht von allen Tieren, aufgrund ihres Zustandes, Nieren genommen werden konnten. In Tabelle 3 sind die Anzahl der positiv und negativ getesteten Tiere für alle Arten und die jeweiligen Jahre aufgelistet. Insgesamt konnten in dieser Studie 14 Arten von Kleinsäufern gefangen werden, wobei es sich um neun Nagetierarten und fünf Arten von Spitzmäusen handelte. Auf Artenebene zeigten die Feld- bzw. die Erdmaus die höchsten Prävalenzen im Jahr 2017 mit Prävalenzen über alle Flächen von >30%. Arten die hauptsächlich im Wald zu finden waren, zeigten deutlich geringere Prävalenzen von *Leptospira* spp. auf. In den Jahren 2018 und 2019 zeigten alle Arten deutlich reduzierte Prävalenzen, obwohl im Jahr 2019 die Anzahl der gefangenen bzw. getesteten Tiere im Vergleich zu 2018 deutlich höher war.

Tabelle 3 **Übersicht Prävalenzen *Leptospira* spp.**Zusammenstellung aller Untersuchungsergebnisse zu *Leptospira* spp. auf Artniveau.

Art	2017				2018				2019				Gesamt			
	N negativ	N positiv	N gesamt	%	N negativ	N positiv	N gesamt	%	N negativ	N positiv	N gesamt	%	N negativ	N positiv	N gesamt	%
Feldmaus (<i>M. arvalis</i>)	471	205	676	30,3	127	2	129	1,6	870	3	873	0,3	1.468	210	1.678	12,5
Erdmaus (<i>M. agrestis</i>)	5	6	11	54,5	4	0	4	0	20	0	20	0	29	6	35	17,1
Kleinwühlmaus (<i>M. subterraneus</i>)	3	0	3	0	0	0	0	NA	0	0	0	NA	3	0	3	0
Schermaus (<i>A. amphibius</i>)	0	0	0	NA	1	0	1	0	3	0	3	0	4	0	4	0
Rötelmaus (<i>C. glareolus</i>)	420	54	474	11,4	49	1	50	2	433	1	434	0,2	902	56	958	5,8
Geldhalsmaus (<i>A. flavicollis</i>)	290	55	345	15,9	51	1	52	1,9	364	3	367	0,8	705	59	764	7,7
Waldmaus (<i>A. sylvaticus</i>)	52	8	60	13,3	19	0	19	0	222	3	225	1,3	293	11	304	3,6
Brandmaus (<i>A. agrarius</i>)	67	19	86	22,1	13	0	13	0	113	0	113	0	193	19	212	9
Hausmaus (<i>M. musculus</i>)	0	0	0	NA	0	0	0	NA	1	0	1	0	1	0	1	0
Waldspitzmaus (<i>S. araneus</i>)	24	2	26	7,7	40	3	43	7	30	1	31	3,2	94	6	100	6
Schabrackenspitzmaus (<i>S. coronatus</i>)	2	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	NA	3	0	3	0
Zwergspitzmaus (<i>S. minutus</i>)	3	0	3	0	2	0	2	0	30	0	30	0	35	0	35	0
Hausspitzmaus (<i>C. russula</i>)	1	1	2	50	0	0	0	NA	0	0	0	NA	1	1	2	50
Feldspitzmaus (<i>C. leucodon</i>)	2	1	3	33,3	1	0	1	0	2	0	2	0	5	1	6	16,7
Gesamtergebnis	1.340	351	1.691	20,8	308	7	315	2,2	2.088	11	2099	0,5	3.736	369	4.105	9

3.1.2.2 Prävalenzen TULV

Es wurden 1.668 Tiere des Genus *Microtus* auf TULV untersucht, wobei nur in der Feldmaus das Virus entdeckt werden konnte. Über alle Flächen gemittelt waren die Prävalenzen mit ca. 13% deutlich geringer im Vergleich zu *Leptospira* spp. (Tabelle 4). Beim TULV konnten die Prävalenzen in 2019, nach einer Verringerung in 2018, wieder das Niveau von 2017 erreichen. Die Schwankungen zwischen den Jahren waren also insgesamt deutlich geringer im Vergleich zu *Leptospira* spp.

Tabelle 4 **Übersicht Prävalenzen TULV**

Zusammenstellung aller Untersuchungsergebnisse zu TULV auf Artniveau.

	2017				2018				2019				Gesamt			
Art	N negativ	N positiv	N gesamt	%	N negativ	N positiv	N gesamt	%	N negativ	N positiv	N gesamt	%	N negativ	N positiv	N gesamt	%
Feldmaus (<i>M. arvalis</i>)	583	93	676	13,8	121	8	129	6,2	741	113	854	13,2	1.445	214	1.659	12,9
Erdmaus (<i>M. agrestis</i>)	12	0	12	0	4	0	4	0	0	0	0	NA	16	0	16	0
Kleinwühlmaus (<i>M. subterraneus</i>)	3	0	3	0	0	0	0	NA	0	0	0	NA	3	0	3	0
Gesamtergebnis	589	93	691	13,5	125	8	133	6,0	741	113	854	13	1.455	214	1.678	12,8

3.1.3 Zusammenhang Demographie, Biodiversität, Abundanz und Prävalenz

Der Aufbau der Ergebnisse spiegelt die verschiedenen Analyseebenen wider. Zunächst werden die Ergebnisse auf Individuenebene präsentiert, wobei der individuelle Infektionsstatus und der mögliche Einfluss demographischer Faktoren untersucht wurde. Darauf folgt die Populationsebene, bei der Prävalenzen innerhalb der Population auf Einflussfaktoren wie Biodiversität, Abundanz in unterschiedlichen Habitaten untersucht wurden. Signifikante Ergebnisse aus den in 2.1.4 beschriebenen Modellen werden graphisch dargestellt.

3.1.3.1 Individuenebene

3.1.3.1.1 *Leptospira* spp.

Der Einfluss demographischer Faktoren auf das individuelle Infektionsrisiko mit *Leptospira* spp. unterschied sich gravierend zwischen Grünland und Waldhabitaten. Die Modellergebnisse für das Grünland sind in Tabelle 5 zusammengefasst. Hier dominierten die *Microtus* spp.-Arten bei denen das Gewicht (als eine Näherung für Alter) der entscheidende Faktor (Abbildung 8) für das Vorkommen einer Leptospiren-Infektion war. Mit zunehmendem Alter der Tiere wurde ein Nachweis von *Leptospira* spp. immer wahrscheinlicher. Das Geschlecht per se hatte keinen Einfluss auf die Infektionswahrscheinlichkeit. Nur in Interaktion mit dem Reproduktionsstatus spielte das Geschlecht eine Rolle. Tabelle 5 zeigt, dass reproduktiv aktive Männchen im Vergleich zu reproduktiv aktiven Weibchen eine signifikant höhere Wahrscheinlichkeit hatten, mit *Leptospira* spp. infiziert zu sein. Für Arten, die vornehmlich im Wald vorkommen (Rötelmaus, *Apodemus* spp.), gab es keinen statistisch signifikanten Zusammenhang zwischen individuellen demographischen Faktoren und dem Infektionsrisiko.

Tabelle 5 Modellergebnisse *Leptospira* spp. Demographie

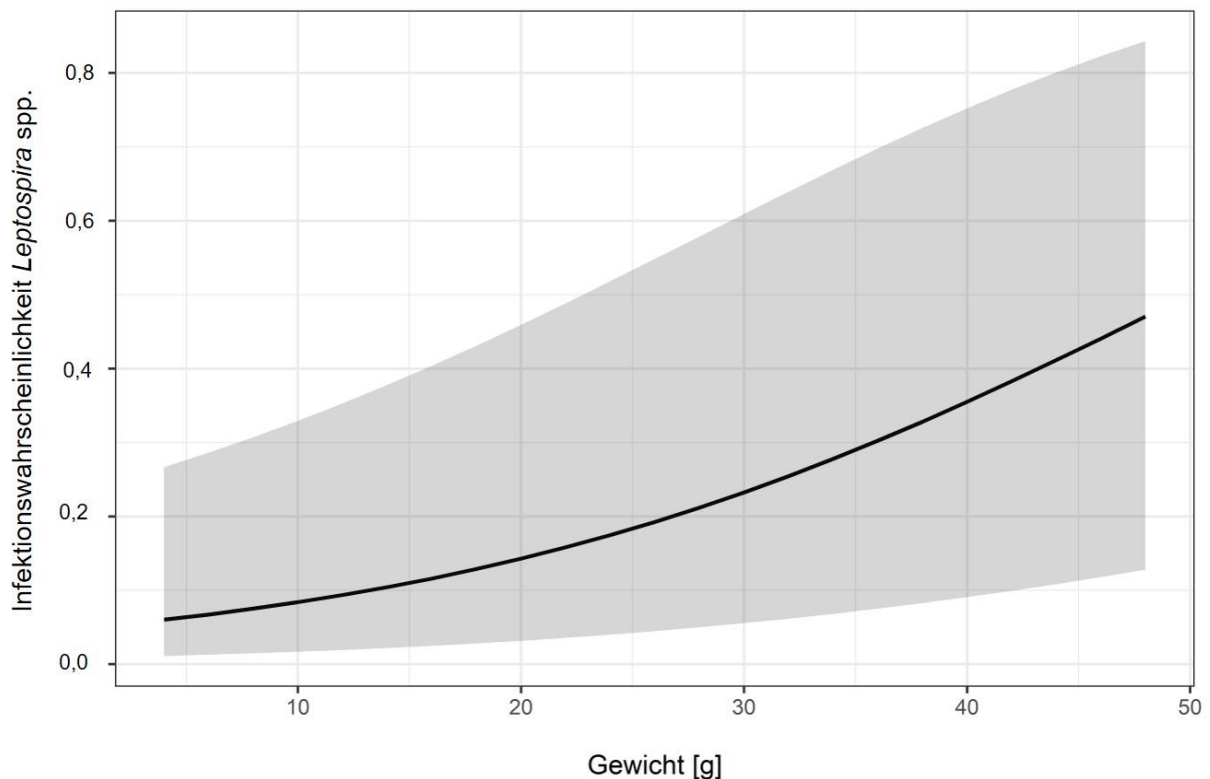
Ergebnisse des binomialen GLMM (GLMM: Infektionsstatus ~ Gewicht + Geschlecht * Reproduktionsstatus) für *Leptospira* spp. Bei kategorischen Faktoren wurde die jeweilige Referenzkategorie verwendet. Beim Geschlecht waren dies Männchen (m) und beim Reproduktionsstatus reproduktiv aktive Tiere (ja). Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,51.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	-3,1085	0,9209	-3,3750	0,0007
Geschlecht (m)	-0,1867	0,2562	-0,7290	0,4663
Reproduktion (ja)	0,0391	0,3251	0,1200	0,9043
Gewicht	0,0598	0,0161	3,7230	0,0002
Geschlecht (m): Reproduktion (ja)	0,9714	0,4002	2,4270	0,0152

Abbildung 8

**Einfluss von individuellem Gewicht auf *Leptospira* spp.
Infektionswahrscheinlichkeit**

Einzeleffekt des Faktors Gewicht auf die individuelle Wahrscheinlichkeit einer *Leptospira* spp. Infektion.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

3.1.3.1.2 TULV

Der Einfluss demographischer Faktoren auf den TULV-Infektionsstatus war vergleichbar mit dem bei *Leptospira* spp. (3.1.3.1.1). Ähnlich wie bei *Leptospira* spp. existierte ein positiver Zusammenhang zwischen dem Alter eines Individuums und der Infektionswahrscheinlichkeit (Abbildung 10). Wie auch bei *Leptospira* spp. gab es bei TULV zwar kein signifikant höheres Infektionsrisiko bei reproduktiv aktiven Männchen im Vergleich zu reproduktiv aktiven Weibchen, allerdings eine Tendenz zu diesem Effekt (Tabelle 6).

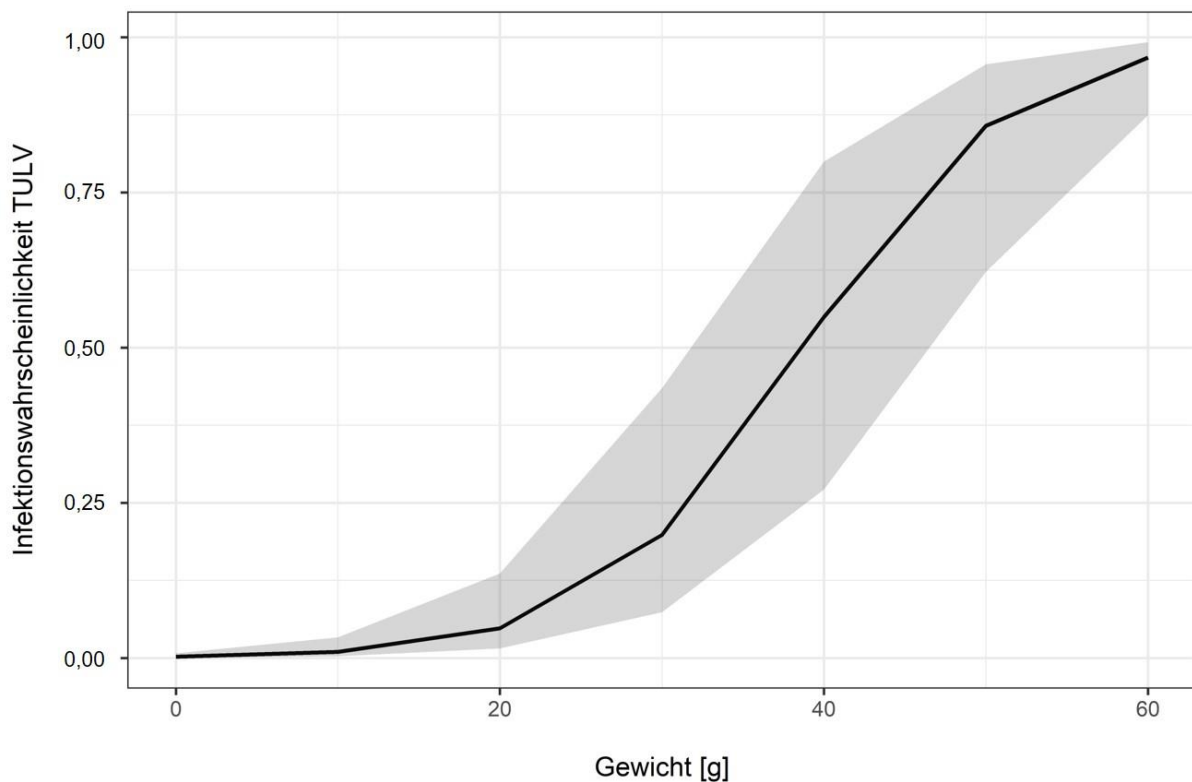
Tabelle 6 Modellergebnisse TULV Demographie

Ergebnisse des binomialen GLMM (GLMM: Infektionsstatus ~ Gewicht + Geschlecht * Reproduktionsstatus) für TULV. Bei kategorischen Faktoren wurde die jeweilige Referenzkategorie verwendet. Beim Geschlecht waren dies Männchen (m) und beim Reproduktionsstatus reproduktiv aktive Tiere (ja). Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,49.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	-6,2253	0,6950	-8,9570	<0,001
Geschlecht (m)	-0,0557	0,2027	-0,2750	0,7834
Reproduktion (ja)	-0,0780	0,2930	-0,2660	0,7901
Gewicht	0,1595	0,0139	11,5040	<0,001
Geschlecht (m): Reproduktion (ja)	0,6309	0,3488	1,8090	0,0705

Abbildung 9 Einfluss von individuellem Gewicht auf TULV Infektionswahrscheinlichkeit

Einzeleffekt des Faktors Gewicht auf die individuelle Wahrscheinlichkeit einer TULV Infektion.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

3.1.3.2 Populationsebene

Im Folgenden wurden die Zusammenhänge von Abundanz vs. Biodiversität, Prävalenz vs. Biodiversität und Abundanz vs. Prävalenz untersucht. Dies wurde für TULV im Grünland und für *Leptospira* spp. in beiden Habitaten durchgeführt.

3.1.3.2.1 TULV im Grünland

Für TULV im Grünland wurden nur die Infektionsdaten der Feldmaus analysiert, da keine der anderen *Microtus*-Arten positiv auf TULV getestet wurde. Es wurde ein signifikant negativer Zusammenhang zwischen der Abundanz und Biodiversität festgestellt (Tabelle 7, Abbildung 10). Eine hohe Biodiversität an Kleinsäugetern war also mit einer geringen Abundanz der Feldmaus verbunden. Die Abundanz der Feldmaus schwankte signifikant zwischen den Jahren und den Saisons (Tabelle 7). In 2018 waren die Abundanzen signifikant geringer als 2017 und 2019 und im Frühjahr waren die Abundanzen signifikant geringer als im Sommer und im Herbst.

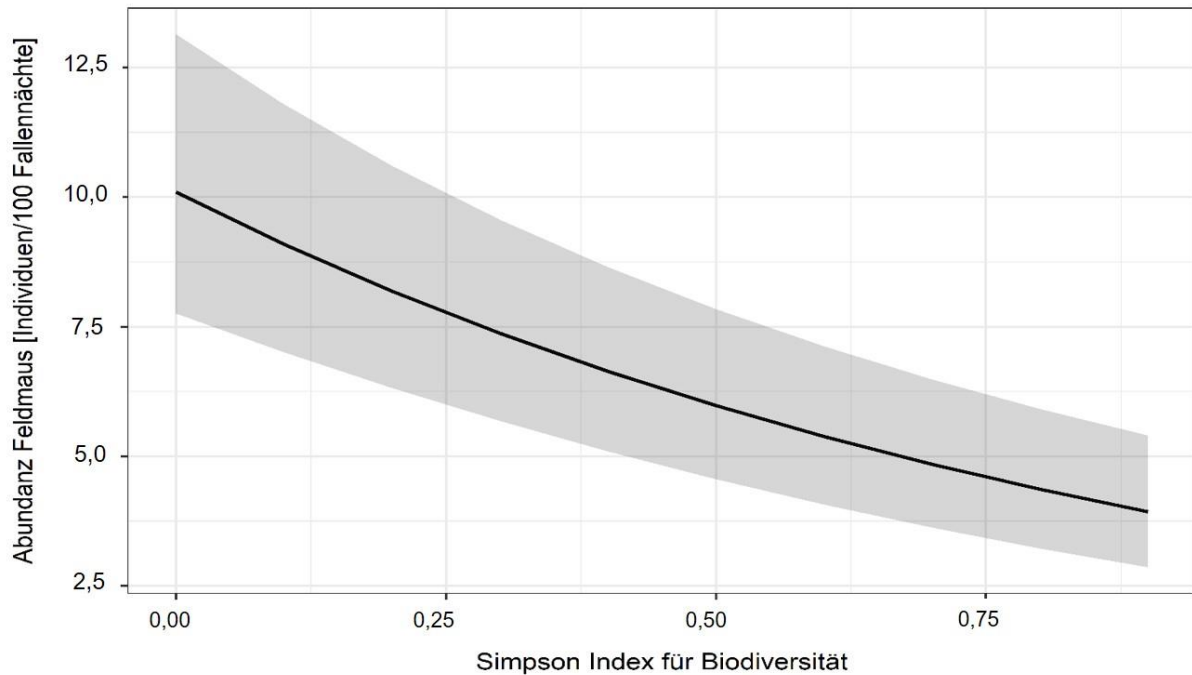
Tabelle 7 Modellergebnisse Feldmausabundanz vs. Biodiversität im Grünland

Ergebnisse des Poisson GLMM (GLMM: Abundanz (Feldmaus) ~ Biodiversität + Jahr + Saison) für TULV. Die hier verwendeten kategorischen Variablen (Jahr, Saison) hatten jeweils 3 Level. Präsentiert sind hier die Vergleiche aller Level untereinander mittels eines *Tukey* post-hoc Tests für den jeweiligen Faktor. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,92.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	1,6461	0,2006	8,2060	<0,001
Biodiversität	-1,0486	0,1332	-7,8730	<0,001
Jahr				
2017 vs. 2018	1,5055	0,1874	8,0340	<0,001
2017 vs. 2019	0,0199	0,1649	0,1210	0,9920
2018 vs. 2019	-1,4856	0,1886	-7,8790	<0,001
Saison				
Frühjahr vs. Herbst	-1,4248	0,1859	-7,6660	<0,001
Frühjahr vs. Sommer	-1,2671	0,1871	-6,7720	<0,001
Herbst vs. Sommer	0,1577	0,1657	0,9520	0,6070

Abbildung 10 Zusammenhang von Feldmausabundanz und Biodiversität (TULV)

Einzeleffekt des Faktors Biodiversität auf die Abundanz der Feldmaus.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Weiterführend wurde im nächsten Modellierungsansatz ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen der Abundanz der Feldmaus auf der jeweiligen Fläche, sowie der Prävalenz des TULV nachgewiesen (Tabelle 8, Abbildung 11). Somit wurde für TULV eine positive, direkte Dichteabhängigkeit in der vorliegenden Studie nachgewiesen. Je höher die Abundanz der Feldmaus, desto höher war die Prävalenz von TULV innerhalb der Population. Die TULV Prävalenz an sich zeigte zwar im Jahresvergleich keine signifikanten Unterschiede, wohl aber zwischen den Saisons mit den höchsten Prävalenzen im Frühjahr (Tabelle 8).

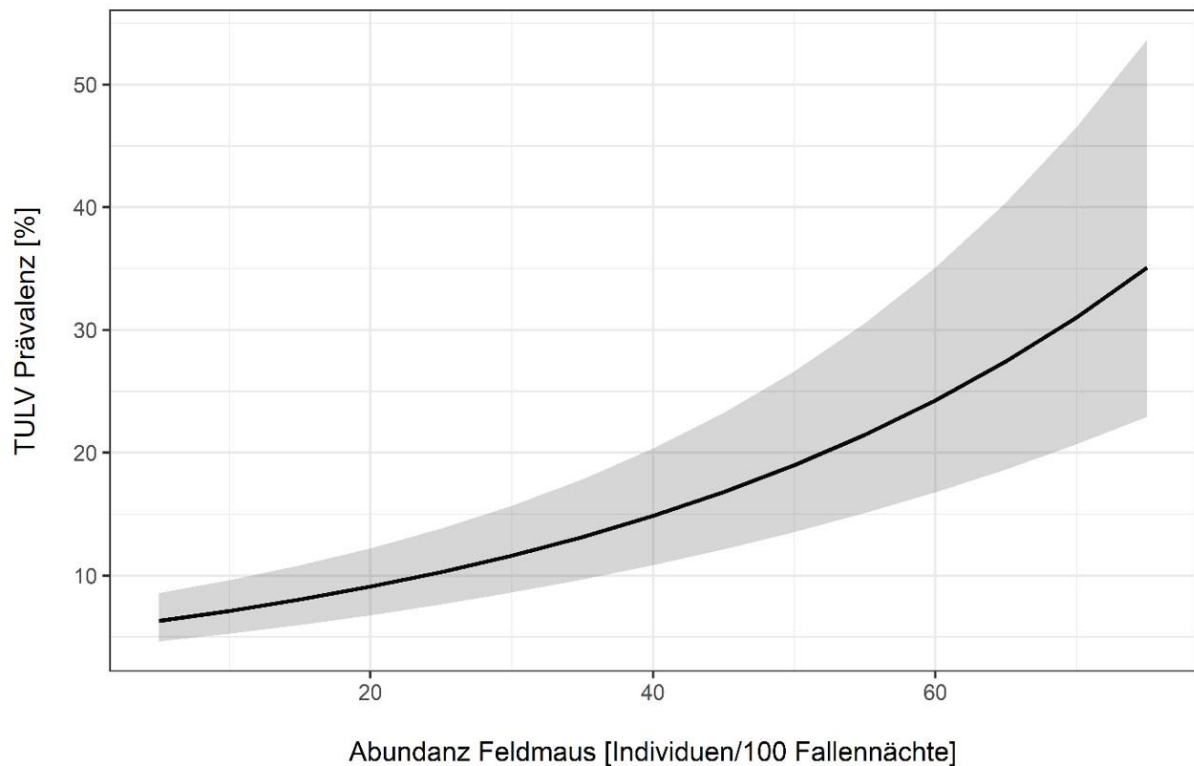
Tabelle 8 **Modellergebnisse TULV-Prävalenz vs. Feldmausabundanz im Grünland**

Ergebnisse des Poisson GLMM (GLMM: Prävalenz (TULV) ~ Abundanz (Feldmaus) + Jahr + Saison) für TULV. Die hier verwendeten kategorischen Variablen (Jahr, Saison) hatten jeweils 3 Level. Präsentiert sind hier die Vergleiche aller Level untereinander mittels eines *Tukey* post-hoc Tests für den jeweiligen Faktor. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,87.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	2,5180	0,1897	13,2760	<0,001
Abundanz	0,0246	0,0029	8,5230	<0,001
Jahr				
2017 vs. 2018	-0,0993	0,1871	-0,5310	0,8530
2017 vs. 2019	0,0312	0,1183	0,2630	0,9620
2018 vs. 2019	0,1305	0,1898	0,6870	0,7660
Saison				
Frühjahr vs. Herbst	0,7495	0,1539	4,8700	<0,001
Frühjahr vs. Sommer	1,1013	0,1589	6,9290	<0,001
Herbst vs. Sommer	0,3518	0,1200	2,9310	<0,001

Abbildung 11 Zusammenhang von TULV-Prävalenz und Feldmausabundanz

Einzeleffekt des Faktors Abundanz auf die Prävalenz von TULV in der Feldmaus.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Zwischen der Biodiversität und TULV-Prävalenz konnte ein signifikant negativer Zusammenhang festgestellt werden (Tabelle 9, Abbildung 12). Steigende Biodiversität war daher mit sinkender Prävalenz assoziiert.

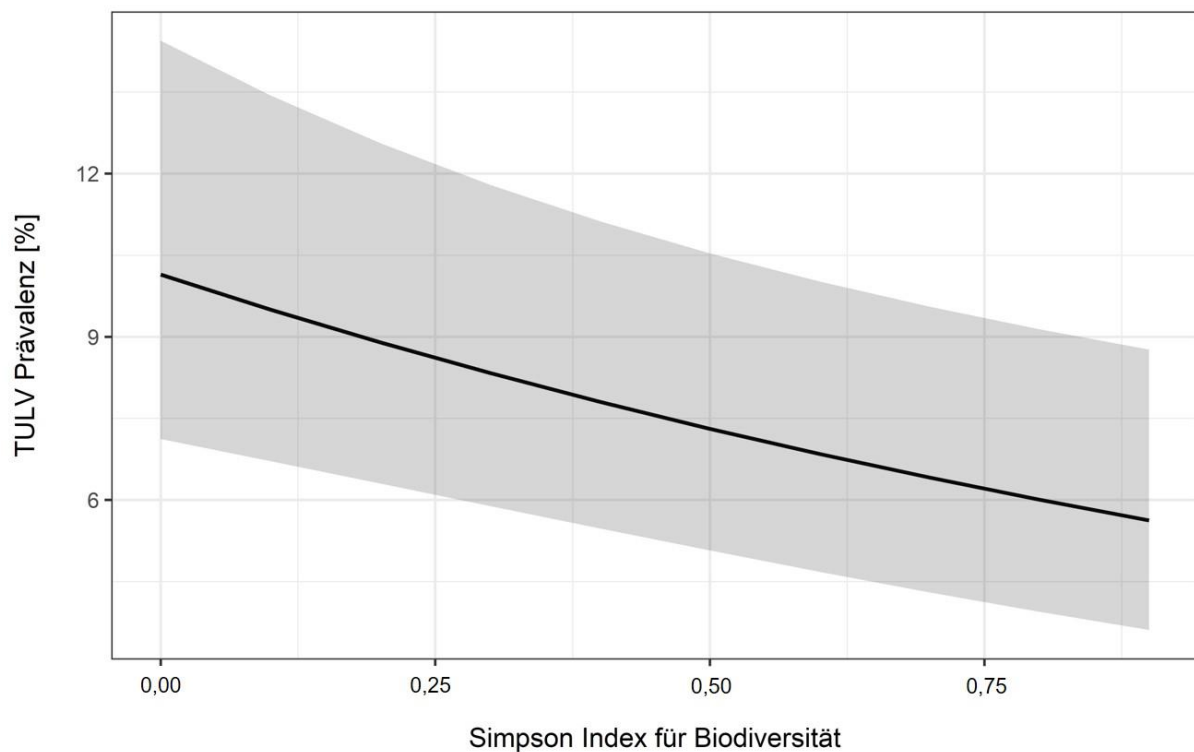
Tabelle 9 Modellergebnisse TULV-Prävalenz vs. Biodiversität im Grünland

Ergebnisse des Poisson GLMM (GLMM: Prävalenz (TULV) ~ Biodiversität + Jahr + Saison) für TULV. Die hier verwendeten kategorischen Variablen (Jahr, Saison) hatten jeweils 3 Level. Präsentiert sind hier die Vergleiche aller Level untereinander mittels eines *Tukey* post-hoc Tests für den jeweiligen Faktor. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,86.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	2,7210	0,2597	10,4760	<0,001
Biodiversität	-0,6552	0,2016	-3,2510	0,0012
Jahr				
2017 vs. 2018	0,4398	0,2715	1,6200	0,2350
2017 vs. 2019	0,0476	0,2142	0,2220	0,9730
2018 vs. 2019	-0,3922	0,2734	-1,4350	0,3200
Saison				
Frühjahr vs. Herbst	0,2243	0,2555	0,8780	0,6531
Frühjahr vs. Sommer	0,5826	0,2603	2,2380	0,0646
Herbst vs. Sommer	0,3583	0,2176	1,6470	0,2248

Abbildung 12 Zusammenhang von Biodiversität und TULV-Prävalenz in Feldmäusen

Einzeleffekt des Faktors Biodiversität auf die Prävalenz von TULV in der Feldmaus.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Aufgrund dieses Ergebnisses wurde der weiterführenden Frage nachgegangen, ob es sich bei dem in Abbildung 12 dargestellten Zusammenhang um einen Effekt der Biodiversität per se handelte oder ob einzelne Arten bzw. Artengruppen vielleicht dafür verantwortlich waren. Eine tiefergehendes GLMM analysierte die Prävalenz von TULV bei der Feldmaus in Abhängigkeit von den Abundanzen anderer Arten auf den jeweiligen Grünlandflächen. Die dominanten Arten neben der Feldmaus waren dabei *Apodemus* spp. sowie die Waldspitzmaus (*S. araneus*). Hierbei stellte sich heraus, dass mit zunehmender Abundanz der Waldspitzmaus die TULV-Prävalenz bei der Feldmaus signifikant abnahm (Tabelle 10, Abbildung 13).

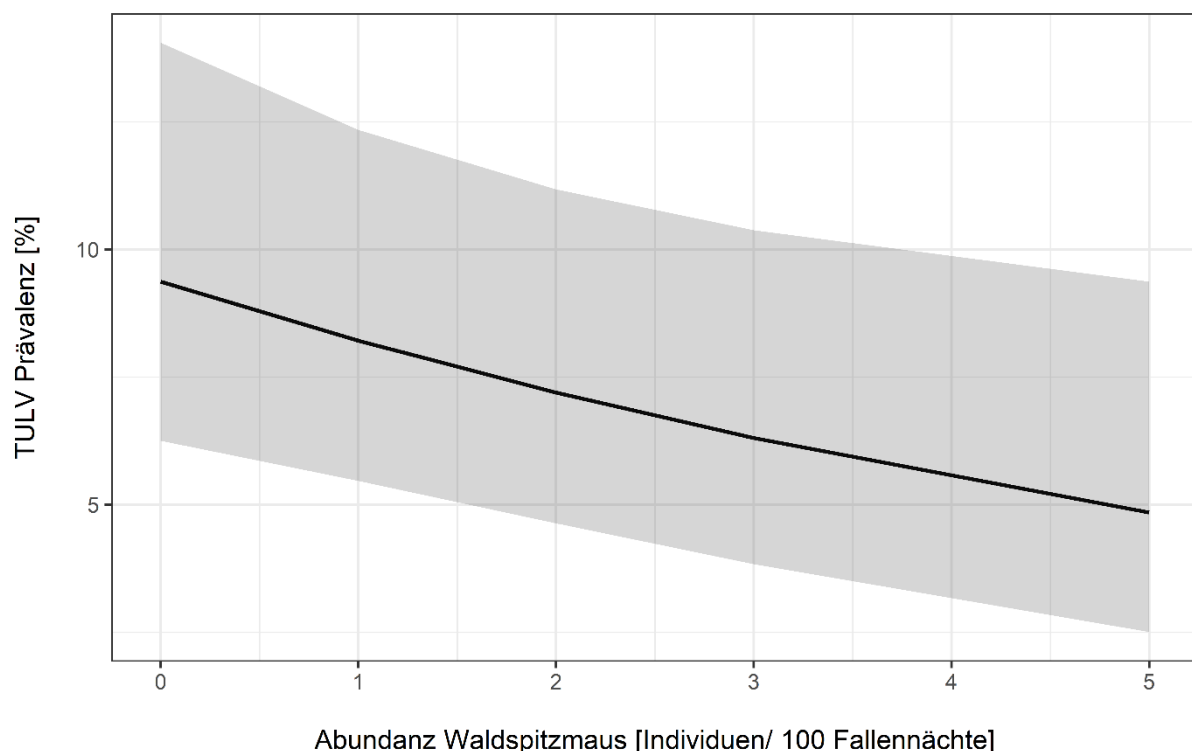
Tabelle 10 Modellergebnisse TULV-Prävalenz vs. Abundanz Waldspitzmaus im Grünland

Ergebnisse des Poisson GLMM (GLMM: Prävalenz (TULV) ~ Abundanz (Waldspitzmaus)) für TULV. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,86.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	2,2314	0,2024	11,0240	<0,001
Abundanz Waldspitzmaus	-0,1264	0,0582	-2,1720	0,0298

Abbildung 13 Zusammenhang von TULV-Prävalenz in der Feldmaus und der Abundanz der Waldspitzmaus auf dem Grünland

Einzeleffekt des Faktors Abundanz Waldspitzmaus auf die Prävalenz von TULV in der Feldmaus.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

3.1.3.2.2 *Leptospira* spp. im Grünland

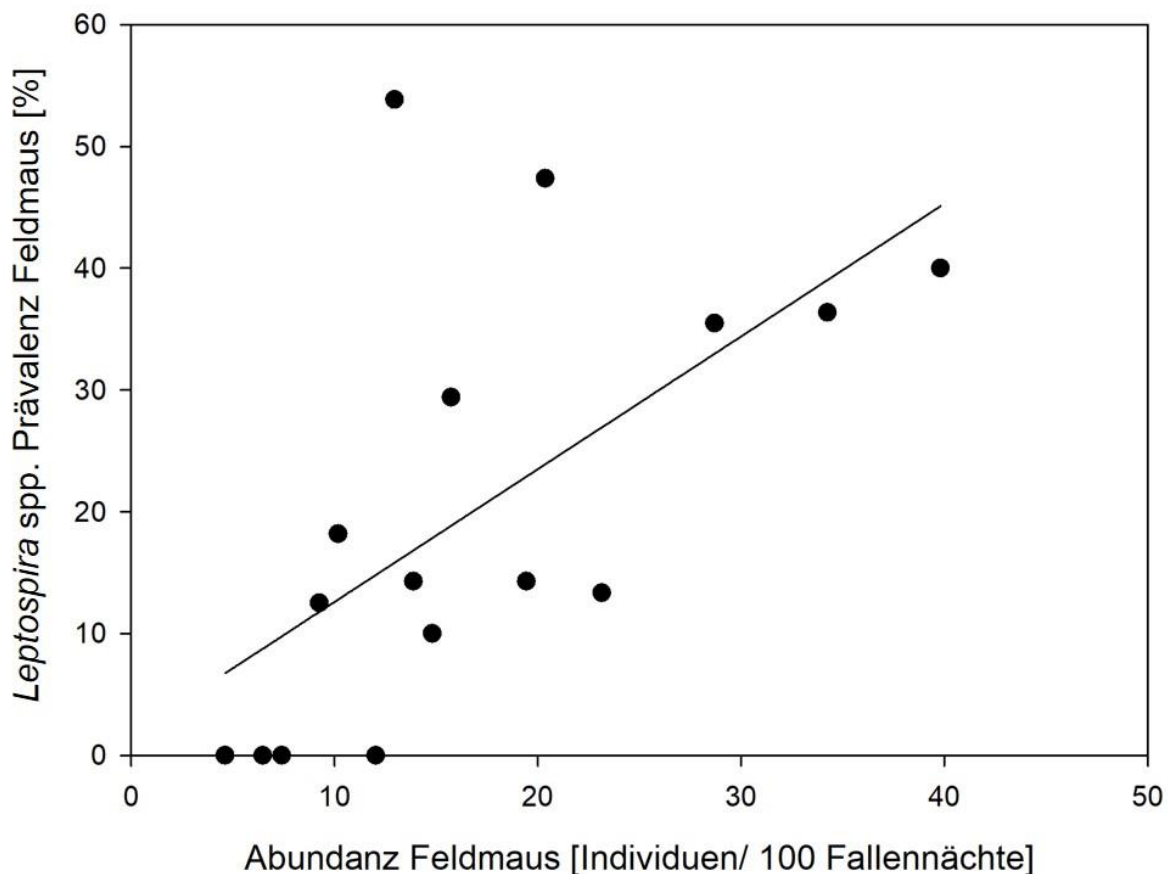
In diesem Abschnitt wurden von den Grünlandflächen lediglich Daten von Feldmäusen verwendet, da nur sie in ausreichender Zahl vorhanden waren, um Prävalenzen zu berechnen (mindestens 5 Individuen pro Population). An einem Teil der hier in der lipL32 PCR positiv getesteten Tiere wurde eine weiterführende SecY-Sequenzierung zur Identifizierung der spezifischen *Leptospira* Spezies gemacht. Von 210 positiv getesteten Feldmäusen gelang dies bei 84 Tieren. Bei allen Tieren wurde *Leptospira kirschneri* nachgewiesen und so konnte davon ausgegangen werden, dass in den Feldmäusen in dieser Studie in den Tieren sehr wahrscheinlich nur *Leptospira kirschneri* zirkulierte.

In die Analyse von *Leptospira* spp. in Feldmäusen flossen nur Daten von 2017 ein, da in den folgenden beiden Jahren fast keine positiven Tiere gefunden werden konnten. Aufgrund dieser Tatsache musste auf ein globales gemischtes Modell verzichtet werden und es wurden einzelne lineare Regressionen mit den Rohdaten (Abbildung 14), aber auch mit saisonalen Wachstumsraten durchgeführt (Abbildung 15).

Hierbei konnte ein positiver Zusammenhang zwischen der Abundanz der Feldmaus und der *Leptospira* spp. Prävalenz im Sommer gefunden werden ($r^2=0,37$, $p<0,05$; Abbildung 14). Damit wurde auch *Leptospira* spp. dichteabhängig innerhalb der Population übertragen.

Abbildung 14 **Zusammenhang von Feldmausabundanz und Prävalenz (Grünland; *Leptospira* spp.)**

Lineare Korrelation des Zusammenhangs von Feldmausabundanz und Prävalenz (Grünland; *Leptospira* spp.) zwischen Frühjahr und Sommer.

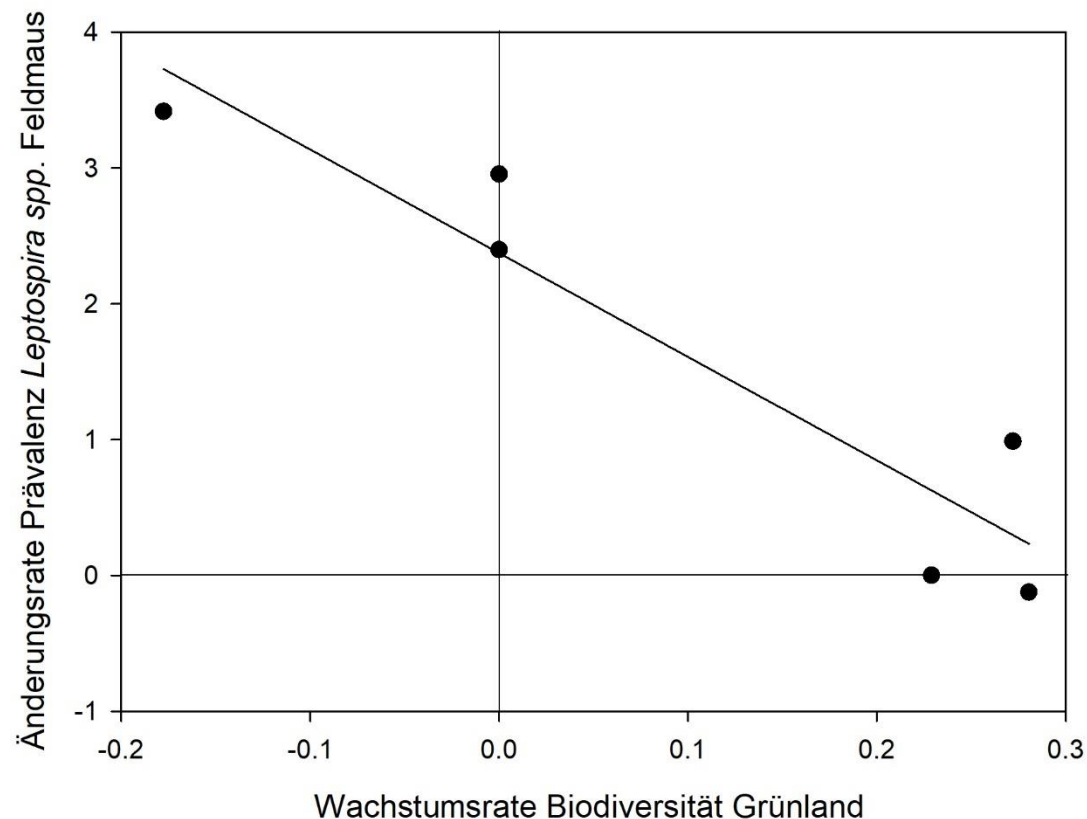


Quelle: eigene Darstellung, JKI

Ein Zusammenhang zwischen Biodiversität und der Prävalenz von *Leptospira* spp. konnte nur für Wachstumsraten von Frühjahr zum Sommer gefunden werden. Dieser Zusammenhang war signifikant negativ, basierte aber nur auf sechs Datenpunkten ($r^2=0,88$, $p<0,01$; Abbildung 15).

Abbildung 15 **Zusammenhang von Biodiversität und Prävalenz (Grünland; *Leptospira* spp.) zwischen Frühjahr und Sommer**

Lineare Korrelation des Zusammenhangs von Biodiversität und Prävalenz (Grünland; *Leptospira* spp.) zwischen Frühjahr und Sommer.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

3.1.3.2.3 *Leptospira* spp. im Wald

Im Wald ist *Leptospira* spp., im Vergleich zu TULV, als ubiquitär anzusehen und *L. kirschneri* und *L. borgpeterseni* waren in allen vorkommenden Arten vertreten. Daher wurden in diesem Abschnitt die Leptospiren-Prävalenz und Abundanz der gesamten Kleinsäugergesellschaft für die Analyse genutzt. Für die gesamte Kleinsäugergesellschaft konnte etabliert werden, dass mit höherer Abundanz eine höhere Prävalenz an *Leptospira* spp. einhergeht (Tabelle 11; Abbildung 16).

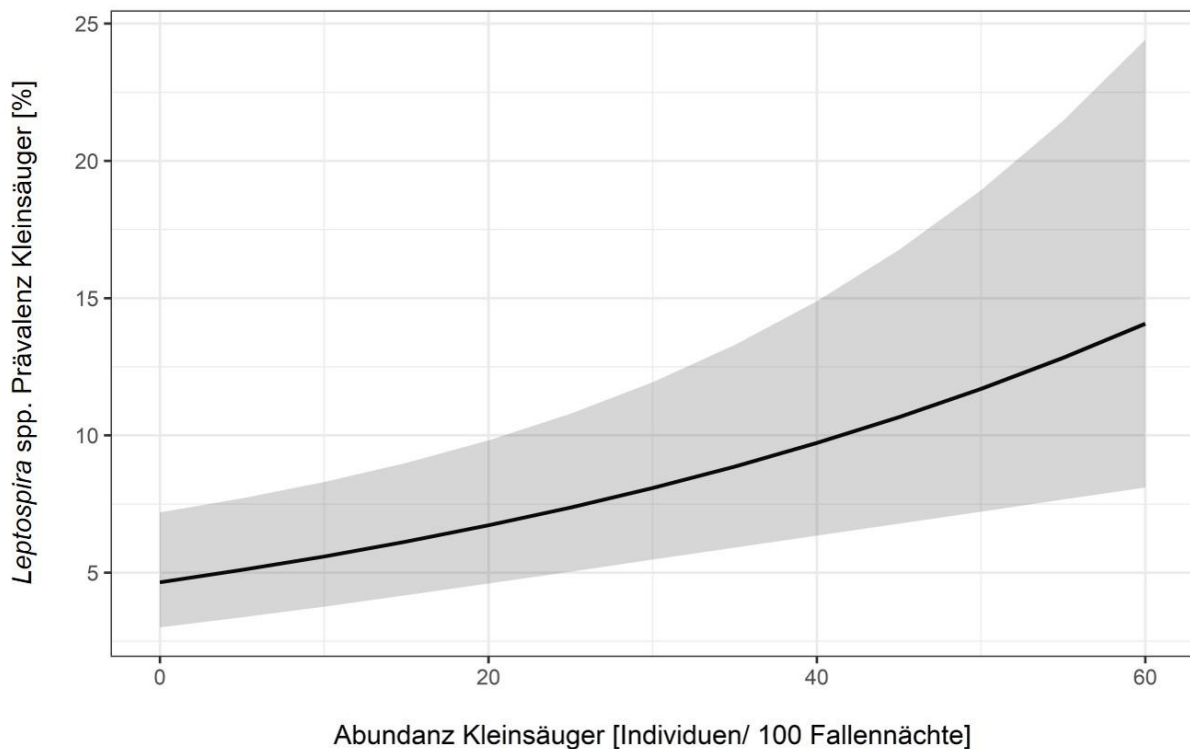
Tabelle 11 **Modellergebnisse *Leptospira* spp.-Prävalenz vs. Abundanz Kleinsäuger im Wald**

Ergebnisse des Poisson GLMM (GLMM: Prävalenz (*Leptospira* spp.) ~ Abundanz + Saison) für TULV. Die hier verwendete kategoriale Variable (Saison) hatten jeweils 3 Level. Präsentiert sind hier die Vergleiche aller Level untereinander mittels eines Tukey post-hoc Tests für den jeweiligen Faktor. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,98.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	-0,4285	0,3149	-1,3610	0,1735
Abundanz	0,0185	0,0053	3,5110	<0,001
Saison				
Frühjahr vs. Herbst	-2,6156	0,2626	-9,9600	<0,001
Frühjahr vs. Sommer	-2,7491	0,2656	-10,3490	<0,001
Herbst vs. Sommer	-0,1335	0,0745	-1,7920	0,1540

Abbildung 16 **Zusammenhang der Kleinsäugerabundanz und Prävalenz (*Leptospira* spp.; Wald)**

Einzeleffekt des Faktors Abundanz der Kleinsäugergesellschaft auf die Prävalenz von *Leptospira* spp. in allen Kleinsäugern (GLMM: Prävalenz (alle Kleinsäuger) ~ Abundanz (alle Kleinsäuger) + Saison).



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Die Analyse zeigte zusätzlich, dass der Zusammenhang zwischen Biodiversität und *Leptospira* spp. Prävalenz im Wald signifikant positiv war. Dies bedeutete, dass anders als bei *Leptospira* spp. im Grünland und TULV im Grünland, eine Zunahme der Biodiversität auch eine Zunahme der Leptospiren-Prävalenz bedingte (Tabelle 12). Dieser Zusammenhang war allerdings

zusätzlich stark von der Saison abhängig (Tabelle 12). Im Sommer und im Herbst war der amplifizierende Effekt deutlich stärker als im Frühjahr.

Tabelle 12 **Zusammenhang der Kleinsäuger-Prävalenz und Biodiversität (*Leptospira* spp.; Wald)**

Ergebnisse des Poisson GLMM (GLMM: Prävalenz (*Leptospira* spp.) ~ Biodiversität + Saison) für TULV. Die hier verwendete kategoriale Variable (Saison) hatten jeweils 3 Level. Präsentiert sind hier die Vergleiche aller Level untereinander mittels eines *Tukey* post-hoc Tests für den jeweiligen Faktor. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,98.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	0,0242	0,8176	0,0300	0,9760
Biodiversität	3,3632	0,5493	6,1220	<0,001
Saison				
Frühjahr vs. Herbst	-2,6809	0,2576	-10,4080	<0,001
Frühjahr vs. Sommer	-2,7870	0,2567	-10,8580	<0,001
Herbst vs. Sommer	-0,1062	0,0746	-1,4240	0,3040

Diese Ergebnisse wiesen auf einen Amplifikationseffekt bei *Leptospira* spp. im Wald hin, allerdings gab es keinen signifikanten Zusammenhang zwischen der Gesamtabundanz der Kleinsäuger und der Biodiversität. Dies warf die Frage auf, ob ein anderer Mechanismus einen überlagernden Effekt ausübte. Da *Leptospira* spp. in vielen Arten nachgewiesen wurde (Tabelle 3), war der nächste Schritt, nicht die Biodiversität per se, sondern die Zusammensetzung der Artengemeinschaft einzubeziehen. In einem Modell wurde daher das Verhältnis der beiden dominierenden Artengruppen im Wald als erklärende Variable verwendet. Zum einen die Rötelmaus und zum anderen die Gruppe der Waldmäuse (*Apodemus* spp.). Dieses Verhältnis wurde als dimensionsloser Wert zwischen 0 (100% Rötelmäuse) und 1 (100% *Apodemus* spp.) dargestellt. Tabelle 13 und Abbildung 20 zeigen, dass mit zunehmender Dominanz der *Apodemus*-Arten auch die Prävalenz von *Leptospira* spp. in der Kleinsäugergemeinschaft zunahm.

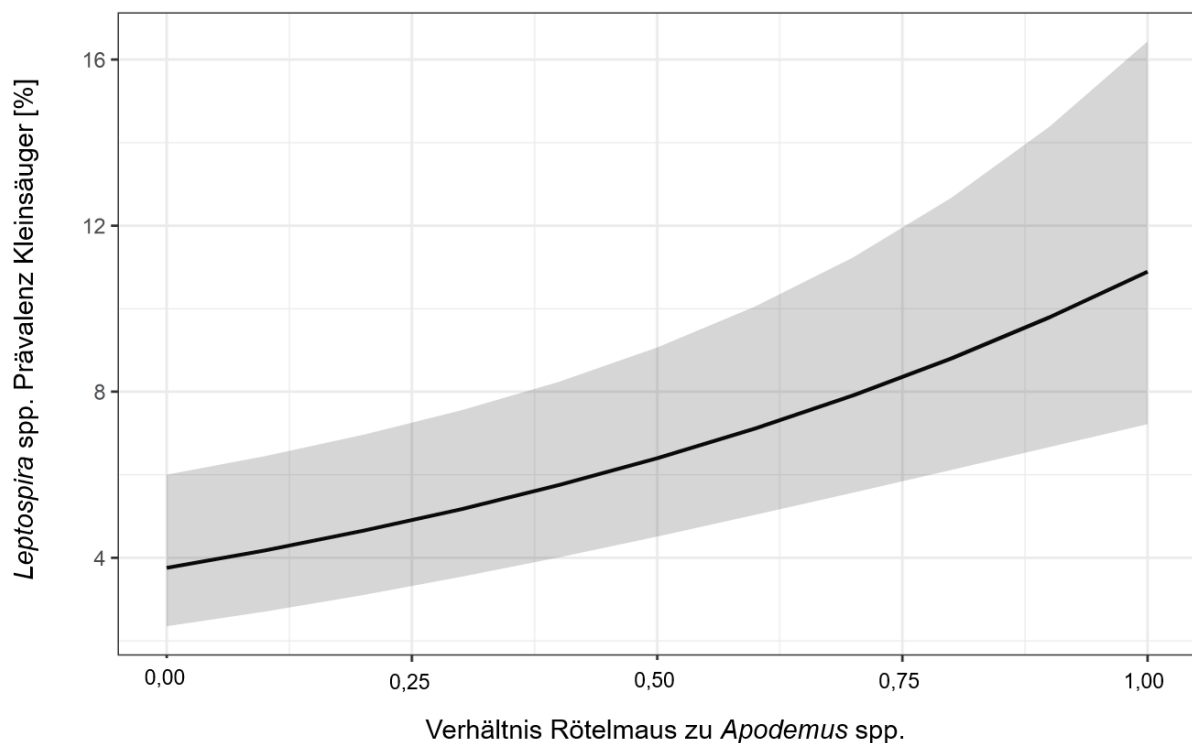
Tabelle 13 Modellergebnisse vom Zusammenhang des Verhältnisses von Rötelmaus zu *Apodemus* spp. und Prävalenz (*Leptospira* spp.; Wald)

Ergebnisse des Poisson GLMM (GLMM: Prävalenz ~ Rötelmaus vs. *Apodemus* spp + Saison) für TULV. Die hier verwendete kategoriale Variable (Saison) hatten jeweils 3 Level. Präsentiert sind hier die Vergleiche aller Level untereinander mittels eines Tukey post-hoc Tests für den jeweiligen Faktor. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,98.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	-0,8152	0,3449	-2,3640	0,0181
Verhältnis Rötelmaus vs. <i>Apodemus</i> spp.	1,0644	0,2756	3,8620	<0,001
Saison				
Frühjahr vs. Herbst	-2,8492	0,2580	-11,0450	<0,001
Frühjahr vs. Sommer	-2,9903	0,2559	-11,6860	<0,001
Herbst vs. Sommer	-0,1411	0,0737	-1,9150	0,1190

Abbildung 17 Zusammenhang des Verhältnisses von Rötelmaus zu *Apodemus* spp. und Prävalenz (*Leptospira* spp.; Wald)

Einzeleffekt des Faktors Rötelmaus vs. *Apodemus* spp. auf die Prävalenz von *Leptospira* spp. in allen Kleinsäugetieren (GLMM: Prävalenz ~ Rötelmaus vs. *Apodemus* spp + Saison).



Quelle: eigene Darstellung, JKI

3.1.3.3 Landschaftsebene

Auf dieser Ebene wurden zwei unterschiedliche Analysen durchgeführt. Als erstes wurde ein habitatspezifisches, *Leptospira* spp.-GLMM Modell generiert, um den Faktor „Distanz zum nächsten Wasserkörper“ (gemessen im Zentrum des Fanggrids) zu analysieren. Dieser Faktor stellte einen Näherungswert für die Gebietsfeuchte da. Für das Grünland wurde ein klarer Zusammenhang zwischen der Distanz der Fläche zum nächsten Wasserkörper und der Prävalenz von *Leptospira* spp. der jeweiligen Feldmaus-Population gefunden. Tabelle 14 und Abbildung 18 zeigen, dass Flächen, die sich näher an einer Wasserquelle befanden, auch höhere *Leptospira* spp. Prävalenzen aufwiesen. Dies war nur im Grünland der Fall und konnte nicht für den Wald bestätigt werden.

Tabelle 14 **Zusammenhang der Kleinsäuger-Prävalenz und Gebietsfeuchte (*Leptospira* spp.; Grünland)**

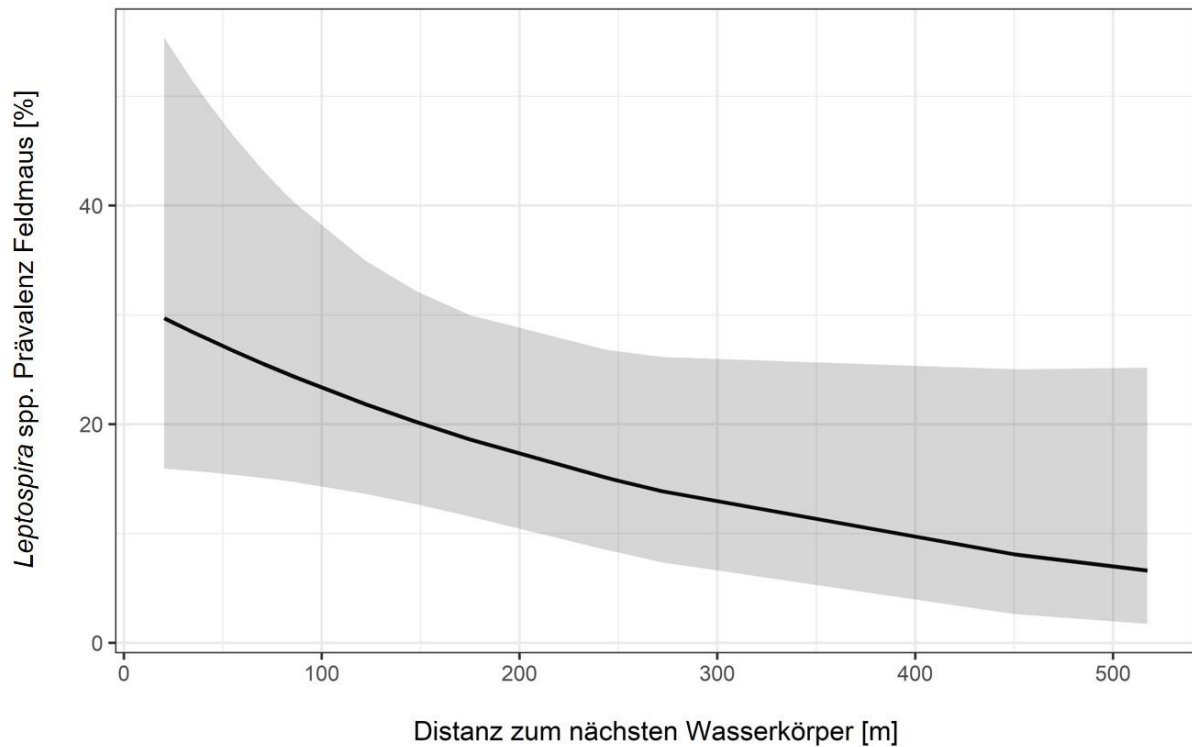
Ergebnisse des Poisson GLMM (GLMM: Prävalenz (*Leptospira* spp.) ~ Gebietsfeuchte + Saison) für TULV. Bei kategorischen Faktoren wurde die jeweilige Referenzkategorie verwendet. Bei der Saison ist es der Sommer. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,98.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	z-Wert	p-Wert
Intercept	3,8812	0,3440	11,2810	<0,001
Gebietsfeuchte	-0,0039	0,0017	-2,2500	0,0244
Saison (Sommer)	-0,8838	0,1061	-8,3340	<0,001
Distanz:Saison (Sommer)	0,0018	0,0006	2,9270	0,0034

Abbildung 18

Zusammenhang zwischen Gebietsfeuchte und *Leptospira* spp. Prävalenz im Grünland

Einzeleffekt des Faktors Distanz zum nächsten Wasserkörper auf die Prävalenz von *Leptospira* spp. in der Feldmaus (GLMM: Prävalenz ~ Distanz zum nächsten Wasserkörper * Saison).



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Die Generierung der anderen Landschaftsparameter aus dem CORINE Landnutzungsdatensatz (4 Landnutzungstypen, 4 Puffer) resultierte in einem globalen Modell mit 16 Parametern. Aufgrund von starker Multikollinearität zwischen den Faktoren sowie den einzelnen Pufferzonen wurde ein Selektionsprozess etabliert. Mithilfe von *Multi Model Inference* wurden alle möglichen Parameterzusammensetzungen getestet und die besten Modelle hiervon durch *model averaging* zusammengefasst (*dredge* function im *MuMIn*-package in R). Da alle betrachteten Pathogene eine direkte positive Dichteabhängigkeit zeigten, wurden in einem Modell die Feldmausabundanzen im Grünland als Zielvariable gewählt (Tabelle 15) und im anderen Modell die Gesamtabundanz aller Kleinsäuger im Wald (Tabelle 16). Tabelle 15 zeigt die Ergebnisse für das Abundanz-Modell des Grünlandes. Der Selektionsprozess zeigte, dass mit zunehmender Urbanisierung (Siedlung, Industrie) in unmittelbarer Nähe der Untersuchungsfläche (500m) auch die Abundanz der Feldmaus abnahm. Weiterhin waren die Bedeckung von Ackerland im Umkreis von 2.000m positiv und der Anteil von Grünland im Umkreis von 5.000m negativ mit der Feldmausabundanz assoziiert. In Tabelle 16 ist zu sehen, dass in unmittelbarer Umgebung von Wäldern das Grünland einen negativen und das Ackerland einen positiven (in 2.000m negativen) Einfluss auf die Gesamtabundanz aller Kleinsäuger hatten. In 1.000m Umgebung war eine steigende Urbanisierung für die Gesamtabundanz der Kleinsäuger in Wäldern eher förderlich.

Tabelle 15 **Zusammenhang Feldmausabundanz im Grünland und Landschaftsparameter der Umgebung**

Finales gemitteltes Modell nach *Multi Model Inference* aller verfügbaren Parameter Wald. + bedeutet positiv mit der Feldmausabundanz assoziiert, - negativ.

	500	1.000	2.000	5.000
Grünland				-
Ackerland			+	
Wald				
Stadt	-			

Tabelle 16 **Zusammenhang Kleinsäugerabundanz im Wald und Landschaftsparameter der Umgebung**

Finales gemitteltes Modell nach *Multi Model Inference* aller verfügbaren Parameter im Wald. + bedeutet positiv mit der Kleinsäugerabundanz assoziiert, - negativ.

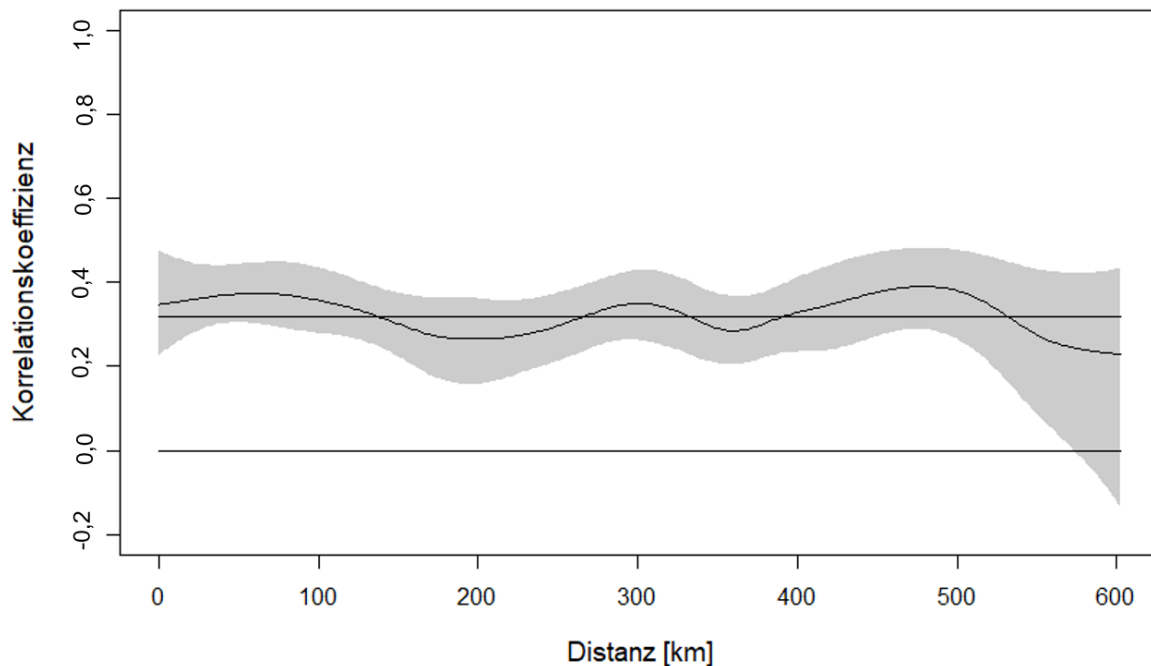
	500	1.000	2.000	5.000
Grünland	-			
Ackerland	+		-	
Wald				
Stadt		+		

3.2 Zeitserien

Die Auswertung der Zeitserien ergab, dass die jährlichen Wachstumsraten von Rattenmeldung über große Distanzen positiv miteinander korrelierten. In Abbildung 19 ist die Distanzkorrelation dargestellt. Über eine Entfernung von über 500km war der Korrelationskoeffizient im Mittel 0,34. Auch die grau hinterlegten Konfidenzintervalle sind über die komplette Distanz im positiven Bereich. Bei Distanzen über 500km verbreitern sich die Konfidenzintervalle und schneiden die 0. Dies lag vermutlich daran, dass für die höchsten Distanzen am Rande des abgedeckten Gebietes eine geringere Stichprobenanzahl verfügbar war, wodurch sich die Schwankungsbreite folglich erhöhte.

Abbildung 19 Distanzkorrelation Rattenmeldungen in Mitteleuropa

Distanzkorrelation Rattenmeldungen in Mitteleuropa. Die beiden horizontalen Linien sind visuelle Hilfsmittel um den Korrelationskoeffizienten 0 und den gesamten mittleren Korrelationskoeffizienten des Modells, hier bei zirka 0,34, darzustellen.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

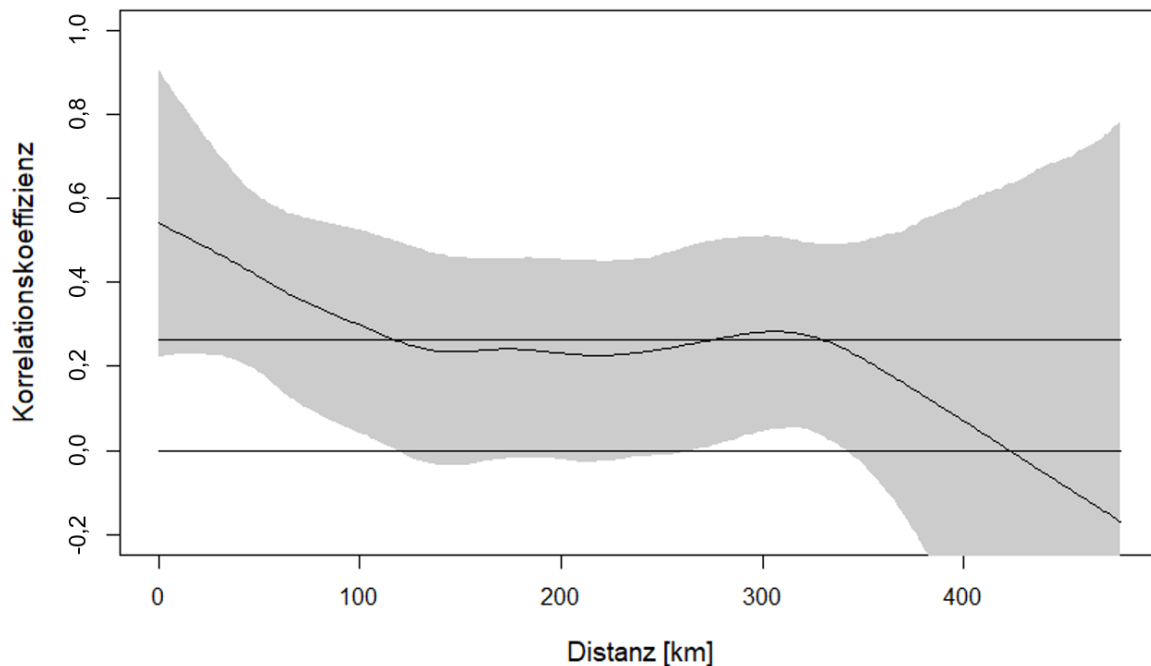
Die Zeitserien der Rötelmaus aus Deutschland konnten nicht in ihrer Gesamtheit analysiert werden. In vielen Landkreisen waren nur sporadisch Daten vorhanden und zusätzlich mussten alle Jahre aus der Analyse entfernt werden, bei denen aus weniger als fünf Landkreisen Daten vorlagen. Insgesamt wurden Daten aus 36 Landkreisen von 2000-2018 ausgewertet.

Auch die langfristigen Dynamiken der Rötelmäuse waren positiv über lange Distanzen miteinander korreliert (Abbildung 20). Im Unterschied zu den Rattenmeldungen schienen hier näher beieinander liegende Flächen stärker miteinander korreliert zu sein als weiter auseinander liegende Flächen. Dies wurde durch den Abfall des mittleren Korrelationskoeffizienten verdeutlicht, der sich ab ca. 100km Entfernung von $>0,5$ auf ca. 0,25 stabilisierte. Der Abfall ab ca. 350km Distanz war wiederum durch eine sporadische Datenverfügbarkeit in diesem Entfernungsbereich zu erklären.

Abbildung 20

Distanzkorrelation Rötelmausabundanzen in Deutschland

Distanzkorrelation Rötelmausabundanzen in Deutschland. Die beiden horizontalen Linien sind visuelle Hilfsmittel um den Korrelationskoeffizienten 0 und den gesamten mittleren Korrelationskoeffizienten des Modells, hier bei zirka 0,25, darzustellen.



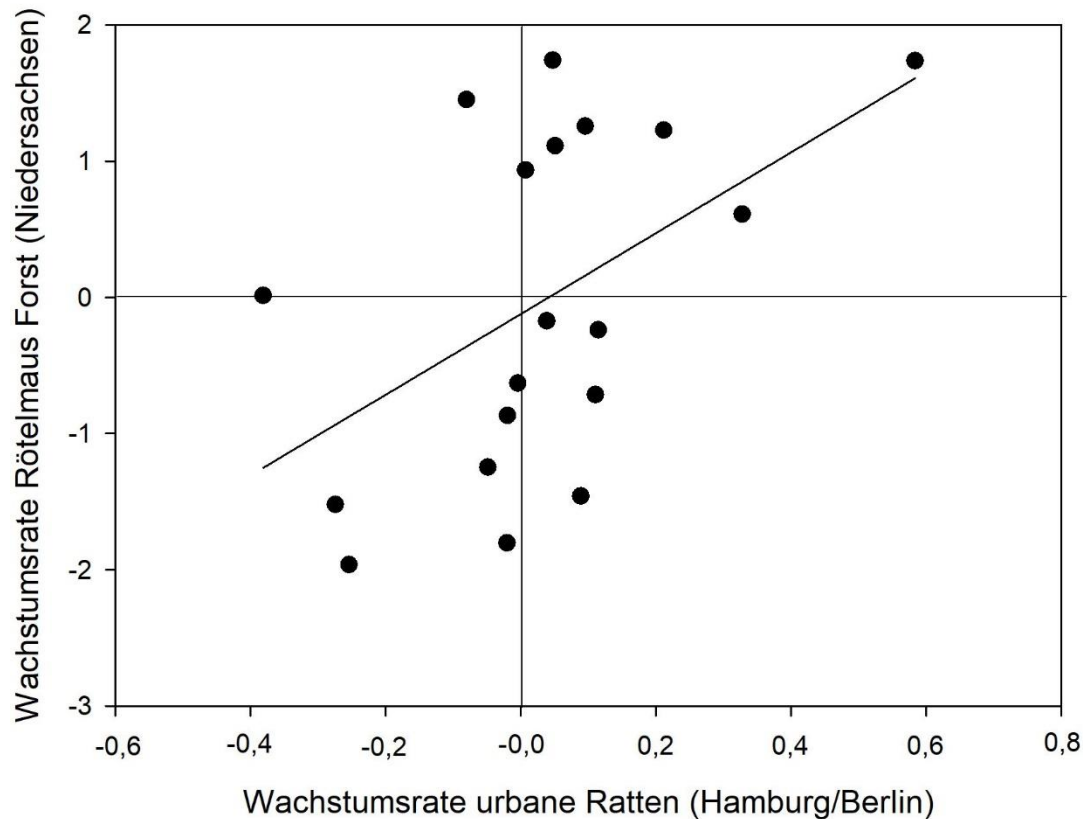
Quelle: eigene Darstellung, JKI

Um Datensätze von urbanen Ratten und Waldnagern vergleichend zu analysieren, wurden die kombinierten, mittleren Wachstumsraten von Rattenmeldungen aus dem urbanen Raum von Berlin und Hamburg und die Wachstumsraten von Rötelmauspopulationen aus dem Forst in Niedersachsen einbezogen, da hier die Datengrundlage durchgängig war. Daten über 18 Jahre zeigten eine signifikant positive Korrelation zwischen den Wachstumsraten von Rattenmeldungen in deutschen urbanen Zentren mit den Wachstumsraten von Rötelmauspopulationen aus dem Forstmonitoring Niedersachsen ($r^2=0,25$, $p<0,05$; Abbildung 21).

Abbildung 21

Zusammenhang Wachstumsraten von urbanen Rattenmeldungen und Rötelmäusen im Forst

Lineare Korrelation zwischen urbanen Rattenmeldungen und Rötelmäusen im Forst.



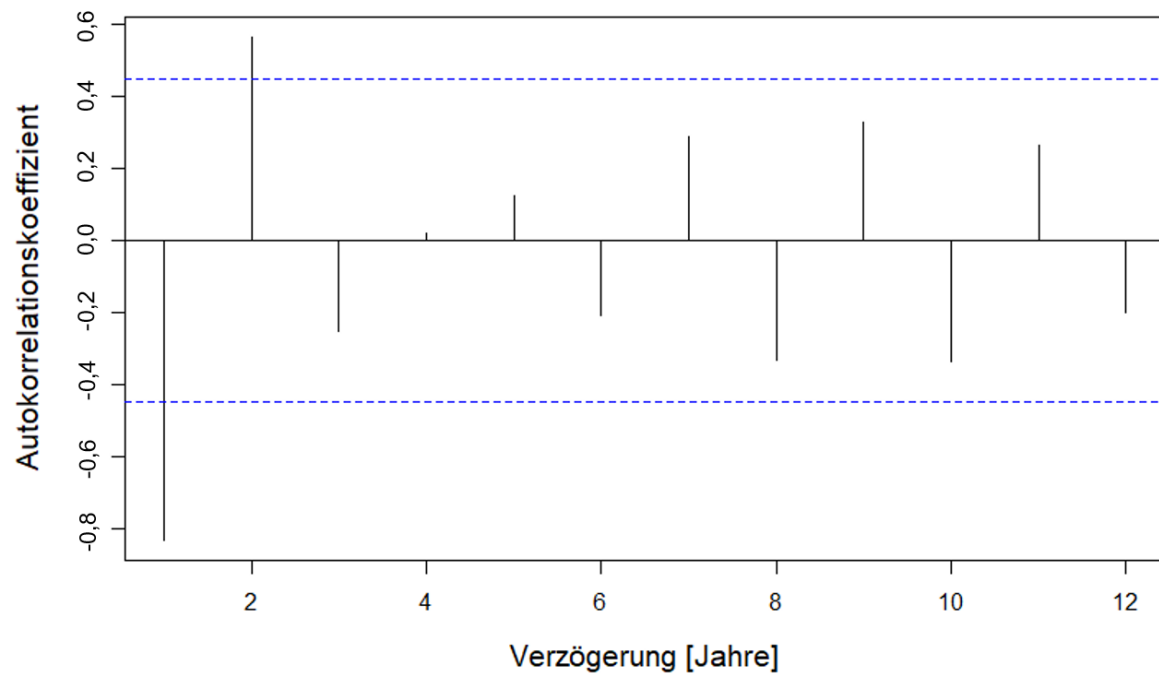
Quelle: eigene Darstellung, JKI

Der gleiche Datensatz wurde dann mit klassischen Zeitserien-Methoden analysiert, um Ähnlichkeiten in den zugrundeliegenden Autokorrelationsstrukturen aufzudecken. Abbildung 22 zeigt, dass die Rötelmaus-Abundanz des jeweiligen Jahres signifikant negativ mit der Abundanz des Vorjahres und signifikant positiv mit der Abundanz zwei Jahre vorher assoziiert war. Dies deutet auf einen 2-3 Jahreszyklus in den Populationsdynamiken der Rötelmaus hin.

Bei den Rattenmeldungen aus den deutschen Städten war nur das erste Jahr negativ mit dem vorherigen Jahr korreliert (Abbildung 23). Die nachfolgenden beiden Jahre (Verzögerung 2, 3 Jahre) zeigten eine vergleichbare Struktur wie bei den Rötelmäusen, allerdings ohne die formale Grenze der Signifikanz zu über- bzw. unterschreiten.

Abbildung 22 Autokorrelationsstruktur Rötelmaus

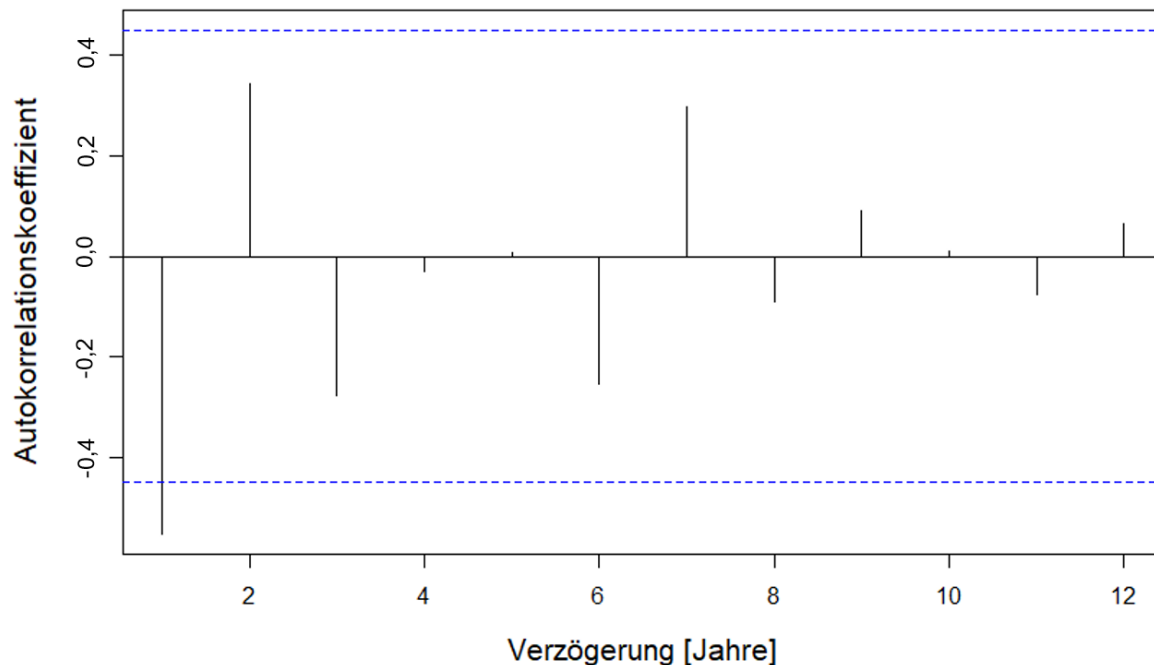
Zeitlichen Autokorrelationsstrukturen der Rötelmaus Zeitserien zu sehen aus Niedersachsen zu sehen. Die beiden gestrichelten horizontalen Linien zeigen die Signifikanzgrenze im positiven und negativen Bereich.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Abbildung 23 Autokorrelationsstruktur Rattenmeldungen

Zeitlichen Autokorrelationsstrukturen der Rattenmeldungen Zeitserien zu sehen aus Dänemark zu sehen. Die beiden gestrichelten horizontalen Linien zeigen die Signifikanzgrenze im positiven und negativen Bereich.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Auch der Grad der Urbanisierung könnte eine mögliche Einflussvariable auf die Dynamik der Rattenmeldungen sein. Wie Abbildung 24 und Tabelle 17 zeigen, gab es allerdings keinen signifikanten Zusammenhang in den Dänischen Daten zwischen der Einwohnerzahl und der jährlichen Wachstumsrate der Rattenpopulationen.

Tabelle 17 Analyse Wachstumsrate Rattenmeldungen Dänemark

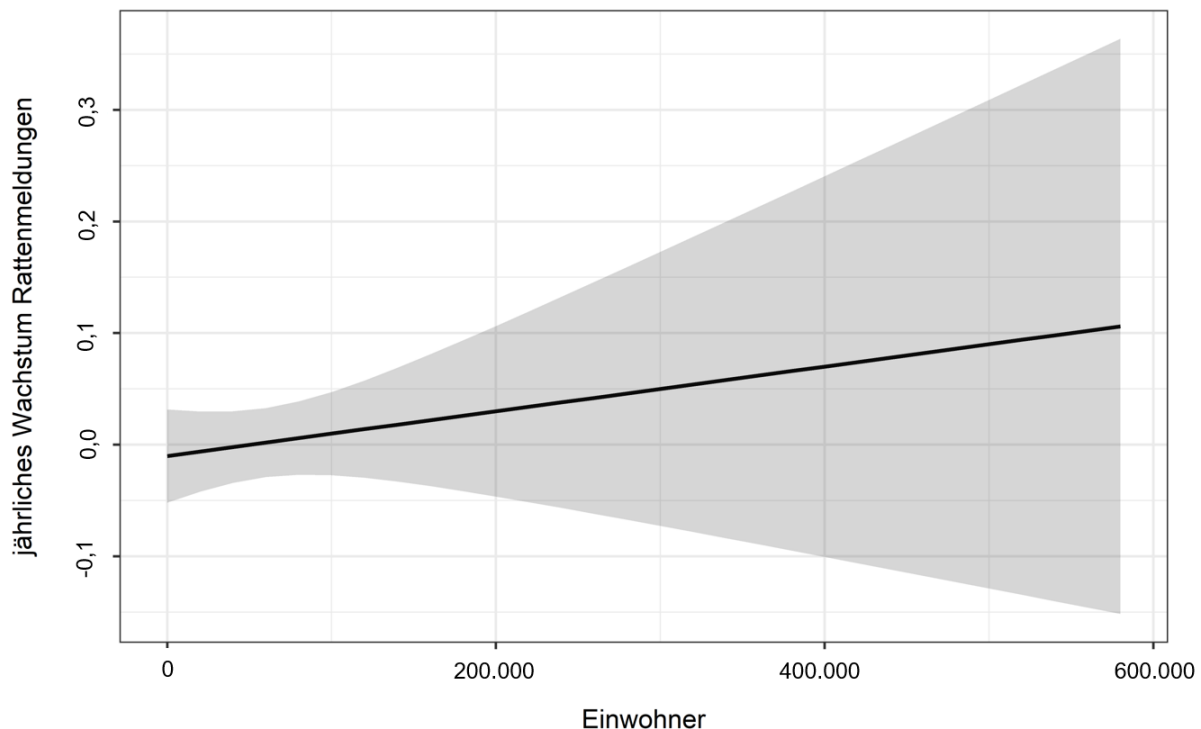
Ergebnisse des poisson GLMM (GLMM: Wachstum ~ Euro pro Einwohner + Einwohner + Jahr+ Kanalisation) für Wachstumsraten bei Rattenmeldungen in Dänemark. Bei kategorischen Faktoren wurde die jeweilige Referenzkategorie verwendet. Bei der Bekämpfung war dies die Bekämpfung in der Kanalisation. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,16.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	t-Wert	p-Wert
Intercept	0,2507	0,0512	4,8932	<0,001
Euro pro Einwohner	-0,0052	0,0013	-4,1248	<0,001
Einwohner	0,0000	0,0000	0,8031	0,4222
Bekämpfungsort [Kanalisation]	-0,0873	0,0354	-2,4635	0,0140

Abbildung 24

Zusammenhang Rattenmeldungen und Einwohner im Kreis

Zusammenhang Rattenmeldungen und Einwohner im Kreis (GLMM: Wachstum $\sim$ Euro pro Einwohner + Einwohner + Jahr+ Kanalisation); siehe Tabelle 17.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

Um zu etablieren ob die Bekämpfung selber ein möglicher Einflussfaktor auf die Schwankungen in den Rattenmeldungen sein könnte, wurde die Anzahl an Rattenmeldungen mit den Ausgaben für die Bekämpfung in Beziehung gesetzt. So konnte zum einen gezeigt werden, dass mit der Anzahl von Rattenmeldungen auch die Ausgaben für die Bekämpfung (als € Ausgabe pro Einwohner) stiegen (Abbildung 25; Tabelle 18). Des weiter konnte gezeigt werden, das als Resultat einer gesteigerten Bekämpfung das Wachstum an Rattenmeldungen zum nächsten Jahr abnimmt (Abbildung 26). Die Datengrundlage erlaubte auch eine Bewertung, ob eine Bekämpfung in der Kanalisation sich auf die Entwicklung der Rattenmeldungen auswirkt. Abbildung 27 zeigt, dass es einen signifikanten Unterschied zwischen den Bekämpfungsstrategien gab, allerdings zeigen Jahre/Kommunen in denen in der Kanalisation bekämpft wurde ein höheres Wachstum an Meldungen im Vergleich zu Kommunen wo nicht in der Kanalisation behandelt wurde.

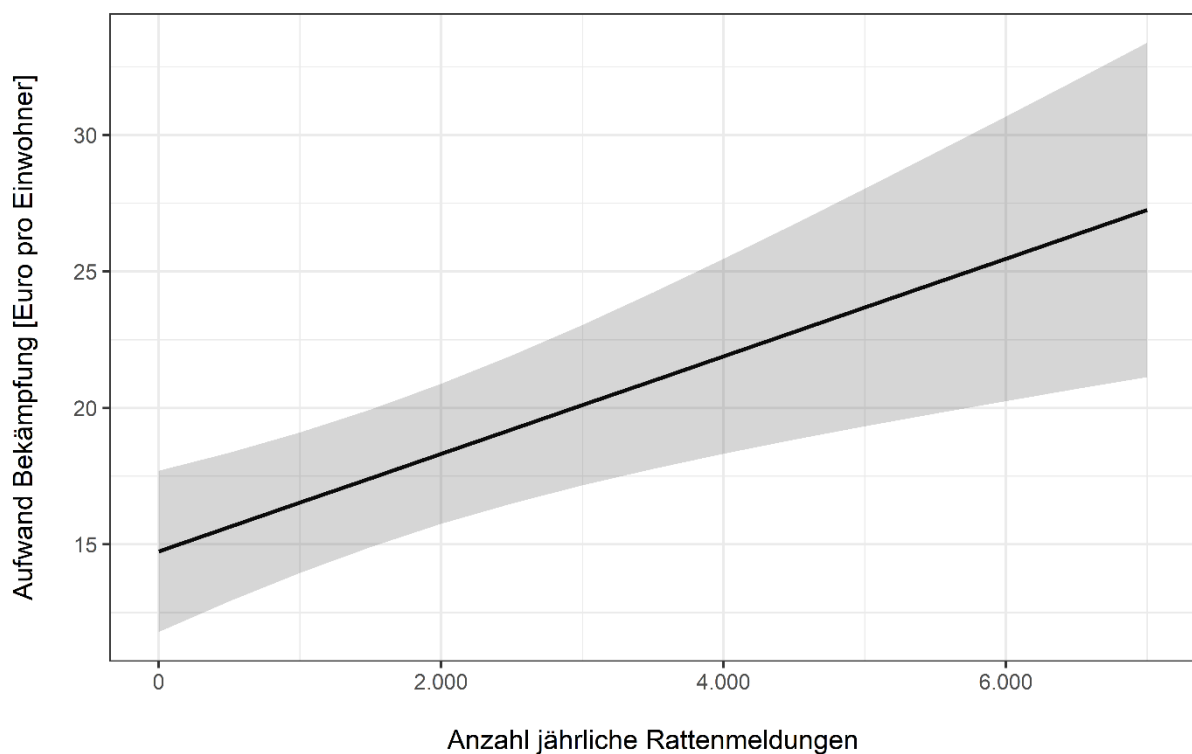
Tabelle 18 Analyse Bekämpfungsaufwand Dänemark

Ergebnisse des poisson GLMM (GLMM: Euro pro Einwohner ~ Rattenmeldungen) bei Rattenmeldungen in Dänemark. Das Gesamtmodell hatte einen r^2 -Wert von 0,83.

Faktor	Schätzwert	Standardfehler	t-Wert	p-Wert
Intercept	14,7420	1,5045	9,7983	<0,001
Rattenmeldungen	0,0018	0,0005	3,4469	<0,001

Abbildung 25 Zusammenhang Anzahl Rattenmeldungen und Bekämpfungsaufwand

Zusammenhang Anzahl Rattenmeldungen und Bekämpfungsaufwand GLMM (GLMM: Euro pro Einwohner ~ Rattenmeldungen); siehe Tabelle 18.

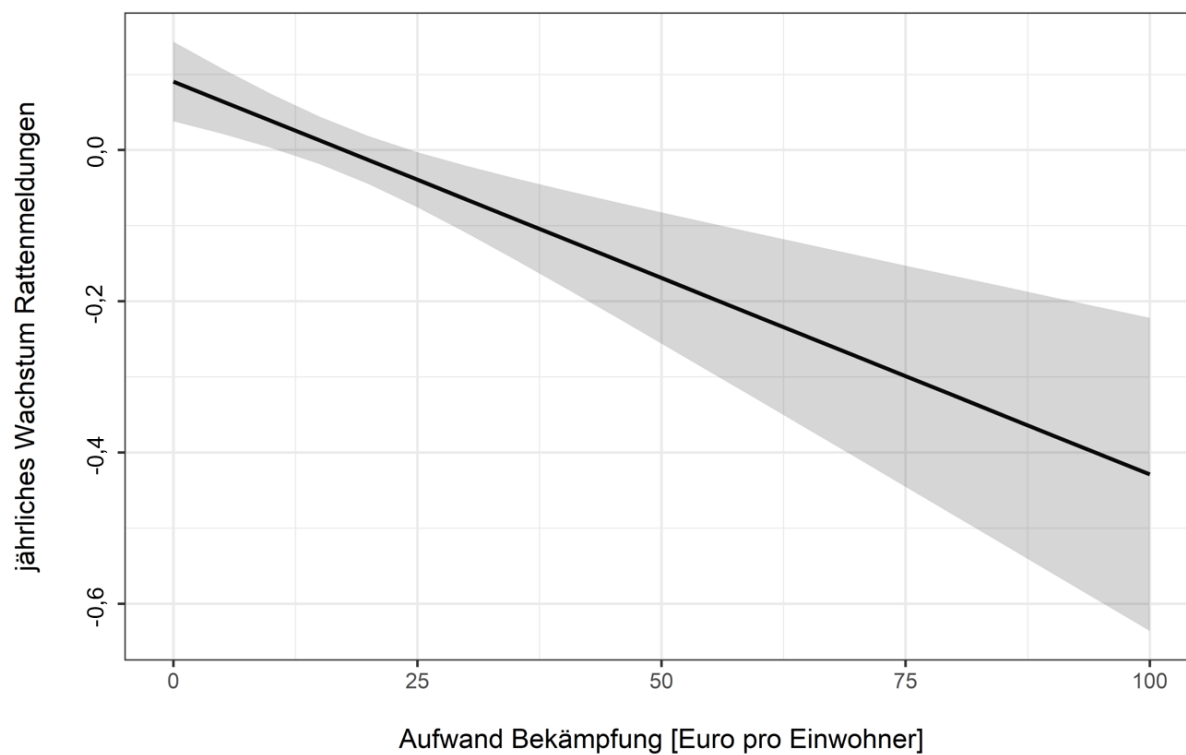


Quelle: eigene Darstellung, JKI

Abbildung 26

**Zusammenhang zwischen Bekämpfungsaufwand und
Änderungsrate der Rattenmeldungen**

Zusammenhang zwischen Bekämpfungsaufwand und Änderungsrate der Rattenmeldungen (GLMM: Wachstum ~ Euro pro Einwohner + Einwohner + Jahr+ Kanalisation); siehe Tabelle 17.

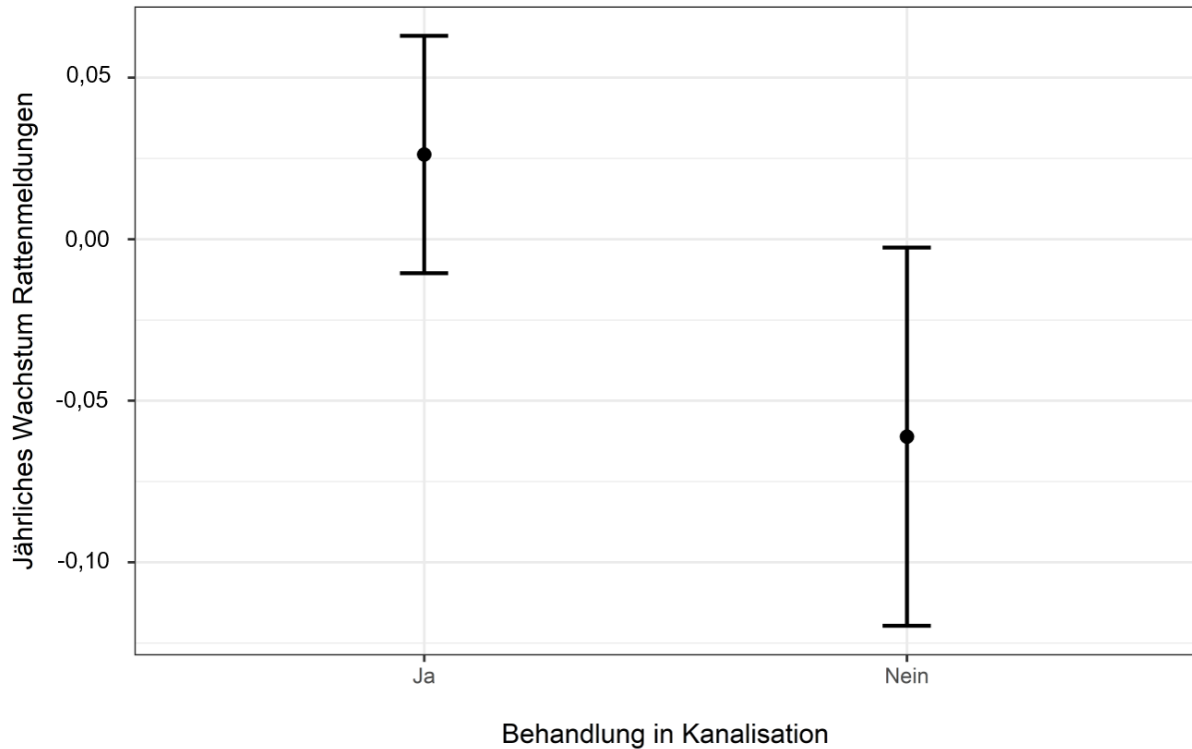


Quelle: eigene Darstellung, JKI

Abbildung 27

Zusammenhang zwischen der Bekämpfung in der Kanalisation und der Änderungsrate der Rattenmeldungen

Zusammenhang zwischen der Bekämpfung in der Kanalisation und der Änderungsrate der Rattenmeldungen (GLMM: Wachstum ~ Euro pro Einwohner + Einwohner + Jahr+ Kanalisation); siehe Tabelle 17.



Quelle: eigene Darstellung, JKI

3.3 Entwicklung TULV-Thuringia Antigen

Die Reinigung mittels Nickelchelataffinitätschromatografie lieferte ein hochreines Protein, das für eine vergleichende serologische Untersuchung mit dem bisher verwendeten N-Protein des Stammes Moravia eingesetzt wurde. Diese vergleichende Untersuchung zeigte keine nennenswerten Unterschiede in der Sensitivität beider Antigene bei der Endpunkttitration ausgewählter Rötelmausblutproben (Tabelle 17).

Tabelle 19 Vergleich der Endpunkttiter positiv getesteter Blutproben mit den beiden TULV-Antigenen.

Vergleich der Endpunkttiter positiv getesteter Blutproben mit den beiden TULV-Antigenen.

Serumnummer	TULV Thuringia Antigen	TULV Moravia Antigen
1	1:400	1:400
2	1:10	1:10
3	1:200	1:100
4	1:10	1:10
5	1:100	1:100
6	1:400	1:400
7	1:400	1:400
8	1:10	1:10
9	1:400	1:400
10	1:10	1:10
11	1:10	1:10
12	1:200	1:400
13	1:10	1:10
14	1:200	1:400

3.4 Großsäuger

3.4.1 Datenmengen und Artenlisten

Innerhalb der drei Jahre von 2017 bis 2019 wurden insgesamt 296.115 Fotos aufgenommen, von denen 69.308 (23,4%) Tiere aufwiesen. Abzüglich der Fotos vom Herbst - Winter 2017 blieben insgesamt 278.065 Fotos, von denen 63.789 (22,9%) Tiere zeigten. Tabelle 18 enthält die Gesamtzahlen der Fotos pro Saison und pro Jahr und die Anzahl der Fotos aus der Tierausswahl pro Saison und pro Jahr.

Tabelle 20 **Anzahl Fotos von Wildtierkameras**

Gesamtanzahl aller Fotos und Mengen der Fotos nach der Tierausswahl, die pro Saison und pro Jahr entstanden sind; kursiv und in Klammern gesetzt sind die Summen der Fotos zuzüglich des Herbstes 2017.

Gesamtanzahl	Frühling - Sommer	Sommer - Herbst	Herbst - Winter	Gesamt
2017	58.512	27.754	18.050	86.266
2018	65.393	26.302	---	91.695
2019	73.063	27.041	---	100.104
Gesamt	196.968	81.097	18.050	278.065
Tierausswahl				
2017	4.197	7.110	5.519	11.307
2018	11.142	15.401	---	26.543
2019	16.404	9.535	---	25.939
Gesamt	31.743	32.046	5.519	63.789

Durch die Wildtierüberwachung wurden 20 terrestrische Säugetierarten aufgezeichnet und später eindeutig identifiziert, zuzüglich der Gattung *Martes*, deren zwei in Deutschland heimischen Arten Steinmarder und Baummarder auf Fotos nur schwer zu unterscheiden waren.

Der Tabelle 19 können die fotografierten Arten mit wissenschaftlichem und herkömmlichem Namen entnommen werden, sowie deren Anzahl an Sichtungen und die Occupancy, welche die Anzahl Flächen, auf denen die Art gesichtet wurde, angibt.

Tabelle 21 **Artenliste Säugetiere**

Die Artenliste der Säugetiere aus der Wildtierüberwachung. Die Gattung *Martes* spp. umfasst den Baummarder und den Steinmarder. Die Sichtungen beziehen sich auf die Anzahl der Sichtungen und unterschieden nicht zwischen Individuenzahlen oder doppelten Sichtungen. Die Occupancy gibt an, auf wie vielen Flächen die Tierart gesichtet wurde.

Wissenschaftlicher Name	Deutscher Name	Sichtungen	Occupancy
<i>Bos taurus</i>	Hausrind	118	1 von 20
<i>Canis lupus familiaris</i>	Haushund	43	12 von 20
<i>Capra aegagrus hircus</i>	Hausziege	9	1 von 20
<i>Capreolus capreolus</i>	Reh	38.726	20 von 20
<i>Cervus elaphus</i>	Rothirsch	421	7 von 20
<i>Dama dama</i>	Damhirsch	1.602	10 von 20
<i>Equus caballus</i>	Hauspferd	6	3 von 20
<i>Erinaceus europaeus</i>	Braunbrustigel	18	5 von 20
<i>Felis catus</i>	Hauskatze	132	17 von 20
<i>Felis silvestris</i>	Europäische Wildkatze	349	18 von 20
<i>Lepus europaeus</i>	Europäischer Feldhase	2.574	19 von 20
<i>Martes spp.</i>	Echte Marder	1.877	20 von 20
<i>Meles meles</i>	Europäischer Dachs	1.273	20 von 20
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Marderhund	1	1 von 20
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	Wildkaninchen	4	2 von 20
<i>Ovis gmelini musimon</i>	Europäischer Mufflon	554	5 von 20
<i>Ovis orientalis aries</i>	Hausschaf	931	8 von 20
<i>Procyon lotor</i>	Nordamerikanischer Waschbär	4.636	20 von 20
<i>Sciurus vulgaris</i>	Eurasisches Eichhörnchen	532	14 von 20
<i>Sus scrofa</i>	Wildschwein	5.018	20 von 20
<i>Vulpes vulpes</i>	Rotfuchs	5.009	20 von 20

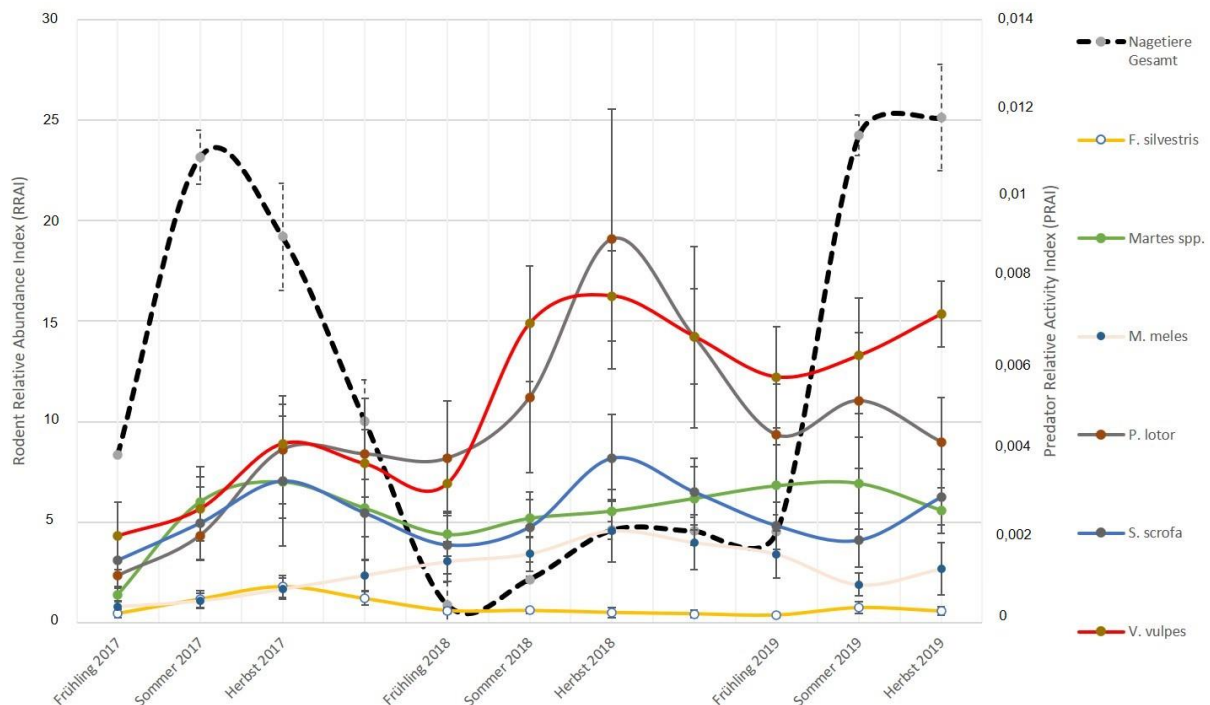
Von allen Säugetieren, die im Studienzeitraum fotografiert wurden, war das Reh mit über 38.000 absoluten Sichtungen mit Abstand am häufigsten vertreten. Darauffolgend waren das Wildschwein (*Sus scrofa*) und der Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) mit etwa 5.000 absoluten Sichtungen. Die Sichtungen des nordamerikanischen Waschbären (*Procyon lotor*) lagen mit über 4.600 kurz hinter denen des Rotfuchses. An fünfter Stelle stand der Europäische Feldhase (*Lepus europaeus*) mit 2.574 Sichtungen. Die Gattung der Echten Marder (*Martes* spp.) war durch 1.877 Sichtungen vertreten und der Europäische Dachs (*Meles meles*) durch 1.273 Sichtungen. Von den in dieser

Studie untersuchten Organismen war die Europäische Wildkatze (*Felis silvestris*) mit 362 absoluten Sichtungen eine der am seltensten fotografierten Arten. Die seltensten Tierarten waren der Marderhund (*Nyctereutes procyonoides*), der lediglich einmal fotografiert wurde und das Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) mit vier Sichtungen.

Abbildung 25 zeigt die Abundanzen der Nagetiere zusammen mit den relativen Prädatoren Aktivitäts-Indizes (PRAI) der Großsäuger, die anhand der Aufnahmen der Wildtierkameras ermittelt wurden. Auffällig ist, dass die Aktivitäten des Waschbären und des Fuchses im Jahr 2018 am stärksten waren, wo hingegen die Abundanz der Kleinsäuger 2018 einen Tiefststand erreichte. Der Fuchs und der Waschbär erreichten dabei die größte Aktivität im Herbst 2018. Danach ging die Aktivität beider Arten zurück, um ab Frühling 2019 wieder anzusteigen. Die Aktivität des Fuchses stieg dabei bis zum Ende der Aufzeichnungen, während die Waschbär-Sichtungen ab Sommer 2019 wieder sanken. Alle weiteren Großsäuger erlebten während des Jahres 2017 einen Anstieg der Aktivität, die ab Herbst 2017 in den meisten Fällen wieder zu sinken begann, mit Ausnahme des Dachses und der Marder. Der Dachs zeigte einen leichten Anstieg der Aktivität bis zum Herbst 2018. Die Marderaktivität stieg weiter bis zum Sommer 2019 und sank dann bis Ende der Aufzeichnungen. Die Wildschweinaktivität schwankte nach Erreichen des Höchststandes bis zum Herbst 2019 zwischen einem PRAI von 0,002 und 0,004 Sichtungen pro Stunde. Aufgrund der allgemein geringen Sichtungen der Wildkatze zeigt Abbildung 29 den PRAI der Wildkatze separat im direkten Vergleich mit den Nagetieren in einer höheren Auflösung.

Abbildung 28 Übersicht Nagetierabundanzen und Aktivität der Großsäuger

Übersichtsgraph der Mittelwerte der Nagetierfänge in Wald und Grünland und die PRAI (sekundäre Y-Achse, rechts) der Wildtierüberwachung im Wald aufzeigt. Während des Winters wurden keine Kameras verwendet oder die Fotos wurden für diesen Graphen nicht verwendet.



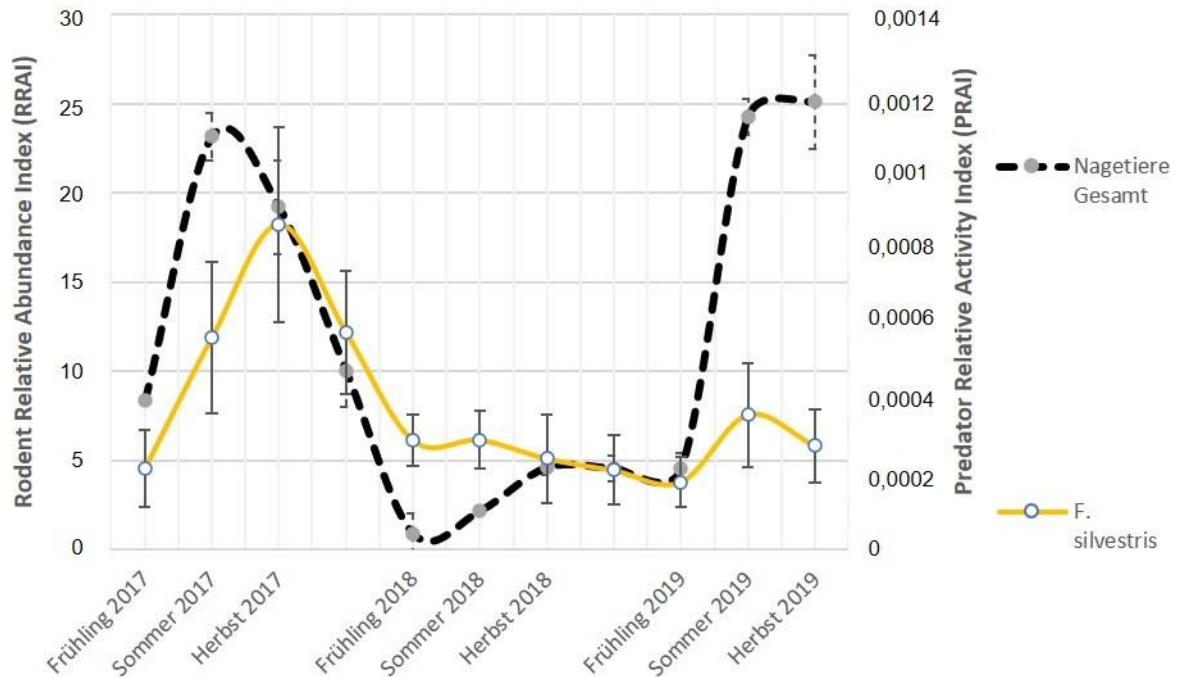
Quelle: Bachelorarbeit Philipp Harpering, Uni Münster

Die größere Auflösung in Abbildung 29 zeigt, dass die Aktivität der Wildkatze mit der relativen Nagerabundanz anstieg und kurz nach deren Peak auch den eigenen Höhepunkt erreichte. Bis

Frühling 2018 sank die Aktivität stark ab, blieb bis Sommer 2018 stabil und sank dann stetig bis Frühling 2019. Mit dem Anstieg der relativen Nagerabundanz 2019 gab es zunächst auch einen Anstieg in der Wildkatzen-Aktivität, dieser hielt allerdings nur bis zum Sommer 2019 vor und sank dann bis Herbst 2019 wieder.

Abbildung 29 Übersicht Nagerabundanz vs. Aktivität der Wildkatze

Die Nagetierabundanz (primäre Y-Achse, links) und der PRAI der Wildkatze (sekundäre Y-Achse, rechts) im direkten Vergleich.

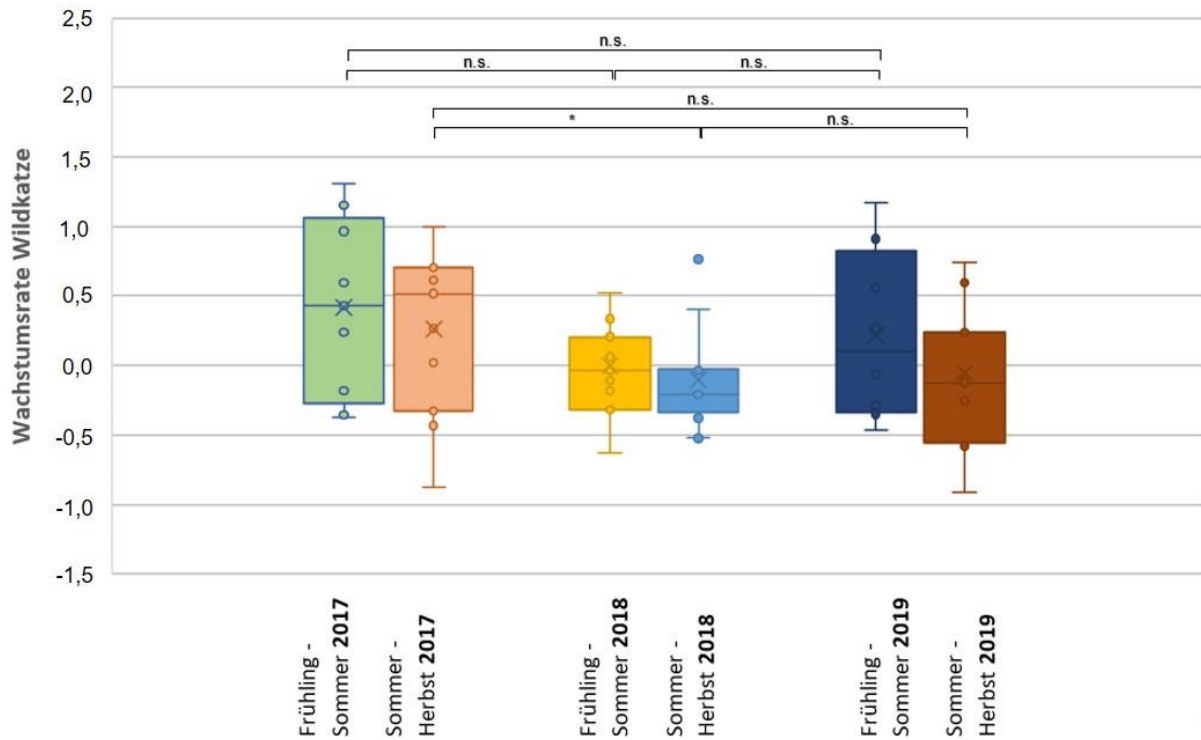


Quelle: Bachelorarbeit Philipp Harpering, Uni Münster

Die Abbildung 30 zeigt die Wachstumsrate der Wildkatzenaktivität zwischen den Saisons Frühling bis Sommer und Sommer bis Herbst der Jahre 2017 bis 2019. In den Jahren 2017 und 2019 lag die Wachstumsrate der Wildkatzen auf den meisten Flächen im positiven Bereich. Eine Ausnahme bildete der Herbst 2019, in dem der Mittelwert der Flächen unter null lag. Im Jahr 2018 gingen auf den meisten Flächen die Sichtungen zurück. Die Wachstumsratenänderung von „Sommer bis Herbst 2017“ bis „Sommer bis Herbst 2018“ war statistisch signifikant. Es konnte jedoch kein signifikanter Zusammenhang zwischen den Sichtungen von Großsäugern und der Prävalenz beider Pathogene in den Kleinsäugern festgestellt werden.

Abbildung 30 Jährliche Wachstumsraten der Wildkatzenaktivität

Wachstumsraten der Wildkatzenaktivität von Frühling bis Sommer und Sommer bis Herbst der Jahre 2017, 2018 und 2019 auf allen Flächen, auf denen eine Wildkatze gesichtet wurde; n.s. = nicht signifikant; * $p < 0,05$. Das Kreuz in den Säulen markiert den Mittelwert. Der Querstrich markiert das Quantil.



Quelle: Bachelorarbeit Philipp Harpering, Uni Münster

4 Schlussfolgerungen

In der vorliegenden Studie präsentieren wir neue Erkenntnisse zur Dynamik von Pathogenen in Abhängigkeit von räumlichen und zeitlichen Fluktuationen in Nagetier-Wirtspopulationen, Landschaftsparametern und kurz- und langfristigen Klimaphänomenen. Im Folgenden gliedern wir die Schlussfolgerungen nach diesen Ebenen.

4.1 Wirtspopulationen

Auf allen Ebenen wurden Unterschiede in der Epidemiologie zwischen den beiden Pathogenen aber auch Unterschiede innerhalb von *Leptospira* spp. zwischen den Habitaten deutlich. Auf Ebene einzelner Individuen zeigten TULV und *Leptospira* spp. im Grünland deutliche Übereinstimmungen in Bezug auf die Charakteristika von Einzelindividuen. Bei beiden Pathogenen waren individuelle Infektionen mit älteren (schweren) Individuen, aber auch mit reproduktiv aktiven Männchen verbunden. Das Alter ist ein häufiger Parameter assoziiert mit gesteigertem Infektionsrisiko, da ältere Individuen bei persistierenden (bleibenden) Infektionen eine höhere Wahrscheinlichkeit haben, sich in ihrer bisherigen, längeren Lebenszeit angesteckt zu haben (Fischer et al., 2018). Männchen haben in Kleinsäugerpopulationen generell größere Aktionsradien und während der Reproduktionszeit auch häufiger aggressive Interaktionen mit Artgenossen. Beides kann die Infektionswahrscheinlichkeit erhöhen. Im Wald war keiner dieser Faktoren mit einer Erhöhung der *Leptospira* spp. Infektionen assoziiert. Es scheint also neben Unterschieden zwischen den Pathogenen auch innerhalb einzelner Pathogene (*Leptospira* spp.) habitatspezifische Dynamiken zu geben.

Diese Beobachtung erhärtet sich auf Ebene der Populationen. Für Grünlandhabitate konnte für beide Pathogene bei der Feldmaus ein Verdünnungseffekt in Bezug auf die Pathogenprävalenz nachgewiesen werden. Obwohl der analysierte Datensatz für *Leptospira* spp. aufgrund der zeitlichen Begrenzung der beobachteten Prävalenzen kürzer war, konnte bei beiden Pathogenen ein negativer Zusammenhang zwischen Biodiversität und Prävalenz beobachtet werden. Bei zunehmender Diversität an Kleinsäufern nahm also die Prävalenz von TULV und *Leptospira* spp. in der Feldmaus ab. Eine zentrale Frage hierbei ist, ob es sich um einen Effekt der Biodiversität per se handelte oder ob es sich auf mechanistischer Ebene auf die Präsenz bestimmter Arten zurückführen lässt. Für TULV konnten wir zeigen, dass die Abundanz von Waldspitzmäusen negativ mit der Prävalenz von TULV in Feldmäusen zusammenhing. Hier kann spekuliert werden, dass Spitzmäuse durch interspezifische Interaktionen die Transmission des speziesspezifischen TULV beeinflussen, möglicherweise durch die Minderung der Kontaktraten zwischen den Feldmäusen. Dies ist schon durch Khalil et al. (2016) für das Puumala Orthohantavirus nachgewiesen worden. Die Autoren konnten zeigen, dass eine erhöhte Abundanz der Waldspitzmaus die Prävalenz des PUUV in der Rötelmaus reduziert. Obwohl es unwahrscheinlich ist, dass eine direkte Regulierung der adulten Wühlmausdichten vorliegt (Khalil et al., 2016), kann die Waldspitzmaus als potentieller Nesträuber gesehen werden (Liesenjohann et al., 2011). Dies kann dazu führen das Verhalten der Wirtstiere dahingehend zu verändern, dass sie ihren Aktionsraum reduzieren um den Nachwuchs besser zu schützen (Liesenjohann et al., 2015). So könnten Interaktionen und damit auch die Übertragung des Virus minimiert werden.

In Waldhabitaten verhielt sich *Leptospira* spp. entgegengesetzt zu Grünlandflächen. Mit zunehmender Biodiversität nahm die Prävalenz von *Leptospira* spp. in der Kleinsäugergesellschaft zu. Der auslösende Faktor war dabei die Dominanz von *Apodemus*-Arten. Je dominanter *Apodemus* spp. in einer Gemeinschaft wurde, desto höher war die

Prävalenz für *Leptospira* spp. Dies lässt darauf schließen, dass *Apodemus*-Arten im Vergleich zu beispielsweise Rötelmäusen kompetentere Wirte für *Leptospira* spp. sind.

Dies ist die erste Studie die solche habitatspezifischen Dynamiken von zwei unterschiedlichen Pathogenen zeigen kann. Eine mögliche Erklärung liegt in den Eigenschaften dieser Pathogene begründet. In dieser Studie konnte gezeigt werden, dass in der Feldmaus nur eine *Leptospira*-Spezies (*L. kirschneri*) vorkommt, was vorangegangenen Studien bestätigt (Fischer et al., 2018). Dies führte scheinbar dazu, dass die Übertragungswege von *L. kirschneri* eher denen eines speziesspezifischen Pathogens ähnelten als einem ubiquitären, wie ursprünglich angenommen. Im Wald hingegen wiesen die dort vorkommenden Kleinsäugerarten mehrere *Leptospira*-Arten auf. Hier schien unsere ursprüngliche Hypothese zuzutreffen und eine erhöhte Artenvielfalt resultierte in einer Amplifikation ubiquitärer Pathogene. Aber auch hier erlaubten die präsentierten Ergebnisse tiefergehende Analysen. Danach schien nicht die Biodiversität der zentrale Treiber zu sein, sondern eher das Verhältnis von kompetenten Arten (*Apodemus* spp.) zu weniger kompetenten Arten (Rötelmaus).

Der Einfluss einer höheren trophischen Ebene (Prädatoren) auf die Pathogendynamik konnte in dieser Studie für die hier betrachteten Pathogene nicht bestätigt werden. Obwohl wir eine starke Interaktion zwischen den jährlichen Abundanzschwankungen von Kleinsäufern und spezialisierten Prädatoren, wie der Wildkatze, ausgemacht haben, fehlte der Einfluss dieser Tiere auf die Prävalenz von *Leptospira* spp. in den Kleinsäufern. Dies konnte allerdings auch in der sehr lokalen Beprobung der Flächen im Vergleich zum Streifgebiet der größeren Säuger begründet sein (Sarmiento et al., 2006). Auf lokaler Ebene überwog vermutlich der Einfluss der oben diskutierten populationspezifischen Faktoren. Großsäuger könnten trotzdem eine Rolle in der großräumigen Ausbreitung von Pathogenen spielen. Diese Ebene konnte jedoch mit dem hier gewählten Design nicht untersucht werden. Zusätzlich besteht die Möglichkeit, dass Prädatoren eher Vektor-übertragene Pathogene in Kleinsäufern beeinflussen (Moore et al., 2010; Hofmeester et al., 2017)

4.2 Landschaftsebene

Spezifische landschaftliche Gegebenheiten können die räumliche Ausbreitung eines Pathogens stark beeinflussen. Der wichtigste Faktor der in dieser Studie identifiziert werden konnte, war die Gebietsfeuchte, die hier durch die Entfernung zum nächsten Gewässer näherungsweise bestimmt wurde. Für *Leptospira* spp. im Grünland war die Gebietsfeuchte der entscheidende Parameter für die regionale räumliche Verteilung von hohen Prävalenzen in Feldmäusen. Gewässernähe schien eine essentielle Voraussetzung für das Vorhandensein von hohen Prävalenzen zu sein. Interessanterweise war dieser starke Zusammenhang am Waldrand in direkter Nähe zu den gepaarten Grünland Fanggrids nicht zu sehen. Dies könnte damit erklärt werden, dass die grundlegenden *Leptospira*-Dynamiken sich zwischen den Habitaten unterscheiden. Ein weiterer Faktor könnte sein, dass die Feuchtigkeit im Wald unabhängig von der Gewässernähe ist und dieser Faktor somit keine Verbindung zur *Leptospira* spp. Prävalenz im Wald hatte.

4.3 Klimatische Extremereignisse

Den Einfluss klimatischer Extremereignisse auf die Pathogendynamik zu betrachten, war ursprünglich nicht im Projekt vorgesehen, da dieser Aspekt in Bezug auf Nagetier-übertragene Krankheiten schwer zu planen ist. Dies ist auch der Grund, warum bisher so wenig bekannt ist, wie Extremereignisse auf zoonotische Krankheiten wirken. Die hier beschriebenen Daten erlaubten uns, den Zusammenhang zwischen Wirtsabundanz und Klimaeinfluss zu unterscheiden. Im Jahr 2017 waren Dürreindizes noch im „normalen Bereich“ mit gleichzeitig

sehr hoher Wirtsdichte. Mit Einsatz der Dürre im Jahr 2018 kam dann auch der Zusammenbruch der Wirtspopulationen. Im Jahr 2019 war eine ähnlich dramatische Dürresituation, diesmal allerdings mit einem Wiedererstarken der Wirtspopulation. Zwei starke Phänomene kamen zum Vorschein, die in den unterschiedlichen Eigenschaften der beiden hier begutachteten Pathogene begründet sind. Zum einen sank die Prävalenz von *Leptospira* spp. in 2018 deutlich stärker im Vergleich zu TULV Kleinsäufern und zum anderen blieb sie auf diesem Niveau in 2019 trotz der sich erholenden Wirtsabundanzen. Im Gegensatz dazu erreichte TULV zum Herbst hin wieder das Niveau von 2017. Im Abschnitt 4.2 haben wir etabliert, dass die Gebietsfeuchte für *Leptospira* spp. der entscheidende Faktor für die regionale Verbreitung zu sein schien. Hier konnten wir dies bestätigen, da diese Eigenschaft durch die Dürre ab 2018 für *Leptospira* spp. einen Flaschenhals darstellte, bei dem das Pathogen fast vollkommen aus den Kleinsäufergemeinschaften verschwand. Diese Deutung wird dadurch verstärkt, dass das Pathogen auch bei höheren Wirtsabundanzen nur sehr spärlich nachgewiesen werden konnte. Im Gegensatz hierzu war das speziesspezifische TULV deutlich enger an die Wirtsabundanz gebunden und konnte trotz anhaltender Dürre 2019 der zunehmenden Wirtsabundanz folgen. Die fundamental unterschiedlichen Eigenschaften lassen den Schluss zu, dass *Leptospira* spp. trotz des Potentials zu deutlich höheren Amplituden im Vergleich zu TULV, vermutlich viel größeren klimabedingten Schwankungen unterliegt. Dadurch lässt sich ebenfalls eine deutlich schwierige Prognose von humanen Fällen ableiten als dies bei Orthohantaviren der Fall zu sein scheint. Obwohl diese Studie nur zwei exemplarische Pathogene betrachtet hat, sollte für zukünftige Arbeiten gelten, dass eher Pathogengesellschaften mit ähnlichen Eigenschaften gruppiert werden, um Vorhersagen zu optimieren.

4.4 Synchronisation von Rattenmeldungen und Rötelmauspopulationen

Diese Studie ist der erste Nachweis von großräumiger Synchronisation in jährlichen relativen Schwankungen in Rattenmeldungen. Diese Synchronisation tritt über mindestens 500km auf. Trotz unterschiedlicher Datenquellen, Meldesysteme und räumlicher Aggregation ist dieser Trend signifikant und stabil. Eine solche Synchronisation räumlich getrennter Populationen kann nur durch vergleichbare Umweltbedingungen geschehen und über solch eine Entfernung im urbanen Raum sollte dies laut ökologischer Theorie „bottom-up“ klimagetrieben sein (Moran, 1953). Der Moran-Effekt bietet eine mögliche, mechanistische Erklärung für solch ein Phänomen. Auch die fehlende Korrelation mit der Einwohnerzahl der Kreise deutet auf Dynamiken hin, die unabhängig vom Grad der Urbanisierung sind. Im Vergleich zu den Meldungen kommensaler Ratten konnten ebenfalls großräumige Synchronisationen bei der Rötelmaus gezeigt werden. Dies ist weniger überraschend, da dies bekanntermaßen über klimagetriebene „bottom-up“ Kontrolle über die Buchenmast reguliert wird (Imholt et al., 2017). Neben der vergleichbaren räumlichen Synchronisation zeigen beide Datensätze auch eine vergleichbare Autokorrelationsstruktur mit Hinweisen auf einen 2-3 Jahreszyklus. Final konnte gezeigt werden, dass beide Datensätze auch untereinander zeitlich korrelieren, so dass eine Zunahme der Rötelmausabundanzen in einem Jahr meist mit einer Zunahme der Rattenmeldungen einhergeht. Aus diesen Zusammenhängen können wir ableiten, dass jährliche Schwankungen in Rattenmeldungen (nicht die jährliche Amplitude), jedenfalls zum Teil, klimagetrieben sind und einem ähnlichen Zyklus wie die Rötelmausabundanz folgen. Ein zusätzlicher Aspekt in der Dynamik kommensaler Nagerarten könnten die Bekämpfungsstrategien bilden. In dieser Studie konnte gezeigt werden, dass, nicht überraschend, der Bekämpfungsaufwand mit steigenden Rattenmeldungen ebenfalls steigt und so die Wachstumsrate der Rattenmeldungen im Folgejahr reduziert. Dies ähnelt einer klassischen Räuber-Beute-Dynamik (Hanski et al., 1991), die ebenfalls bekannt dafür ist, Synchronisationen zwischen Populationen hervorzurufen (Bjørnstad, 2000; Liebhold et al.,

2004). Zukünftige Studien müssen versuchen, die Treiber der hier beobachteten Phänomene näher zu beschreiben.

Wie diese Zyklen auf zukünftige Änderungen im Klima reagieren, kann nur spekuliert werden. Allerdings machen die hier gezeigten Zusammenhänge auch Synergien mit bestehenden Prognoseansätzen für die Rötelmausdynamik möglich. So könnten solche „Rattenjahre“ und assoziierte Probleme im Gesundheits- und Pflanzenschutz potentiell vorhergesagt werden.

5 Quellenverzeichnis

- Adler B, de la Pena Moctezuma A (2010) *Leptospira* and leptospirosis. *Veterinary Microbiology* 140: 287–296.
- Allan BF, Keesing F, Ostfeld RS (2003) Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology* 17: 267–272.
- Berthier K, Piry S, Cosson J-F, Giraudoux P, Foltête J-C, Defaut R, Truchetet D, Lambin X (2014) Dispersal, landscape and travelling waves in cyclic vole populations. *Ecology Letters* 17: 53–64.
- Bjornstad ON (2000) Cycles and synchrony: two historical “experiments” and one experience. *Journal of Animal Ecology* 69: 869–873.
- Bjørnstad ON, Stenseth NC, Saitoh T (1999) Synchrony and scaling in dynamics of voles and mice in northern Japan. *Ecology* 80: 622–637.
- Boitani L (2016) Camera trapping for wildlife research. Pelagic Publishing Ltd.
- Bonnefoy X, Kampen H, Sweeney K (2008) Public health significance of urban pests. World Health Organization.
- Bordes F, Caron A, Blasdel K, de Garine-Wichatitsky M, Morand S (2017) Forecasting potential emergence of zoonotic diseases in South-East Asia: network analysis identifies key rodent hosts. *Journal of Applied Ecology* 54: 691–700.
- Bricker M, Pearson D, Maron J (2010) Small-mammal seed predation limits the recruitment and abundance of two perennial grassland forbs. *Ecology* 91: 85–92.
- Channon D, Cole M, Cole L (2000) A long-term study of *Rattus norvegicus* in the London Borough of Enfield using baiting returns as an indicator of sewer population levels. *Epidemiology & Infection* 125: 441–445.
- Civitello DJ, Cohen J, Fatima H, Halstead NT, Liriano J, McMahon TA, Ortega CN, Sauer EL, Sehgal T, Young S, Rohr JR (2015) Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 8667–8671.
- Clavero Pineda M, Villero D, Brotons L (2011) Climate change or land use dynamics: do we know what climate change indicators indicate? *PloS ONE* 6:e18581.
- Derne BT, Fearnley EJ, Lau CL, Paynter S, Weinstein P (2011) Biodiversity and leptospirosis risk: A case of pathogen regulation? *Medical Hypotheses* 77: 339–344.
- Despommier D, Ellis BR, Wilcox BA (2006) The role of ecotones in emerging infectious diseases. *EcoHealth* 3: 281–289.
- Drewes S, Ali HS, Saxenhofer M, Rosenfeld UM, Binder F, Cuypers F, Schlegel M, Röhrs S, Heckel G, Ulrich RG (2017) Host-associated absence of human Puumala virus infections in Northern and Eastern Germany. *Emerging Infectious Diseases* 23: 83.
- Dunn RR, Davies TJ, Harris NC, Gavin MC (2010) Global drivers of human pathogen richness and prevalence. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 277: 2587–2595.
- Easterbrook JD, Shields T, Klein SL, Glass GE (2005) Norway rat population in Baltimore, Maryland, 2004. *Vector-Borne & Zoonotic Diseases* 5: 296–299.
- Efford MG, Fitzgerald BM, Karl BJ, Berben PH (2006) Population dynamics of the ship rat *Rattus rattus* L. in the Orongorongo Valley, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 33: 273–297.
- Feng AY, Himsworth CG (2014) The secret life of the city rat: a review of the ecology of urban Norway and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*). *Urban Ecosystems* 17: 149–162.

- Fiderer C, Göttert T, Zeller U (2019) Spatial interrelations between raccoons (*Procyon lotor*), red foxes (*Vulpes vulpes*), and ground-nesting birds in a Special Protection Area of Germany. *European Journal of Wildlife Research* 65: 14.
- Fischer C, Thies C, Tschardt T (2011) Small mammals in agricultural landscapes: opposing responses to farming practices and landscape complexity. *Biological conservation* 144: 1130–1136.
- Fischer S, Mayer-Scholl A, Imholt C, Spierling NG, Heuser E, Schmidt S, Reil D, Rosenfeld UM, Jacob J, Nöckler K (2018) *Leptospira* genomospecies and sequence type prevalence in small mammal populations in Germany. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 18: 188–199.
- Garcia D, Obeso JR, Martinez I (2005) Rodent seed predation promotes bird-dispersed trees in temperate differential recruitment among secondary forests. *Oecologia* 144: 435–446.
- Gottdenker NL, Streicker DG, Faust CL, Carroll CR (2014) Anthropogenic land use change and infectious diseases: a review of the evidence. *Ecohealth* 11: 619–632.
- Grenfell BT, Finkenstadt BF (1998) Seasonality, stochasticity and population cycles. *Research on Population Ecology* 40: 141–143.
- Guan P, Huang D, He M, Shen T, Guo J, Zhou B (2009) Investigating the effects of climatic variables and reservoir on the incidence of hemorrhagic fever with renal syndrome in Huludao City, China: a 17-year data analysis based on structure equation model. *BMC Infectious Diseases* 9: 109.
- Hanski I, Hansson L, Henttonen H (1991) Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60: 353–367.
- Hartskeerl PA, Terpstra WJ (1996) Leptospirosis in wild animals. *Veterinary quarterly* 18: 149–150.
- Himsworth CG, Bidulka J, Parsons KL, Feng AY, Tang P, Jardine CM, Kerr T, Mak S, Robinson J, Patrick DM (2013) Ecology of *Leptospira interrogans* in Norway rats (*Rattus norvegicus*) in an inner-city neighborhood of Vancouver, Canada. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 7: e2270.
- Hofmeester TR, Jansen PA, Wijnen HJ, Coipan EC, Fonville M, Prins HH, Sprong H, van Wieren SE (2017) Cascading effects of predator activity on tick-borne disease risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 284: 20170453.
- Imholt C, Reil D, Plašil P, Rödiger K, Jacob J (2017) Long-term population patterns of rodents and associated damage in German forestry. *Pest Management Science* 73: 332–340.
- Ims RA, Steen H (1990) Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* 381–387.
- Jacob J, Tkadlec E (2010) Rodent Outbreaks: Ecology and Impacts. *Int. Rice Res. Inst.*, 300 pp.
- Jacob J, Buckle A (2016) Use of anticoagulant rodenticides in different applications around the world. In: van den Brink N, Elliott J, Shore R, Rattner B (Eds), *Impact of Anticoagulant Rodenticides on Non-Target Wildlife*.
- Jansen A, Schoneberg I, Frank C, Alpers K, Schneider T, Stark K (2005) Leptospirosis in Germany, 1962–2003. *Emerging Infectious Diseases* 11: 1048–1055.
- Jones BA, Grace D, Kock R, Alonso S, Rushton J, Said MY, McKeever D, Mutua F, Young J, McDermott J, Pfeiffer DU (2013) Zoonosis emergence linked to agricultural intensification and environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110: 8399–8404.
- Jones KE, Patel NG, Levy MA, Storeygard A, Balk D, Gittleman JL, Daszak P (2008) Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 451: 990–U4.
- Jonsson CB, Figueiredo LTM, Vapalahti O (2010) A global perspective on hantavirus ecology, epidemiology, and disease. *Clinical Microbiology Reviews* 23: 412–441.

- Keesing F, Holt RD, Ostfeld RS (2006) Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters* 9: 485–498.
- Keesing F, Belden LK, Daszak P, Dobson A, Harvell CD, Holt RD, Hudson P, Jolles A, Jones KE, Mitchell CE, Myers SS, Bogich T, Ostfeld RS (2010) Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468: 647–652.
- Kettunen M, Genovesi P, Gollasch S, Pagad S, Starfinger U, ten Brink P, Shine C (2009) Technical support to EU strategy on invasive alien species (IAS). Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels 44.
- Khalil H, Ecke F, Evander M, Magnusson M, Hörnfeldt B (2016) Declining ecosystem health and the dilution effect. *Scientific Reports* 6: 31314.
- Klempa B (2004) Dobrava and Tula hantaviruses from Central Europe: molecular evolution and pathogenic relevance. PhD Thesis.
- Krebs CJ, Lambin X, Wolff JO (2007) Social behavior and self-regulation in murid rodents. *Rodent societies: An ecological and evolutionary perspective*: 173–181.
- Liebholt A, Koenig WD, Bjornstad ON (2004) Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 467–490.
- Liesenjohann M, Liesenjohann T, Trebaticka L, Haapakoski M, Sundell J, Ylönen H, Eccard JA (2011) From interference to predation: type and effects of direct interspecific interactions of small mammals. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 2079–2089.
- Liesenjohann T, Liesenjohann M, Trebaticka L, Sundell J, Haapakoski M, Ylönen H, Eccard JA (2015) State-dependent foraging: lactating voles adjust their foraging behavior according to the presence of a potential nest predator and season. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69: 747–754.
- Lindström J, Ranta E, Lindén H (1996) Large-scale synchrony in the dynamics of capercaillie, black grouse and hazel grouse populations in Finland. *Oikos*: 221–227.
- Margulis HL (1977) Rat fields, neighborhood sanitation, and rat complaints in Newark, New Jersey. *Geographical Review* 67: 221–231.
- de Masi E, Vilaça P, Razzolini MTP (2009) Environmental conditions and rodent infestation in Campo Limpo district, Sao Paulo municipality, Brazil. *International Journal of Environmental Health Research* 19: 1–16.
- McFarlane R, Sleight A, McMichael T (2012) Synanthropy of wild mammals as a determinant of emerging infectious diseases in the Asian-Australasian Region. *Ecohealth* 9: 24–35.
- Meerburg BG, Singleton GR, Kijlstra A (2009) Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology* 35: 221–270.
- Moore SM, Borer ET, Hosseini PR (2010) Predators indirectly control vector-borne disease: linking predator–prey and host–pathogen models. *Journal of the Royal Society Interface* 7: 161–176.
- Moran P (1953) The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. 2. Synchronization and meteorology. *Australian Journal of Zoology* 1: 291–298.
- Nau LH, Emirhar D, Obiegala A, Mylius M, Runge M, Jacob J, Bier N, Nöckler K, Imholt C, Below D, Princk C, Dreesman J, Ulrich RG, Pfeiffer M, Mayer-Scholl A (2019) Leptospirosis in Germany: current knowledge on pathogen species, reservoir hosts, and disease in humans and animals. *Bundesgesundheitsblatt Gesundheitsforschung Gesundheitsschutz* 62: 1510–1521.
- Norrdahl K, Korpimäki E (1996) Do nomadic avian predators synchronize population fluctuations of small mammals? A field experiment. *Oecologia* 107: 478–483.
- Omudu EA, Ati TT (2010) A survey of rats trapped in residential apartments and their ectoparasites in Makurdi, Nigeria. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences* 6: 144–149.

- Palma RE, Polop JJ, Owen RD, Mills JN (2012) Ecology of rodent-associated hantaviruses in the southern cone of South America: Argentina, Chile, Paraguay, and Uruguay. *Journal of Wildlife Diseases* 48: 267–281.
- Platt BF, Kolb DJ, Kunhardt CG, Milo SP, New LG (2016) Burrowing through the literature: the impact of soil-disturbing vertebrates on physical and chemical properties of soil. *Soil Science* 181: 175–191.
- Randolph SE, Dobson ADM (2012) Pangloss revisited: a critique of the dilution effect and the biodiversity-buffers-disease paradigm. *Parasitology* 139: 847–863.
- Razanskiene A, Schmidt J, Geldmacher A, Ritzi A, Niedrig M, Lundkvist A, Krüger DH, Meisel H, Sasnauskas K, Ulrich R (2004) High yields of stable and highly pure nucleocapsid proteins of different hantaviruses can be generated in the yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Journal of Biotechnology* 111: 319–333.
- Reil D, Imholt C, Eccard JA, Jacob J (2015) Beech fructification and bank vole population dynamics - combined analyses of promoters of human Puumala virus infections in Germany. *PLoS One* 10: e0134124.
- Reil D, Rosenfeld UM, Imholt C, Schmidt S, Ulrich RG, Eccard JA, Jacob J (2017) Puumala hantavirus infections in bank vole populations: host and virus dynamics in Central Europe. *BMC Ecology* 17: 9.
- Reusken C, van der Plaats R, Opsteegh M, de Bruin A, Swart A (2011) *Coxiella burnetii* (Q fever) in *Rattus norvegicus* and *Rattus rattus* at livestock farms and urban locations in the Netherlands; could *Rattus* spp. represent reservoirs for (re) introduction? *Preventive Veterinary Medicine* 101: 124–130.
- Richardson DM, Pyšek P (2007) Elton, CS 1958: The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen. *Progress in Physical Geography* 31: 659–666.
- Sacchi R, Gentili A, Pilon N, Bernini F (2008) GIS-modelling the distribution of *Rattus norvegicus* in urban areas using non toxic attractive baits. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 19.
- Sarmiento P, Cruz J, Tarroso P, Fonseca C (2006) Space and habitat selection by female European wild cats (*Felis silvestris silvestris*). *Wildlife Biology in Practice*, 79–89.
- Saxenhofer M, Schmidt S, Ulrich RG, Heckel G (2019) Secondary contact between diverged host lineages entails ecological speciation in a European hantavirus. *PLoS Biology* 17: e3000142.
- Schmidt KA, Ostfeld RS (2001) Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. *Ecology* 82: 609–619.
- Schmidt S, Saxenhofer M, Drewes S, Schlegel M, Wanka KM, Frank R, Klimpel S, von Blanckenhagen F, Maaz D, Herden C (2016) High genetic structuring of Tula hantavirus. *Archives of Virology* 161: 1135–1149.
- Sherratt TN, Lambin X, Petty SJ, Mackinnon JL, Coles CF, Thomas CJ (2000) Use of coupled oscillator models to understand synchrony and travelling waves in populations of the field vole *Microtus agrestis* in northern England. *Journal of Applied Ecology* 37: 148–158.
- Stenseth NC, Leirs H, Skonhøft A, Davis SA, Pech RP, Andreassen HP, Singleton GR, Lima M, Machang'u RS, Makundi RH, Zhang ZB, Brown PR, Shi DZ, Wan XR (2003) Mice, rats, and people: the bio-economics of agricultural rodent pests. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 367–375.
- Team RC (2020) R: A language and environment for statistical computing; 2015.
- Uria IT, Mahiques JM, Gras LM (2013) Temporal distribution and weather correlates of Norway rat (*Rattus norvegicus*) infestations in the city of Madrid, Spain. *EcoHealth* 10: 137–144.
- Villafañe IEG, Busch M (2007) Spatial and temporal patterns of brown rat (*Rattus norvegicus*) abundance variation in poultry farms. *Mammalian Biology* 72: 364–371.
- Xiao Z, Zhang Z, Krebs CJ (2013) Long-term seed survival and dispersal dynamics in a rodent-dispersed tree: testing the predator satiation hypothesis and the predator dispersal hypothesis. *Journal of Ecology* 101: 1256–1264.

Ydenberg RC (1987) Nomadic predators and geographical synchrony in microtine population cycles. *Oikos*: 270–272.

Zheng Y, Yang Z, Hu Z (2009) Analysis on population dynamics and reproductive characteristics of *Rattus norvegicus* from 1986-2008 in Yuqing County. *Journal of Mountain Agriculture and Biology* 4.