

Metazoische Parasitendiversität wildlebender und domestizierter Säugetiere
unterschiedlicher Ordnungen und Geographien unter Berücksichtigung ihres
humanpathogenen Potenzials

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biowissenschaften
der Goethe-Universität
in Frankfurt am Main

von
Raphael Frank
aus Neuss

Frankfurt 2015
(D 30)

vom Fachbereich Biowissenschaften der
Goethe-Universität als Dissertation angenommen.

Dekanin: Prof. Dr. Meike Piepenbring
Gutachter: Prof. Dr. Sven Klimpel
Prof. Dr. Jörg Oehlmann

Datum der Disputation: 17.12.2015

Vorwort

Die vorliegende kumulative Dissertation wurde auf der Basis von vier Publikationen angefertigt.

Der erste Teil (Einleitung) beinhaltet den thematischen Überbau sowie Hintergrundinformationen. Im zweiten Teil (Ergebnisse) werden die sowohl von mir als auch in Kollaboration angefertigten (ISI) Publikationen sowie der Review-Artikel zusammenfassend vorgestellt. Im anschließenden Diskussionsteil werden die eigenen Ergebnisse mit anderen wissenschaftlichen Arbeiten in Kontext gesetzt und in das thematische Umfeld eingebracht. Die Publikationen sind in voller Länge im Anhang aufgeführt.

Die zugrundeliegenden Publikationen sind entsprechend ihres Erscheinungsdatums aufgeführt. Im nachfolgenden Text erfolgt ein Querverweis anhand ihrer römischen Nummerierung. Sie sind unter folgenden Titeln erschienen:

- I **Frank R**, Melaun C, Martins MM, Santos ALQ, Heukelbach J, Klimpel S (2012) *Tunga penetrans* and further parasites in the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) from Minas Gerais, Brazil. Parasitology Research, 111(5):1907-1912. doi:10.1007/s00436-012-3036-1
- II Heukelbach J, **Frank R**, Ariza L, de Sousa Lopes I, de Assis e Silva A, Borges AC, Limongi JE, de Alencar CHM, Klimpel S (2012) High prevalence of intestinal infections and ectoparasites in dogs, Minas Gerais State (southeast Brazil). Parasitology Research, 111(5):1913-1921. doi:10.1007/s00436-012-3037-0
- III **Frank R**, Münster J, Schulze J, Liston A, Klimpel S (2014) Macroparasites of Microchiroptera: Bat Ectoparasites of Central and South America. In: Mehlhorn H, Klimpel S (Herausgeber). Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites. Volume 5. Springer, Heidelberg, S. 87-130
- IV **Frank R**, Kuhn T, Werblow A, Liston A, Kochmann J, Klimpel S (2015) Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost. Parasites and Vectors, 8(101). doi:10.1186/s13071-015-0707-7

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	I
Abkürzungsverzeichnis.....	III
Abbildungsverzeichnis.....	IV
Tabellenverzeichnis.....	V
Einführung.....	1
1 Einleitung	4
1.1 Zoonosen (Übersicht).....	7
1.1.1 EID und EZD: Definition, Ursachen und Stand der Forschung	9
1.1.2 Zoonosen in Deutschland und den Tropen	11
1.1.3 Zukünftige Herausforderungen in der Zoonoserecherche.....	15
1.2 Metazoische Parasiten terrestrischer Säugetiere mit unterschiedlichen Lebensweisen	19
1.2.1 Diversität und Taxonomie metazoischer Parasiten der Fledermäuse (Ordnung Chiroptera)	19
1.2.2 Metazoische Parasiten domestizierter und verwilderter Haustiere am Beispiel des Hundes (Ordnung Carnivora).....	27
1.2.3 Die Gattung <i>Tunga</i> (Klasse Insecta, Ordnung Siphonaptera) und ihre Bedeutung für den Menschen	29
1.3 Zielsetzung der Arbeit	36
2 Ergebnisse	38
2.1 Frank R, Melaun C, Martins MM, Santos ALQ, Heukelbach J, Klimpel S (2012) <i>Tunga penetrans</i> and further parasites in the giant anteater (<i>Myrmecophaga</i> <i>tridactyla</i>) from Minas Gerais, Brazil. Parasitology Research, 111(5):1907-1912. doi:10.1007/s00436-012-3036-1	38
2.1.1 Zusammenfassung	38
2.2 Heukelbach J, Frank R, Ariza L, de Sousa Lopes I, de Assis e Silva A, Borges AC, Limongi JE, de Alencar CHM, Klimpel S (2012) High prevalence of intestinal infections and ectoparasites in dogs, Minas Gerais State (southeast	

Brazil). Parasitology Research, 111(5):1913-1921. doi:10.1007/s00436-012-3037-0.....	41
2.2.1 Zusammenfassung	41
2.3 Frank R, Münster J, Schulze J, Liston A, Klimpel S (2014) Macroparasites of Microchiroptera: Bat Ectoparasites of Central and South America. In: Mehlhorn H, Klimpel S (Herausgeber). Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites. Volume 5. Springer, Heidelberg, S. 87-130.....	44
2.3.1 Zusammenfassung	44
2.4 Frank R, Kuhn T, Werblow A, Liston A, Kochmann J, Klimpel S (2015) Parasite diversity of European <i>Myotis</i> species with special emphasis on <i>Myotis myotis</i> (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost. Parasites and Vectors, 8(101). doi:10.1186/s13071-015-0707-7.....	46
2.4.1 Zusammenfassung	46
3 Diskussion.....	50
3.1 Sozial und solitär lebende terrestrische Säugetiere als Wirte	50
3.2 Vergleich der Parasitendiversität süd- und mittelamerikanischer Microchiroptera mit europäischen Arten	54
3.3 Humanmedizinische Bedeutung der untersuchten Wirte	57
3.4 Zum Wirtsspektrum von <i>Tunga</i> spp.	61
3.5 Schlussfolgerungen und Ausblick	62
4 Zusammenfassung.....	65
5 Literaturverzeichnis	67
6 Anhang.....	97

Abkürzungsverzeichnis

ä.A. = ätiologisches Agenz

Mio. = Millionen

bspw. = beispielsweise

n = Anzahl

ca. = circa

NTD = Neglected Tropical Diseases

NW = Nebenwirt

ebd. = ebenda

PID = Parasitic and Infectious

EID = Emerging Infectious Disease

Diseases

et al. = et alii

EZD = Emerging Zoonotic Disease

RKI = Robert Koch-Institut

RNA = Ribonucleic Acid

FW = Fehlwirt

rRNA = Ribosomal Ribonucleic Acid

GDP = Gross Domestic Product

S = Seiten

ggf. = gegebenenfalls

s. = siehe

HEPC = Health Expenditure Per
Capita

spp. = Spezies Pluralis

syn. = synonym

HW = Hauptwirt

THE = Total Health Expenditure

i.d.R. = in der Regel

u.a. = unter anderem

i.e. = id est

US\$ = US amerikanische Dollar

Jhd. = Jahrhundert

VBD = Vector Borne Diseases

vgl. = vergleiche

LDG = Latitudinal Species Diversity
Gradient

ZW = Zwischenwirt

max. = maximal

% = Prozent

mind. = mindestens

°C = Grad Celsius

Abbildungsverzeichnis

- Abbildung 1: Taxonomische Einteilung der Krankheitserreger des Menschen.** Bisher sind rund 1.400 Erreger bekannt, die Krankheiten bei Menschen verursachen können (Kreis links). Von diesen sind ca. 61 % zoonotisch (Kreis rechts). Dargestellt ist jeweils der prozentuale Anteil der beteiligten taxonomischen Gruppen. Exklusive Ektoparasiten. Nach Woolhouse & Gaunt (2007). 9
- Abbildung 2: Gemeldete Fälle zoonotischer Erkrankungen in Deutschland zwischen 2005-2014.** Die Darstellung beinhaltet sämtliche beim RKI registrierten Erkrankungsfälle gemäß Meldeverordnung, die von zoonotischen Erregern ausgelöst wurden (RKI). 15
- Abbildung 3: Morphologische Merkmale zur Artbestimmung von Streblidae.** Vorrangige Unterscheidungsmerkmale zur Artspezifizierung sind Aufbau und Behaarung des Thorax (a = dorsal, b = lateral, c = ventral) und des Abdomens (d = lateral, hier weiblich) sowie die Aderung der Flügel (e) (verändert nach Wenzel 1976, Abkürzungen ebd.). Mit Einschränkung lassen sich die Merkmale auch für Nycteribiidae verwenden. 24
- Abbildung 4: Verbreitung der Gattung *Tunga* (ohne *T. penetrans*) in Süd- und Mittelamerika.** Das Vorkommen mehrerer Arten in einem Land ist zur besseren Darstellung durch gestrichelte Linien getrennt, die Position der Markierung entspricht dabei nicht zwingend der geographischen Verbreitung im Land. * = humanpathogen, AR = Argentinien, BR = Brasilien, CL = Chile, EC = Ecuador, MX = Mexiko, PE = Peru. 30
- Abbildung 5: Historisches Ausbreitungsmuster und aktuelle Verbreitung von *Tunga penetrans*.** Erklärung siehe Text. ⚡ = nachweisliche Ankunftszeit. Pfeile blau, viereckige Spitze = Importroute, Etablierung nicht erfolgreich. Pfeile schwarz, dreieckige Spitze = Importroute, Etablierung erfolgreich. Pfeile weiß, dreieckige Spitze = Ausbreitungsrichtung. Kreise = nachweislicher Ankunftsort: schwarz = Etablierung erfolgreich, blau = Etablierung nicht erfolgreich. Jhd. = Jahrhundert. Verändert nach Franck et al. (2003). 32

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Vorkommen, Wirtsspektrum und Größe der hypertrophierten Weibchen der validen *Tunga* Arten. * = Wirt fraglich. Grau unterlegt = humanpathogen. AR = Argentinien, BR = Brasilien, CL = Chile, CN = China, EC = Ecuador, JP = Japan, KM = Komoren, MG = Madagaskar, MU = Mauritius, MX = Mexiko, PE = Peru, SC = Seychellen. Verändert nach Linardi et al. (2014), Ezquiaga et al. (2015). 35

Einführung

Krankheitserreger (Pathogene), die sowohl Tiere als auch den Menschen befallen und zwischen diesen wechselseitig übertragen werden können, werden als zoonotische Erreger definiert (Taylor et al. 2001). Insbesondere bei metazoischen (vielzelligen) Organismen handelt es sich dabei in den meisten Fällen um Parasiten wie beispielsweise Cestoden und Nematoden. Als Pathogene reduziert sich die Beziehung zwischen den artfremden Erregern und ihren menschlichen oder tierischen Wirten auf eine antagonistische, folglich einseitig vorteilhafte (für den Parasit bzw. Pathogen) und nachteilige (für den Wirtsorganismus) Wechselwirkung (Paterson et al. 2010). Allerdings sind die Grenzen zwischen Pathogenen und nicht schädlichen (Kommensalen) oder sogar vorteilhaften Organismen (Mutualisten, Symbionten) im Wirt nicht immer eindeutig erkennbar (Miller et al. 2006). Die Virulenz (i.e. der Grad der schädlichen Aktivität) eines Pathogens kann ebenfalls in verschiedenen Wirtsorganismen unterschiedlich ausgeprägt sein (Calisher et al. 2006). Weiterhin können intrinsische Faktoren den Übergang von nicht-schädlichen zu schädlichen Gastorganismen im Wirt bedingen, auch bereits während eines Generationszyklus des Parasiten (Miller et al. 2006). Darunter fallen zum Beispiel der Eintritt in ein infektiöses Entwicklungsstadium eines Gastorganismus oder eine Immunsuppression des Wirts (Jain et al. 2014).

Aktuellen Berechnungen zufolge werden mehr als 61 % der Infektionskrankheiten des Menschen durch zoonotische Erreger hervorgerufen (Karesh et al. 2012). Insgesamt gehören Zoonosen damit weltweit zu den häufigsten Krankheiten des Menschen (Grace et al. 2013). Parasiten, die als Vektoren fungieren und Vektor-assoziierte Krankheiten (= Vector Borne Diseases, VBD) auslösen, sind von äußerst hoher Relevanz. Weltweit verursachen einige wenige VBD die häufigsten humanen Krankheitsfälle wobei insbesondere Viren die Humanmedizin vor große Herausforderungen stellen (Harari et al. 2006). Klassische Beispiele für VBD sind die Frühsommer-Meningoenzephalitis (Vektoren = Zecken) in Europa, die Chagas-Krankheit (Vektoren = Raubwanzen der Unterfamilie Triatominae) und die Malaria (Vektoren = *Anopheles*-Mücken) die vornehmlich in Südamerika und der Karibik bzw. Afrika auftreten (Hotez et al. 2012). Nach Schätzungen der WHO (2013) erkrankten beispielsweise im Jahr 2012 ca. 207 Millionen Menschen weltweit an Malaria, von denen ca. 607.000 starben. Neben Afrika sind vor allem weite Teile Südostasiens sowie Süd- und Mittelamerikas Malaria-Risikogebiete (WHO 2013). Dieses

Verbreitungsmuster der Malariaerreger rund um den Äquator ist beispielhaft für die generelle Verbreitung von parasitischen und infektiösen Krankheiten (engl.: Parasitic and Infectious Diseases = PID) und deren Erreger in tropischen Gebieten (Guernier et al. 2004). Das Verbreitungsmuster entspricht dem sogenannten „Latitudinal Species Diversity Gradient“ (LDG) (Hillebrand 2004). Der LDG ist nicht mit der Rapoportischen Regel (Arten kälterer Zonen decken mehr Areale unterschiedlicher geographischer Breiten ab), zu verwechseln, da diese für Parasiten nur bedingt Anwendung findet (Hawkins & Diniz-Filho 2006). Der LDG postuliert weltweit für sämtliche rezente Lebewesen die höchste Artendichte um den Äquator, welche mit zunehmender Entfernung zu diesem abnimmt. Die abnehmende Temperatur bei zunehmender Äquatorentfernung stellt einen wesentlichen Faktor des LDG dar (Hillebrand 2004). Erreger der PID, also Parasiten und andere Pathogene (einschließlich Zoonoseerreger) sind weltweit ebenfalls entsprechend des LDG verbreitet (Guernier et al. 2004). Zum Vergleich: Im Jahr 2012 starb in der Demokratischen Republik Kongo (befindet sich geographisch gesehen auf dem Äquator) mehr als jeder dritte Patient an einem parasitischen oder infektiösen Erreger. Im Gegensatz dazu wurde im gleichen Zeitraum in Deutschland (Breitengrad 51,16 ° nördliche Breite) umgerechnet lediglich jeder zweite von 100 Todesfällen und in Finnland (Breitengrad 61,92 ° nördliche Breite) umgerechnet knapp einer von 100 Todesfällen auf diese Agenzien zurückgeführt (WHO). Zwar bedingen weitere Faktoren eine Infektion mit Parasiten oder infektiösen Pathogenen, dennoch ist die oben genannte Entfernung zum Äquator und damit Wechsel der Klimazonen, ein entscheidender Faktor.

Ein zweiter wichtiger Regulationsfaktor zur Ausbreitung von Infektionskrankheiten stellt die anthropologische Einflussnahme durch Gabe von Vakzinen und kurativen Medikamenten sowie Bekämpfungsmaßnahmen dar (Alfonso et al. 2015). Sogenannte Entwicklungs- und Schwellenländer stellen im Vergleich zu Industrienationen die geringsten Mittel für die medizinische Versorgung ihrer Einwohner zur Verfügung, was mit mangelhafter Versorgung gleichzusetzen ist (McIntyre et al. 2006). Damit entspricht ihre Lage dem Gebiet mit der weltweit höchsten Anzahl an Parasiten und Pathogenen gemäß des LDG Verbreitungsmusters (Guernier et al. 2004) und assoziierter Erkrankungen (WHO). Hinzu kommen jedoch weite Teile Südamerikas, Südostasiens, Indien und nahezu ganz Afrika, in denen ähnlich mangelhafte medizinische Bedingungen vorherrschen

(Musgrove et al. 2002). In Industrienationen wie z.B. den USA und den Ländern Nordeuropas werden die Menschen ebenfalls mit zoonotischen Erkrankungen konfrontiert, jedoch sind die Rahmenbedingungen in diesen Regionen ganz anders gelagert. In diesen Ländern sind die Bedingungen für die Verbreitung einer Zoonose jedoch umgekehrt. Sie befinden sich weit entfernt vom Äquator (gemäß LDG geringe Arten- und damit geringe Pathogendichte) (WHO), hinzukommen die vergleichbar hohen staatlichen und privaten Ausgaben für die medizinische Versorgung der Bevölkerung (Worldbank 2014a).

Zum einen haben Untersuchungen klare Unterschiede zwischen der Art und Dauer von Infektionskrankheiten und dem Verhalten ihrer Erreger in tropischen und gemäßigten Bereichen der Welt herausgestellt (Wolfe et al. 2007). Zum anderen verhindert neben den genannten Faktoren ein gut funktionierendes Kontrollsystem und effektives Risikomanagement weitgehend die Ausbreitung von Zoonosen (Zinsstag et al. 2007).

Weiterhin ist die Forschung zur Diversität und Ökologie von Parasiten und Erregern in Ökosystemen und nicht-humanen Wirten für Menschen von hoher Bedeutung, da dadurch ökologische Zusammenhänge besser verstanden werden und zur Prävention und Aufklärung beitragen (Schmidt & Ostfeld 2001). Im Krankheitsfall kann das von Vorteil sein, wie z.B. bei dem sogenannten B Virus (*Cercopithecine herpesvirus 1*) (vgl. Huff & Barry 2003). Die natürlichen Wirte sind Makaken, die als Kulturfolger in direkter Umgebung des Menschen leben und bei einer Infektion nicht direkt Symptome zeigen müssen. Für Menschen kann die Infektion jedoch tödlich verlaufen, daher ist die Untersuchung zur Prävalenz in Populationen aus urbanen Gebieten wichtig. Weiterhin lassen sich mögliche Parallelen zu humanpathogenen Parasiten, z.B. *Plasmodium*-Arten, ziehen (Dong et al. 2006).

Zusätzlich ist die Forschung auf diesem Gebiet aber auch aus ökologischer Sicht relevant. Werden Parasiten nicht nur auf ihre schädlichen Auswirkungen auf andere Organismen reduziert, besteht durchaus Berechtigung, Parasiten als wichtige und gleichwertige Organismen in ihren Ökosystemen wahrzunehmen (Gómez & Nichols 2013). Parasiten tragen wegen ihrer enorm hohen Artenzahl und Varianz entscheidend zur Biodiversität in einem Habitat bei. Diverse Autoren erwähnen zusätzlich positive Aspekte wie Schutz gegen andere Parasiten bei Kreuzinfektionen und stellen die Eignung von Parasiten als Bioindikatoren (s. auch Klimpel & Palm 2011) heraus.

1 Einleitung

Verschiedene Parasiten und Pathogene haben den modernen Menschen (*Homo sapiens*) im Laufe seiner verhältnismäßig kurzen Entwicklungsgeschichte als Hauptwirt (HW) und Nebenwirt (NW) besiedelt (Richter et al. 2012). Hinzu kommen Parasiten, die den Menschen als Fehlwirt (FW) befallen. Die Parasitierung des Menschen variiert weltweit stark in der Artzusammensetzung und Intensität. Diese Parameter bedingen sich gegenseitig oder stehen in Abhängigkeit zueinander.

Ein HW ist dadurch gekennzeichnet, dass er von der jeweiligen Parasitenart am häufigsten parasitiert wird (Deplazes et al. 2013). Ein Beispiel ist die Hirschlausfliege (*Lipoptena cervi*) (Diptera, Hippoboscidae), die hauptsächlich Hirscharten (HW) befällt und seltener auch beim Menschen (NW) auftritt (Välimäki et al. 2010). Im NW kommt eine Parasitenart deutlich seltener als im HW vor. Als FW werden Wirte bezeichnet, die fälschlicherweise von einer Parasitenart befallen werden (Tenter 2006b). In der Regel bedeutet der Befall eines FW für den jeweiligen Erreger respektive Parasiten und den FW den vorzeitigen Tod oder das keine Weiterentwicklung (im Fall des Erregers) zu einem fertilen Stadium oder zur Reproduktion erfolgt (Zander 1997). Der Mensch ist z.B. FW des Fuchsbandwurms (*Echinococcus multilocularis*) (Eckert et al. 2008).

Des Weiteren wird noch zwischen Reservoirwirten (RW) und paratenischen Wirten (auch als Transport-, Sammel- oder Stapelwirte bezeichnet) unterschieden (Deplazes et al. 2013). Bei RW handelt es sich normalerweise um latent infizierte Wirbeltiere, die für Menschen und seine Haustiere ein ständiges Parasitenreservoir darstellen. Hunde sind zum Beispiel ein wichtiges Reservoir für den humanpathogenen Einzeller *Leishmania infantum*, bei diesen parasitischen Einzellern handelt es sich um einen Erreger der Leishmaniose rund um das Mittelmeer (Dantas-Torres 2007). Paratenische Wirte akkumulieren in erster Linie Parasitenlarven, die für den nächsten Wirt infektiös sind. Ein Beispiel sind Mäuse, die als paratenische Wirte für *Toxocara canis* (Nematoda, HW sind Hunde) dienen (Fok & Kassai 1998).

Parasiten des Menschen

Verhältnismäßig wenige Parasiten haben sich im Zuge koevolutiver Anpassung auf den Menschen als Wirt spezialisieren können (Kittler et al. 2003). Aus dem Stamm der Arthropoda mit mehr als 40.000 parasitischen Arten (Balashov 2006) sind beispielsweise nur sechs humanspezifische Arten beschrieben (Aspöck & Walochnik 2007). Interessanterweise können diese spezifischen Parasiten gleichzeitig

Aufschluss über die Zeit und auch den Ort der Entstehung des modernen Menschen sowie seine historische Migration auf der Erde geben (Araujo et al. 2008). Die Spezialisten stammen aus den verschiedensten systematischen Organismengruppen und nutzen unterschiedliche Ressourcen des Menschen (z.B. Lymphe oder Blut) als Nahrung. Neben dem Verlust lebenswichtiger Substanzen, schädigen Parasiten ihren (menschlichen) Wirt außerdem u.a. durch raumfordernde Prozesse sowie Gewebezerstörung. Ein Beispiel für Ersteres ist die Echinokokkose, ätiologisches Agens (ä.A.) ist der Hundebandwurm (*Echinococcus granulosus*) (Laurimaa et al. 2015). Ein Beispiel für Letzteres ist eine Form der Amöbiasis, ausgelöst durch *Entamoeba histolytica* im Gastro-Intestinaltrakt (Betanzos et al. 2013).

Bemerkenswerterweise hat sich die reine Hämatophagie (verzehren von Blut) bei Parasiten äußerst selten entwickelt (Dick & Patterson 2007). Zum Beispiel gibt es in der extrem artenreichen Klasse der Insekten, mit mehr als 1 Mio. Arten, lediglich die vier Ordnungen Diptera, Hemiptera, Phthiraptera und Siphonaptera, in denen obligate hämatophage Parasiten vorkommen (Dick & Patterson 2007). Diese Apomorphie hat sich damit mehrfach unabhängig voneinander und vor der Entstehung des Menschen entwickelt (Yao et al. 2014). Aus allen vier Ordnungen parasitieren heute Arten bei Menschen (Yao et al. 2014). Die fakultative Hämatophagie hat sich ebenfalls mehrfach innerhalb der Insekten entwickelt. Insgesamt sind rund 14.000 Insektenarten fakultativ oder obligat hämatophag und zwischen 300-400 Arten verzehren das Blut von Menschen (Ariani et al. 2015). An humanspezifischen bedeutenden Insekten sind vor allem die Lausarten Filzlaus (*Phthirus pubis*) und Pediculus humanus mit den beiden Morphotypen Kopflaus (*P. h. capitis*) und Kleiderlaus (*P. h. corporis*) zu nennen (Light et al. 2008). Letztere Art besitzt wegen der Übertragung von Bakterien der Gattungen *Rickettsia*, *Bartonella* und *Borrelia* humanmedizinische Bedeutung (Bonilla et al. 2013). Eine weitere Insektenart, die den Menschen als HW nutzt, ist der Menschenfloh (*Pulex irritans*). Der Floh gilt als Hauptvektor des Pesterregers *Yersinia pestis*, der in drei Pandemien in der sogenannten „Alten Welt“ (umfasst die Kontinente der Erde ohne Amerika, hier einschließlich Australiens) verheerende Verluste in der Bevölkerung verursachte und heute regelmäßig in mehreren afrikanischen Staaten und den USA auftritt (Ratovonjato et al. 2014). Wichtige (in Bezug auf Häufigkeit und Virulenz) wirtsspezifische mehrzellige Endoparasiten des Menschen sind u. a. die Nematoden (Fadenwürmer) *Wuchereria bancrofti* (weltweit häufigstes ätiologisches Agens der

lymphatischen Filariasis) und *Enterobius vermicularis* (ä.A. der Enterobiasis). Letzterer Parasit kommt auch in Europa vor (Boas et al. 2012). In den Industriestaaten gehört *E. vermicularis* sogar zu den häufigsten Endoparasiten des Menschen (Ariyarathenam et al. 2010). Die Übertragung erfolgt über die orale Aufnahme von Eiern in kontaminiertem Trinkwasser oder kontaminierter Nahrung, bzw. direkt anal-oral (Autoinfektionszyklus), daher werden vorrangig Kinder befallen. Ebenfalls durch wirtsspezifische Endoparasiten ausgelöste Erkrankungen des Menschen (artfremde Wirte können jedoch im Lebenszyklus eingeschaltet sein) mit weltweiter Relevanz sind Ascariasis, Hakenwurm-Infektionen, Trichuriasis, Onchocerciasis und Schistosomiasis (syn.: Bilharziose) (Hotez et al. 2007). Insbesondere die beiden Formen der Schistosomiasis oder Bilharziose (urogenitale und intestinale Bilharziose) sind mit über 200 Mio. Infizierten weltweit neben der Malaria die häufigsten Endoparasitosen des Menschen (Vanderstraete et al. 2014). Bei den genannten Erkrankungen handelt es sich um Helminthosen (ä.A. = Helminthen, im umgangssprachlichen Gebrauch als Würmer bezeichnet), wobei u.a. insbesondere Hunde aus tropischen Regionen als Wirte in Frage kommen (Klimpel et al 2010).

Domestikation von Tieren und ihre zoonotische Bedeutung

Zoonoseerreger konnten sich aufgrund moderner anthropogener Verhaltensweisen an den Menschen anpassen. Ein begünstigender Faktor ist z.B. die Haltung von Nutz- und Haustieren, die bereits zu Bildung neuer Parasitenarten oder zumindest ökologischer Varianten geführt hat (Leles et al. 2012). Die Nutztierhaltung wird seit mind. 5.000 vor Christus praktiziert (Springorum 2013). Die Menschen erkannten bereits damals Kausalzusammenhänge zwischen der Haltung sowie dem Verzehr von Nutztieren und gesundheitlichen Problemen. Später stellten sich u.a. Parasiten als ätiologische Erreger heraus. Aufgrund ihrer Beobachtungen entstanden in verschiedenen Kulturen mehrmals unabhängig voneinander Richtlinien zum Umgang mit Nutztieren und deren Erzeugnissen (Springorum 2013).

Zoonoseerreger, die über Haustiere (also Tiere die nicht vorrangig zur Gewinnung von Lebensmitteln dienen) in den Wirt Mensch gelangen, müssen über andere Übertragungsmodi als den Konsum von tierischen Erzeugnissen übertragen werden (Hartung et al. 2015). Das zoonotische Potenzial von Haustieren weicht daher zwangsläufig aufgrund der Artzusammensetzung der Erreger sowie ihrer Übertragungsmodi und somit der entsprechenden Krankheiten von Nutztieren ab. Die

Erregerfauna variiert natürlicherweise ebenfalls mit der Geographie, unterliegt gleichzeitig aber auch dem jeweiligen anthropogenem Einfluss (Halos et al. 2014). Zumal Haustiere in Entwicklungsländern i.d.R. einen anderen Stellenwert als bspw. in Westeuropa oder Nordamerika besitzen (Day et al. 2012). In Deutschland und anderen Industrieländern befindet sich die medizinische Betreuung von Haustieren, neben der humanmedizinischen Versorgung, ebenfalls auf einem hohen Niveau. Westeuropa und Nordamerika zusammen besitzen einen Anteil von ca. 60 % am weltweiten Markt mit Veterinärprodukten (Ahmed & Kasraian 2002). Dadurch ist die Parasitendichte von Haustieren in diesen Ländern grundsätzlich stark reduziert. In tropischen Ländern hingegen sind die Ausgaben für Veterinärprodukte deutlich geringer (Otranto 2015). Mit den Unterschieden in der Geographie geht von Haustieren in Nicht-Industrieländern damit im Allgemeinen ein höheres zoonotisches Potenzial aus.

Ein dritter Weg der Übertragung von zoonotischen Erregern auf Menschen schließt den Kontakt mit Wildtieren ein (Landaeta-Aquevequea et al. 2014, Messenger et al. 2014). Dabei sind die Grenzen zwischen Wildtier und Haus- oder Nutztier fließend (Day et al. 2012). Hier sind ebenfalls nationale und klimatische Unterschiede auszumachen. Während in nördlichen europäischen Ländern wie z.B. den Niederlanden, Deutschland oder Skandinavien verwilderte oder halbverwilderte Hunde kaum vorkommen, stellen bereits in Italien (Manzillo et al. 2006) und Spanien (Martinez-Moreno et al. 2007) Straßenhunde oder frei lebende Hunde stellen ein ernstzunehmendes Problem für die Bevölkerung dar, da diese als Reservoir für humanpathogene Parasiten fungieren. Die Forschung über die Parasitendiversität von Wildtieren besitzt daher ebenfalls einen Bezug zum Menschen.

In den beiden nachfolgenden Kapiteln werden Fledermäuse (stellvertretend für Wildtiere) sowie Hunde (stellvertretend für domestizierte und halbverwilderte Haustiere) und ihre jeweilige Parasitenfauna vorgestellt.

1.1 Zoonosen (Übersicht)

In den vorangegangenen Unterkapiteln wurden bereits humanpathogene Parasiten vorgestellt, jedoch unter dem Fokus arttypischer ökologischer Gesichtspunkte. Die nachfolgenden Unterkapitel befassen sich schwerpunktmäßig mit Zoonosen und nehmen dabei Bezug auf ihre Bedeutung für den Menschen.

Zoonoseerreger sind auf allen Entwicklungsebenen, einschließlich der Viren und Prokaryonten bis hin zu höher entwickelten Arthropoden, vertreten. Werden

Parasiten allgemein mit eingeschlossen, weitet sich die taxonomische Zugehörigkeit zusätzlich auf hoch entwickelte Säugetiere aus. Zum Beispiel sind mindestens drei Fledermausarten (Familie Phyllostomoidea) bekannt, die das Blut anderer Wirbeltiere verzehren (Francischetti et al. 2013). Dabei nutzt *Desmodus rotundus* (Gemeiner Vampir) auch Menschen als Wirte und trägt in Südamerika somit zur Verbreitung der terrestrischen oder klassischen Tollwut bei (Mayen 2003). Parasitismus hat sich mehrfach während der Evolution als Lebensweise entwickelt (Tenter 2006a). Dies gilt in Konsequenz auch für zoonotische Erreger. Demnach ist eine systematische Einteilung aller Zoonoseerreger in ein gemeinsames zoologisches Taxon nicht möglich. Sinnvoll ist daher neben einer korrekten Taxonomie eine Einteilung in ökologische Gruppen. Diese sollte unter Berücksichtigung ihrer Phylogenie und evolvierter Apomorphien erfolgen. Auf diese Weise können Gemeinsamkeiten in der Virulenz und Ökologie der Zoonoseerreger besser erkannt werden (vergleiche Krause et al. 2002) und möglicherweise als Grundlage zur Bekämpfung angewendet werden.

Bisher sind ca. 1.400 Pathogene bekannt (exklusive Ektoparasiten), die Krankheiten bei Menschen verursachen können (Woolhouse & Gaunt 2007). Von diesen Erregern sind ca. 61 % (n = 868) gleichzeitig zoonotisch (Taylor et al. 2001). Diese Gruppe setzt sich zu 19 % aus Viren oder Prionen, zu 31 % aus Bakterien bzw. Rickettsien, zu 13 % aus Pilzen, zu 5 % aus Einzellern und zu 32 % aus Helminthen zusammen. In Abbildung 1 sind die jeweiligen Anteile graphisch dargestellt. Rund ein Drittel der zoonotischen Erreger kann über direkten Kontakt übertragen werden. Mehr als die Hälfte (ca. 61 %) gelangen jedoch über indirekten Kontakt, einschließlich Zwischenwirte oder via Vektoren (ca. 22 %) in den Wirt (Taylor et al. 2001). Die direkte und indirekte Übertragung kommt bei allen genannten Taxa vor. Bei einigen Erregern ist der Übertragungsweg immer noch unklar.

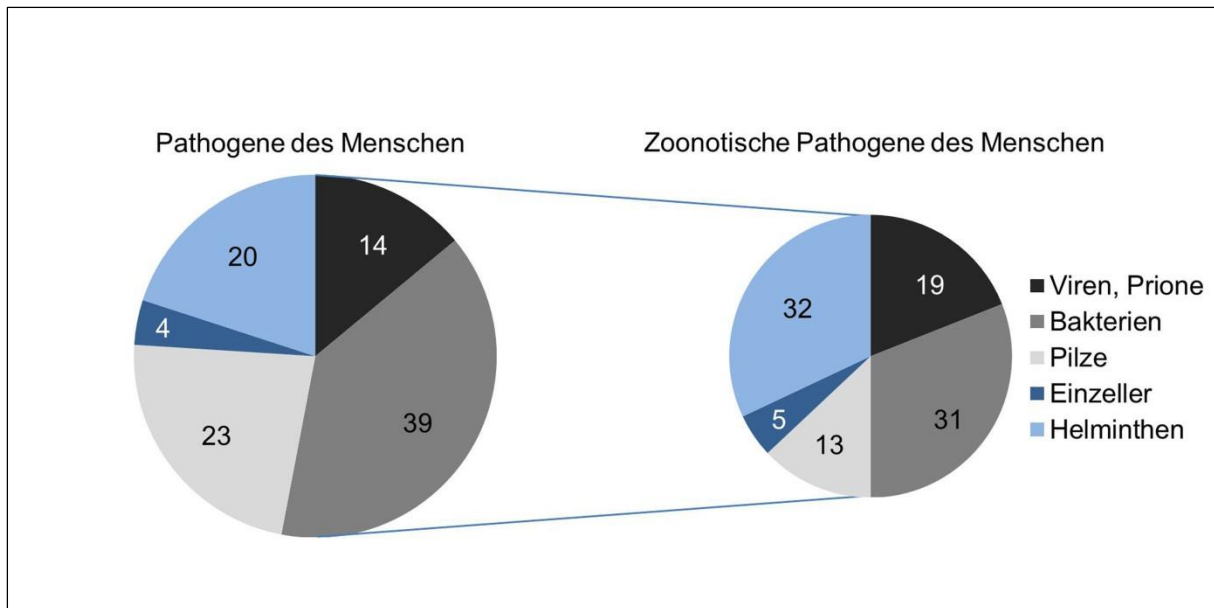


Abbildung 1: Taxonomische Einteilung der Krankheitserreger des Menschen. Bisher sind rund 1.400 Erreger bekannt, die Krankheiten bei Menschen verursachen können (Kreis links). Von diesen sind ca. 61 % zoonotisch (Kreis rechts). Dargestellt ist jeweils der prozentuale Anteil der beteiligten taxonomischen Gruppen. Exklusive Ektoparasiten. Nach Woolhouse & Gaunt (2007).

Werden diese Ergebnisse verbunden, sind folgende Beobachtungen von besonderer Bedeutung: Helminthen und Bakterien stellen die größten Gruppen zoonotischer Pathogene des Menschen dar, wobei die meisten Helminthenarten des Menschen ebenfalls zoonotisch (95 %) sind. Gleichzeitig wird mehr als die Hälfte der Pathogene über indirekten Kontakt übertragen. Dieser Übertragungsweg setzt eine geringe Wirtsspezifität voraus. Beide Faktoren stehen in direktem Zusammenhang oder bedingen sich gegenseitig und haben zum heutigen Befallsmuster des Menschen geführt.

Daher ist die Untersuchung von zoonotischen Erregern, z.B. Helminthen, in ihren nicht humanen Wirten wichtiger Gegenstand der Zoonoseforschung und letztlich für den Menschen relevant.

1.1.1 EID und EZD: Definition, Ursachen und Stand der Forschung

Als Infektion wird das Eindringen von Organismen in einen Wirt bezeichnet, der als Folge eine immunologische Reaktion entwickelt. Die infizierenden Organismen können aus allen taxonomischen Gruppen stammen. Das heißt es kann sich um Prionen, Viren, Bakterien, Pilze, Protozoa und Metazoa handeln. In dieser Arbeit liegt der Fokus auf Letzteren. Zieht die Infektion klinische Symptome nach sich, wird von einer Infektionskrankheit gesprochen (Heizmann et al. 1999). Für die moderne Zoonoseforschung stellen die sogenannten „Emerging Infectious Diseases“ (EID) des Menschen und ihre Erreger mit die wichtigsten Forschungsschwerpunkte dar. Rund

60 % aller EID werden von zoonotischen Erregern verursacht und im wissenschaftlichen Sprachgebrauch als „Emerging Zoonotic Diseases“ (EZD) bezeichnet (Cutler et al. 2010). Eine EZD ist also immer eine Infektionskrankheit, aber nicht jede Infektionskrankheit muss eine Zoonose sein.

Gleichzeitig können Zoonosen aber auch von Menschen auf Tiere übertragen werden (Cleaveland et al. 2001). Per Definition handelt es sich bei den Erregern von EID um Pathogene, die 1.) erst seit kurzem bekannt sind oder 2.) sich erst kürzlich entwickelt haben oder die 3.) bereits länger bekannt sind, jetzt aber häufiger auftreten oder ein verändertes Wirts- sowie Vektorenspektrum und eine veränderte geografische Verbreitung haben (Cutler et al. 2010). Die Übergänge zwischen einer Infektionskrankheit mit ausschließlich tierischem Wirtsspektrum und einer EID, die nur von Mensch zu Mensch übertragen wird, sind fließend. Es werden bis zu fünf Stufen von einem Extrem zum anderen postuliert (Wolfe et al. 2007). Klassisches Beispiel für einen viralen EID-Erreger mit ausschließlich humanen Wirten ist das HI-Virus (Jones et al. 2008). Ein Beispiel für eine EID, die von Parasiten ausgelöst wird und nur Menschen als Zwischenwirte einschließt, sind die fünf humanpathogenen *Plasmodium* Arten (Liu et al. 2010). Emerging Zoonotic Diseases werden häufig mit EID synonymisiert, so auch im Folgenden, falls nicht anders angegeben. Die Hauptfaktoren für die Verbreitung von EID sind nach Woolhouse & Gowtage-Sequeira (2006) Veränderungen in der Landnutzung oder in landwirtschaftlichen Praktiken, Veränderungen in der menschlichen Demographie oder Gesellschaft und einer schwachen Gesundheitsversorgung innerhalb bestimmter Gruppen in der Gesellschaft. Weiterhin nennen die Autoren Pathogen-Evolution (in Form von Wirkstoffresistenz oder erhöhter Virulenz), Verunreinigungen von Nahrungsmitteln und Trinkwasserquellen, weltweiter Reiseverkehr und Handel, Versagen von öffentlichen Gesundheitsprogrammen und Klimaänderungen in Form von steigenden Temperaturen als förderlich für eine Verbreitung von EID (Kilpatrick & Randolph 2012).

Historisch bedingt haben sich klare Unterschiede zwischen Infektionskrankheiten in den Tropen und gemäßigten Breiten entwickelt (Wolfe et al. 2007). Infektionskrankheiten haben sich in gemäßigten Breiten als Konsequenz hin zum sesshaften Lebensstil (und damit einer hohen Bevölkerungsdichte) vor ca. 11.000 Jahren anders entwickelt als in den Tropen. Während in den gemäßigten Breiten sogenannte „Crowd Epidemic Diseases“ vorherrschen, das heißt Krankheiten, die

lokale Epidemien hervorrufen und nur bei hoher Bevölkerungsdichte dauerhaft bestehen können, gilt dies nicht für die tropischen Bereiche. Erreger können bei hoher Bevölkerungsdichte, wie sie in vielen Bereichen der Tropen vorkommt, innerhalb der Wirtspopulation „wandern“ und sich dadurch Abwehrmechanismen entziehen (Wolfe et al. 2007). Steigende Temperaturen begünstigen drei wesentliche Faktoren einer Übertragung durch Vektor-assoziierte Erreger: die Häufigkeit der Vektor-Bisse wird erhöht, die Entwicklungsdauer der Vektoren wird beschleunigt und die Vermehrungsrate der Erreger steigt.

Morand et al. (2014) konstruierten auf Basis dreier Datenbanken den Zusammenhang zwischen Beginn der Domestikation der häufigsten Haus- und Nutztierarten sowie dem Auftreten assoziierter zoonotischer Krankheiten und Parasiten. Die wichtigsten Haus- und Nutztiere des Menschen sind Kaninchen und Hasen (Ordnung Lagomorpha), Kamele, Rinder, Schafe, Schweine, Ziegen (Ordnung Artiodactyla), Pferde und Esel (beide Ordnung Perissodactyla) sowie Hunde und Katzen (beide Ordnung Carnivora) (Morand et al. 2014). Hinzu kommen noch Ratten (Ordnung Rodentia) als Kulturfolger des Menschen. Von diesen Tierarten mit ihren zahlreichen Zucht- und Rasseformen geht gleichzeitig auch ein hohes Zoonosepotenzial aus, da diese seit Beginn der Domestikation eng mit dem Menschen zusammen leben (Leles et al. 2012, Springorum 2013). In allen Modellen geht von Hunden das höchste oder zweithöchste Gefahrenpotenzial für Menschen aus. Regelmäßig werden neue Zoonoseerreger beschrieben. Tomley & Shirley (2009) gehen davon aus, dass ca. 75 % der in den letzten 25 Jahren neu beschriebenen Krankheitserreger des Menschen ihren Ursprung in Tieren haben. Außerdem gehen die Autoren davon aus, dass die Gefahr an einer Zoonose zu erkranken zukünftig steigen wird. Neben neu beschriebenen Arten oder Arten, die aufgrund ökologischer Veränderungen den Menschen mittlerweile infizieren können, erkranken Menschen regelmäßig an Pathogenen, die als längst ausgestorben galten. Um einen Überblick über regelmäßig verwendete Begriffe und den aktuellen Stand in Bezug auf zoologische Erkrankungen des Menschen zu bekommen, werden diese im Folgenden kurz erläutert und Beispiele aufgeführt.

1.1.2 Zoonosen in Deutschland und den Tropen

Grundsätzlich ist die Parasitendiversität und damit die Wahrscheinlichkeit von Parasiten befallen zu werden oder an einer Parasitose zu sterben (s. Kapitel Einführung) in den Tropen am größten (Guernier et al. 2004). Begründet wird dieser

Unterschied heutzutage u.a. durch die abweichende Qualität der medizinischen Versorgung in den jeweiligen Ländern. Allgemein können der „Total Health Expenditure“-Wert (THE, Angabe in %) und „Health Expenditure Per Capita“ (HEPC, in US\$)-Wert als Maßstab für die Qualität und den Umfang der medizinischen Versorgung und der medizinischen Infrastruktur eines Landes verwendet werden (Musgrove et al. 2002, Di Matteo 2005). Ersterer gibt den Gesamtanteil der Ausgaben für die medizinische Versorgung vom Gesamtbruttoinlandsprodukt (% of Gross Domestic Product, englisch für Bruttoinlandsprodukt) einer Landesregierung für die Bevölkerung an (Fuchs 2013). Letzterer gibt die durchschnittlichen privaten und öffentlichen Pro-Kopf-Ausgaben für den medizinischen Bedarf der Bürger eines Landes an. Zum Vergleich betragen innerhalb der Europäischen Union (EU) die Gesundheitsausgaben im Jahr 2013 durchschnittlich 10,2 % des Bruttoinlandsprodukts, in Latein-Amerika und der Karibik 7,7 % und im subsaharischen Afrika 6,5 % (World Bank 2014a). Im Vergleich lag der HEPC im Jahr 2012 innerhalb der EU-Länder durchschnittlich bei 3.340,1 US\$, in Ländern Latein-Amerikas und der Karibik bei 729,3 US\$ (World Bank 2014b). Die geringsten HEPC-Werte werden u.a. in Ländern des subsaharischen Afrika erreicht, dort betrug der HEPC-Wert in 2013 im Durchschnitt lediglich 96,2 US\$ (World Bank 2014b).

Des Weiteren nimmt die Parasitenintensität (Anzahl Parasiten pro Wirt) der Wirte in Richtung der Tropen zu (Salkeld et al. 2008). Das Risiko an einer zoonotischen EID einer bestimmten Kategorie zu erkranken, variiert weltweit. EID-Erreger werden zur systematischen Erfassung in die folgenden vier Kategorien eingeteilt: 1) Erreger, die von Wildtieren übertragen werden, 2) Erreger deren Übertragung durch domestizierte Tiere erfolgt, 3) arzneimittelresistente Pathogene und 4) Vektor-gebundene Pathogene. Während in Deutschland das größte Risiko von Erregern aus Wildtieren, Erregern aus domestizierten Tieren und arzneimittelresistenten Pathogenen ausgeht, sind in den tropischen Regionen (Süd- und Mittelamerika, afrikanische Länder rund um den Äquator, nördliches Indien, Indopazifik) vor allem Vektor-gebundene Pathogene sowie Erreger aus Wildtieren für zoonotische Krankheiten verantwortlich (Jones et al. 2008).

Um kontinentweite Aussagen über die Verbreitung und Häufigkeit von Zoonosen treffen zu können, sind aufwendige Monitoringmaßnahmen notwendig. In den Ländern der Europäischen Gemeinschaft legt die Richtlinie 2003/99/EG (2003) des Europäischen Parlaments detailliert fest, welche zoonotischen Erkrankungen

registriert werden müssen und durch welche Institutionen und Vorgaben das Monitoring erfolgen muss. Weiterhin müssen die Daten frei zugänglich sein. Wissenschaftler können anschließend auf dieser Basis Empfehlungen zur Bekämpfung und Präventionsmaßnahmen geben. Die wissenschaftliche Dokumentation und Meldepflicht bestimmter zoonotischer Erkrankungsfälle erfolgt in Deutschland bspw. über das Robert Koch-Institut (RKI). In den Jahren von 2005-2014 wurden in Deutschland zwischen 97.182 (im Jahr 2013) und 137.443 (im Jahr 2007) Krankheitsfälle pro Jahr an das RKI gemeldet, die auf eine Zoonose zurückzuführen sind. In Abbildung 2 sind die jeweiligen Fallzahlen im Jahresvergleich dargestellt. Das Jahr 2005 weist nach 2007 die zweithöchsten gemeldeten Fälle auf. Den höchsten Anteil über den gesamten Zeitraum von zehn Jahren, haben dabei Erkrankungen des Magen-Darmtrakts. Verantwortlich sind dafür Bakterien der beiden Gattungen *Salmonella* und *Campylobacter*. Das entspricht für 2005 ca. 88,25 % (n = 129.652), in 2007 ca. 88,45 % (n = 137.443) und in 2013 etwa 85,03 % (n = 97.182) aller gemeldeten Fälle (RKI). Beide Bakteriengattungen bzw. die ausgelösten Erkrankungen sind bereits lange bekannt und wissenschaftlich beschrieben; für *Campylobacter* werden regelmäßig neue Arten als Zoonoseerreger beschrieben (Man 2011).

In Europa und gleichzeitig auch Deutschland, ist die Viruserkrankung FSME (Frühsommer-Meningoenzephalitis) nach wie vor mit eine der häufigsten durch Vektoren übertragene Erkrankung. In Deutschland wurden in 2013 442 Fälle an das RKI gemeldet (Gilsdorf et al. 2014).

Weitere wichtige Vektor-gebundene Zoonosen in Deutschland, gemessen an der Zahl der Neuinfektionen, stellen Infektionen mit dem Hantavirus dar (RKI). Die Gattung *Hantavirus* zählt zu den RNA-Viren aus der Familie Bunyaviridae, Infektionen sind seit 2001 meldepflichtig. Ihr natürliches Reservoir sind Nagetiere. In Deutschland wurden die drei Typen Puumalavirus (Reservoirwirt ist die Rötelmaus, *Myodes glareolus*), Tulavirus (Reservoirwirte sind Feld- und Erdmaus, *Microtus arvalis* und *M. agrestis*) und Dobrava-Belgrad Virus, Genotyp „Kurkino“ (Reservoirwirt des Genotyps ist die Brandmaus, *Apodemus agrarius*) nachgewiesen (Ulrich et al. 2013).

Neben dem RKI als zentrale Meldestelle für Erkrankungen der häufigsten oder schwerwiegender Zoonosen, beschäftigen sich in Deutschland zahlreiche Arbeitsgruppen mit dem Monitoring bestimmter Vektoren und ihrer Pathogene.

Wichtige Monitoringmaßnahmen werden beispielsweise vom „Lyssavirus Network“ (FLI) durchgeführt. Im Rahmen des Netzwerks werden Fledermäuse systematisch auf Infektionen mit Lyssaviren untersucht. Die Gattung *Lyssavirus* beinhaltet humanpathogene Arten wie das European Bat *Lyssavirus* Typ 1 und 2 (EBLV 1 und EBLV 2), welche die Fledermaustollwut verursachen (Schatz et al. 2014). Hier sind Fledermäuse die Vektoren. Die Gattung schließt aber auch die klassische oder terrestrische Tollwut ein, die in erster Linie von Hunden und Füchsen (*Vulpes vulpes*) übertragen wird (Banyard et al. 2013). Zahlreiche weitere Wirte, einschließlich des Menschen, können jedoch ebenfalls infiziert werden. Bei ausgebliebener Vakzinierung verläuft die Krankheit tödlich. Aufgrund der Bekämpfungsmaßnahmen der terrestrischen Tollwut bei Wildtieren in Deutschland ab 1983 gilt Deutschland heute als Tollwut-frei (Müller et al. 2015).

In Deutschland und Europa ist die Bekämpfung und Erforschung von Zoonosen von hoher Dringlichkeit. Die Auswertungen von Jones et al. (2008) aus dem Zeitraum zwischen 1940-2004 haben u.a. Europa eindeutig als zentrales Gebiet für die Entstehung von EID ausgewiesen. Gleichzeitig belegt das jährlich durchgeführte bundesweite Monitoring zur Überwachung von Zoonosen, dass in Deutschland jederzeit die Gefahr besteht, an einer Zoonose zu erkranken (z.B. Hartung et al. 2014, 2015). Ein Beispiel hierfür ist der Anstieg an Hantavirus-Infektionen in Deutschland im Jahr 2012 um mehr als das zehnfache im Vergleich zum Vorjahr (RKI).

Im Folgenden werden voraussichtliche Entwicklungen in Bezug auf die Verbreitung von zoonotischen Erregern vorgestellt, die nicht primär über Lebensmittel übertragen werden.

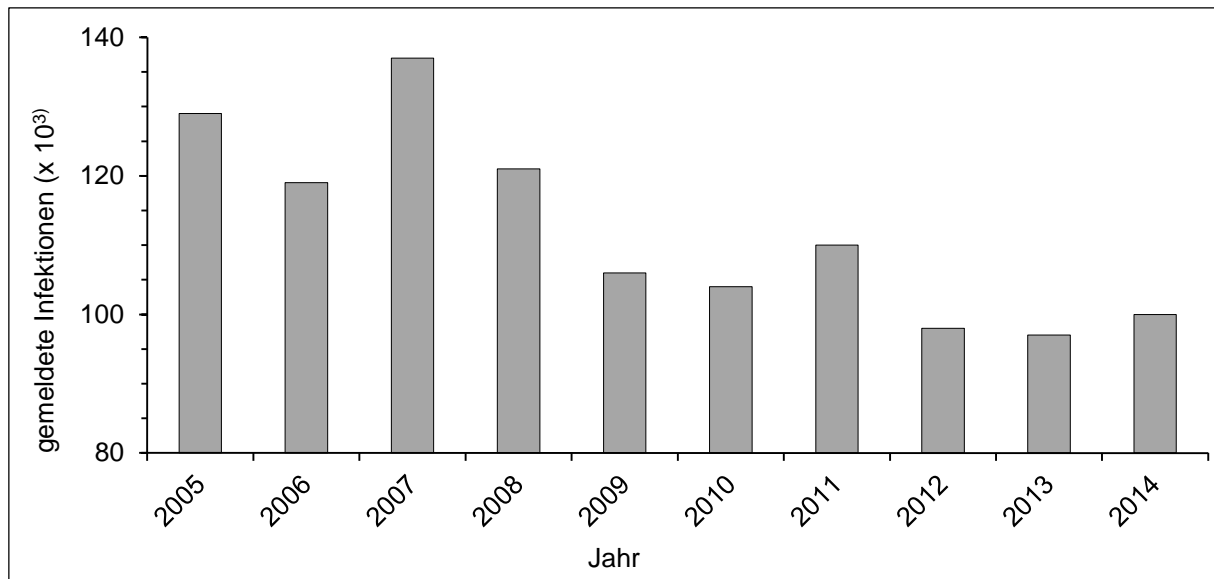


Abbildung 2: Gemeldete Fälle zoonotischer Erkrankungen in Deutschland zwischen 2005-2014. Die Darstellung beinhaltet sämtliche beim RKI registrierten Erkrankungsfälle gemäß Meldeverordnung, die von zoonotischen Erregern ausgelöst wurden (RKI).

1.1.3 Zukünftige Herausforderungen in der Zoonoseforschung

Aufgrund der ständigen Zunahme an zoonotischen Erregern und EID in den letzten Jahrzehnten (Grace et al. 2013), ist in Zukunft weiterhin von einer Zunahme an Infektionen und gleichzeitig dem Auftreten neuer Erreger weltweit zu rechnen. Erschwerend kommt hinzu, dass eine vollständige Eliminierung von Infektionskrankheiten und ihren Erregern selten erreicht wird (Tomley & Shirley 2009). Gründe hierfür sind nicht zuletzt in entwickelten Resistenzen gegen Arzneimittel zu finden. Diese sind auch bei größeren metazoischen Parasiten wie Nematoden zu finden und erschweren damit den Einsatz von z.B. etablierten Anthelminthika (Cornell et al. 2003). Eines der wenigen Beispiele für eine erfolgreiche Eliminierung ist das Pockenvirus (Gattung *Variola*).

Körpereigene Abwehrmechanismen gegen Parasiten

Hauptgründe sind zum einen die verschiedenen Phänotypen der Pathogene die entweder dauerhaft in zahlreichen Antigenformen auftreten oder während der Infektion Antigenvarianz zeigen. Diese Mechanismen verhindern eine erfolgreiche Bekämpfung mit Impfstoffen (Tomley & Shirley 2009). Mit der wichtigste Mechanismus zur Bekämpfung eines Parasiten innerhalb des Wirts ist die Kontrolle des Pathogens über das Immunsystem des Wirts. Die Kontrolle teilt sich auf die erworbene Immunkompetenz, die sogenannte Altersresistenz im Wirt und die angeborene Resistenz auf (Tenter 2006b, Schnieder et al. 2011). Bei Säugetieren werden mit der Muttermilch Substanzen an den Nachwuchs weitergegeben, die bei

der Ausbildung der Immunkompetenz unterstützend wirken. Eines der wichtigsten Proteine ist dabei Lactoferrin, ein Glycoprotein, das u.a. das angeborene und erworbene Immunsystem bei der Abwehr von Parasiten unterstützt (Siqueiros-Cendon et al. 2014). Voraussetzung für die Entwicklung eines immunologischen Gedächtnisses ist die (erfolgreich überstandene) Infektion mit einem bestimmten Pathogen und daraus resultierend die Ausbildung von Antikörpern. Die Abwehr von Parasiten kann aber auch durch die Ausschüttung körpereigener Substanzen erfolgen, die primär andere Aufgaben übernehmen. Ein Beispiel ist die Wasserfledermaus (*Myotis daubentonii*), bei der wahrscheinlich erhöhte Level des Sexualhormons Testosteron die Belastung mit Parasiten reduzieren (Encarnaçao et al. 2012).

Während die physiologischen Abwehrmechanismen sowohl Ekto- als auch Endoparasiten erreichen, können Wirte Ektoparasiten zusätzlich durch manuelle Maßnahmen eliminieren. Im Gegensatz zur erworbenen Immunkompetenz können diese Verhaltensweisen zielgerichtet durch den Wirt erfolgen. Allerdings müssen die Verhaltensweisen erlernt und trainiert werden. Bei felltragenden Säugetieren, z.B. dem Großen Mausohr (*Myotis myotis*, Fledermäuse), ist die Fellpflege die effektivste Maßnahme zur Reduzierung von Ektoparasiten (Christe et al. 2007). Bei Jungtieren ist die Fellpflege noch ineffektiv, gleichzeitig fehlt die Immunkompetenz, sodass diese Altersgruppe den höchsten Befall mit Ektoparasiten aufweist (Christe et al. 2000).

Seitens der Parasiten wiederum erfolgen evolutive Anpassungen, um den oben genannten Mechanismen zu entgehen. Bei Gewebe-Larven des humanpathogenen Nematoden, *Toxocara canis*, sind z.B. die sogenannte Hypobiose und Immunsuppression bekannt (Barriga 1988). Erstere verhindert die Produktion eines Schutz-induzierenden Antigens. Eine weitere physiologische Anpassung ist die Synchronisierung des Reproduktionszyklus seitens des Parasiten auf hormoneller Basis mit dem des Wirts. Dieser Mechanismus ist bei parasitischen Arthropoden-Taxa, ohne engen verwandtschaftlichen Bezug, mehrfach unabhängig entstanden (Christe et al. 2000, 2007, Czenze & Broders 2011). Dabei induziert z.B. die vermehrte Produktion von Estrogen und anderen Steroidhormonen im Wirtsorganismus während der Schwangerschaft über die Blutaufnahme die Reproduktion des Parasiten (hier *Spilopsyllus cuniculi*, Flöhe) (Czenze & Broders 2011). Ebenfalls kann die Immunsuppression während der Schwangerschaft

parasitischen Milben (Spinturnicidae) eine Besiedelung des (Fledermaus-) Wirts erleichtern (Christe et al. 2000).

Um Voraussagen zum Auftreten von Infektionskrankheiten treffen zu können, ist es wichtig, den Infektionsverlauf von Beginn der Entwicklung eines Pathogens bis zu dessen Eliminierung zu verstehen. Dabei müssen die Reservoirwirte, evtl. Zwischenwirte (einschließlich Nebenwirte), Fehlwirte sowie die Endwirte betrachtet werden. Zusätzlich muss die Pathogenität (= Schädigung) des Erregers für jede Wirtskategorie einzeln berücksichtigt werden. Diese kann innerhalb der genannten Wirtskategorien extrem variieren (Ewald 1995). Endparasiten zeigen in ihren Endwirten i.d.R. eine geringe Pathogenität. Schließlich limitiert das Überleben des Wirts direkt das Überleben des jeweiligen Parasiten und damit indirekt den Fortbestand der eigenen Art. Stirbt der Endwirt, besteht für die Endparasiten (diese sind auf das Vorkommen im Inneren des Körpers spezialisiert und reduziert, sobald sie in einen Wirt gelangen) keine Möglichkeit sich fortzupflanzen und Nachkommen in das Ökosystem einzubringen (Cleaveland et al. 2001). Für Ektoparasiten ist es ebenfalls ungünstig, eine hohe Pathogenität in ihren Endwirten zu zeigen, schließlich nutzen sie diese ebenfalls als Ressource. Für die Parasiten ist es vorteilhaft, wenn ein Gleichgewicht zwischen maximaler Ausnutzung der (Wirts-) Ressourcen und der gesundheitlichen Beeinträchtigung des Wirts besteht (Bize et al. 2008). Dabei ist das Überleben des Wirtsindividuum von weiteren ex- und intrinsischen Faktoren wie dessen Kondition, Ernährungszustand, Anzahl der Parasitenarten und jeweiligen Individuen, Geschlecht, Umweltbedingungen etc. abhängig (Petney & Andrews 1998). Wirbeltiere sind in den meisten Fällen von mehreren Parasitenarten befallen. Innerhalb ihres EW bilden Parasitenarten dann verschiedene inner- und zwischenartliche Kontrollmechanismen aus und reduzieren so den Konkurrenzdruck (Lello et al. 2004, Pedersen & Antonovics 2013). Diese verhindern normalerweise einen zu hohen Befall und damit eine schädliche Belastung des Wirts. Gleichzeitig kann der Befall mit einer bestimmten Parasitenart aber auch den Befall mit einer zweiten Art oder mehreren Arten begünstigen (Lello et al. 2004). Anders im Zwischenwirt: Parasitär induziertes unnatürliches Wirtsverhalten kann für den Parasit vorteilhaft sein und die Aufnahme durch den EW über den ZW begünstigen (Poulin 1995). Darüber hinaus kann bei einer Mischinfektion die Schädigung durch mehrere Erregerarten höher ausfallen, als es die Betrachtung und Summierung der Einzelinfektionen vermuten lässt. Beispiele hierfür sind die Infektion von Schweinen

mit *Escherichia coli* (Bakterium) und *Ascaris suum* (Schweinespulwurm) oder *Trichuris trichiura* (Peitschenwurm, Nematoda) und *Schistosoma mansoni* (Pärchenegel, Digenea) bei Menschen (Petney & Andrews 1998). Problematisch für den Wirt kann eine Immunsuppression werden, sodass das körpereigene Immunsystem das oben genannte Gleichgewicht nicht mehr aufrechterhalten kann (Petney & Andrews 1998). Bekanntestes Beispiel ist eine Infektion des Menschen mit HIV (Petney & Andrews 1998). Zusätzlich können opportunistische Erreger unter diesen Umständen pathogen werden (Franzen & Müller 2001).

Relevante Wirtstaxa für die prognostizierte Entwicklung von Zoonosen

Unter Berücksichtigung der Verläufe zoonotischer Erkrankungen der jüngeren Zeit, sind die beiden Ordnungen der Chiroptera (Fledertiere) und Rodentia (Nagetiere) für zukünftige Entwicklungen von besonderer Bedeutung. Die Ordnungen sind in den letzten Jahren als Vektoren für schwerwiegende EID-Erreger beobachtet worden (Calisher et al. 2006, Luis et al. 2013). Es ist davon auszugehen, dass die beiden Gruppen auch zukünftig als Vektoren für Erreger schwerwiegender unbekannter oder neu auftretender Infektionskrankheiten fungieren werden. Forschung in Bezug auf die Vektorkompetenz, zoologische Systematik und assoziierter Parasiten ist bisher nur geringfügig erfolgt. Besonders Fledertiere sind als Überträger des Ebola-Virus (Smith & Wang 2013) an wiederkehrenden Epidemien beteiligt und dadurch in den Fokus der öffentlichen Wahrnehmung gelangt. Bei der jüngsten Epidemie starben innerhalb weniger Monate mehr als 2.200 Patienten (Team WER 2014). Daneben übertragen sie weitere hoch und niedrig virulente Pathogene, wie z.B. Coronaviren, Filoviren, Henipaviren oder das *Lyssavirus* (Tong et al. 2013). Insgesamt wurden bisher mehr als 80 verschiedene Virusarten aus Fledermäusen isoliert oder in diesen nachgewiesen (Li et al. 2010). Der europäische Erstnachweis der Gattung *Lyssavirus* in einer Fledermaus erfolgte in Deutschland (Johnson et al. 2010). In diesem Rahmen ist die Bedeutung zur Erforschung der Parasitenfauna von Chiroptera besonders herauszustellen. Wie bereits erwähnt, sind auf diesem Themengebiet noch verhältnismäßig wenig Arbeiten durchgeführt worden. Gerade hämatophage Parasiten sind in anderen Säugetiertaxa als Überträger von Viren bekannt bzw. es bestehen starke Hinweise auf eine entsprechende Eignung (Yu & Tesh 2014). Bei der Vielzahl an Virusarten, die Chiroptera befallen, ist es sehr wahrscheinlich, dass diese zwischen Individuen auch durch Parasiten übertragen werden (Tong et al.

2013). Kenntnisse über die Parasitenfauna von Chiroptera können daher ebenfalls einen wichtigen Beitrag zur Erforschung von Zoonosen liefern.

Die zweite Säugetiergruppe, von der zu erwarten ist, dass sie auch in Zukunft als Vektoren für bedeutende zoologische Erreger fungiert, ist die Ordnung Rodentia (Luis et al. 2013). Gemessen an der Anzahl, beherbergt sie mehr virale Erreger als Chiroptera (Tong et al. 2013). Neben direkt übertragenen Zoonoseerregern (Ulrich et al. 2013) fungieren Rodentia auch als Reservoirwirte für Erreger, welche von Vektoren auf den Menschen übertragen werden. Klassisches Beispiel sind Pestbakterien, die auch heute noch Menschen infizieren (Esamaeili et al. 2013).

1.2 Metazoische Parasiten terrestrischer Säugetiere mit unterschiedlichen Lebensweisen

Die nachfolgenden Unterkapitel liefern einen Überblick über die Parasitenfauna bestimmter Säugetierarten. Dabei wurden möglichst unterschiedliche Arten (in Hinblick auf Sozialverhalten, Phylogenie und Nutzen durch den Menschen) ausgewählt, um ökologische Unterschiede, aber auch Gemeinsamkeiten herauszustellen. Ein weiterer Schwerpunkt ist die Parasit-Wirt-Beziehung unter Berücksichtigung ökologischer Aspekte.

1.2.1 Diversität und Taxonomie metazoischer Parasiten der Fledermäuse (Ordnung Chiroptera)

Fledermäuse (Unterordnung Microchiroptera) und Flughunde (Megachiroptera) bilden zusammen die weltweit vertretene Ordnung Chiroptera (Fledertiere) mit momentan 1.232 rezenten Arten in 18 Familien (Schaer et al 2013). Die beiden Unterordnungen unterscheiden sich hauptsächlich durch die Fähigkeit zur Echolokation, welche bei den Microchiroptera vorliegt, den Megachiroptera jedoch fehlt. Diese einzigartige Synapomorphie entwickelte sich vermutlich nur einmal innerhalb der Ordnung (Simmons 2005). In jüngerer Zeit wurden einige Arbeiten zur Taxonomie innerhalb der Chiroptera publiziert, mit teilweise gegensätzlichen Ergebnissen. Es gibt molekularbiologische Hinweise, dass diese Einteilung nicht aufrecht zu erhalten ist und Fledertiere in Yinpterochiroptera und Yangopterochiroptera einzuteilen sind (Gunnell & Simmons 2005). Neuere Ergebnisse von Agnarsson et al. (2011) widerlegen wiederum teilweise die Validität der beiden vorgeschlagenen Taxa und postulieren die Gültigkeit von Mega- und

Microchiroptera. In dieser Arbeit wird der allgemein anerkannten Systematik nach Agnarsson et al. (2011) gefolgt.

Chiroptera existieren mind. seit dem frühen Eozän (Hand et al. 2015), wobei die ältesten fossilen Funde ca. 51 Mio. Jahre alt sind (Gunnell et al. 2005). Sie haben damit verhältnismäßig früh eine eigene Linie innerhalb der Säugetiere ausgebildet. Die frühen Vorgänger der rezenten Fledertiere zeigten bereits morphologische Gemeinsamkeiten mit heutigen Chiroptera, allerdings entwickelten sich im mittleren Eozän schließlich zahlreiche Arten mit deutlich mehr Ähnlichkeiten zu modernen Chiroptera (Hand et al. 2015). Der Anstieg der Artenzahl korrelierte positiv mit einem Anstieg der globalen Temperatur, was wiederum einen Anstieg an Pflanzen- und Insektenarten bedingte (Simmons 2005). Die frühe Abspaltung der Chiroptera von den übrigen Eutheria (Gunnell & Simmons 2005) ermöglichte außerdem die Entwicklung einer hoch spezifischen und extrem artenreichen Parasitenfauna (Dick 2007, Dick et al. 2007). Zusätzlich besitzen Chiroptera Eigenschaften, aufgrund derer sie besonders geeignete Wirte für Parasiten sowie Vektoren für Viren und andere Pathogene sind (Calisher et al. 2006). Das sind u.a. ihr Flugvermögen, bestimmte soziale Interaktionen, Wanderverhalten und ihre grundsätzliche Anfälligkeit für Viren und andere Pathogene.

Parasitenfauna der Microchiroptera

Verhältnismäßig wenige Arbeiten befassen sich mit der Parasitenfauna der Microchiroptera. Dabei weisen sie eine extrem hohe Zahl an Parasitenarten auf, nur die artenreichere Ordnung Rodentia (Luis et al. 2013) wird z.B. von mehr Insektenarten parasitiert (Patterson et al. 2008). Die publizierten Arbeiten erlauben jedoch eine grundsätzliche Charakterisierung, die für nahezu sämtliche Microchiroptera gilt. Frühe wegweisende faunistische und systematische Arbeiten wurden von Wenzel & Tipton (1966) sowie Wenzel (1976) angefertigt. Microchiroptera erreichen in Süd- und Mittelamerika mit die höchste Artendichte (Willig & Selcer 1989), was auch übereinstimmend für ihre metazoische Parasitenfauna gilt (s. dazu „LDG“ im Kapitel Einführung). Teilweise sind Microchiroptera in diesen Gebieten das artenreichste Taxon (Lim & Engstrom 2004). Hier sind sämtliche Ordnungen echter ektoparasitischer Insekten der Fledermäuse präsent, sodass sich dieses Gebiet sehr gut zur Charakterisierung der Parasitenfauna von Fledermäusen eignet. Einige wenige Taxa bzw. Familien verschiedener Klassen dominieren die Parasitenfauna der Fledermäuse (Wenzel &

Tipton 1966). Interessanterweise haben sich in den Klassen der Parasiten mehrfach Familien oder einzelne Arten auf Fledermäuse spezialisiert (beispielsweise Spinturnicidae und Streblidae), die größtenteils nicht näher miteinander verwandt sind (Autino et al. 2009). Spezialisierung und Artbildung erfolgen i.d.R. durch Aufsplitterung einer Mutterart in ein oder mehrere Tochterarten aufgrund sich verändernder ex- und intrinsischer Faktoren im Ökosystem (Paterson & Banks 2001). Für Parasiten kommt zusätzlich noch die Bindung an ihren Wirt als entscheidender Faktor hinzu (Bruyndonckx et al. 2009). Je stärker die Bindung an den Wirt ausfällt und je stärker dieser spezialisiert ist, desto stärker ist der Spezialisierungs- und Artbildungsdruck auf die Parasiten in einer Suprapopulation (Zander 1997). Evolutive Veränderungen in Wirten ziehen daher nahezu immer evolutive Veränderungen in assoziierten Parasiten nach sich. Dieser induzierte Selektionsdruck, welcher Koevolution (nicht zu verwechseln mit der spontanen ständigen Mutation und Selektion in allen Organismen) nach sich zieht, erfolgt bei Parasiten normalerweise nach den evolutiven Veränderungen im Wirt (Woolhouse et al. 2002). Vollzieht sich die Koevolution des Parasiten zu langsam - s. dazu „Red Queen“ Hypothese (Tellier et al. 2014) - können die Veränderungen im Wirt in eine sogenannte evolutive „Sackgasse“ führen und das Aussterben der jeweiligen Parasitenart nach sich ziehen (Bruyndonckx et al. 2009).

Kurzfristig besitzen Generalisten sowie polyxene/heteroxene (vielwirtige) und fakultative Parasitenarten bei solchen Veränderungen einen Selektionsvorteil gegenüber Spezialisten oder monoxenen (einwirtigen) und obligaten Arten. Langfristig gesehen können Letztere aufgrund ihrer Spezialisierung die Ressourcen des Wirts jedoch erfolgreicher nutzen. Der hohe Spezialisierungsgrad und das hohe entwicklungsgeschichtliche Alter der Chiroptera haben daher zu einer extrem spezialisierten Parasitenfauna geführt (Hand et al. 2015).

Bei den Arachnida parasitieren Arten aus den Familien Argasidae, Chirodiscidae, Ixodidae, Laelapidae, Leeuwenhoekiiidae, Listrophoridae, Macronyssidae, Myobiidae, Rosensteiniidae, Sarcoptidae, Trombiculidae, Spinturnicidae und Spelaeorhynchidae. Die letzten beiden (Schwester-) Familien parasitieren nur bei Fledermäusen (Dowling 2015). Zu Spinturnicidae wurden in den letzten Jahren detaillierte Arbeiten auf dem Gebiet der evolutiven Parasit-Wirt-Beziehung publiziert (Christe et al. 2000, Lucan 2006, Bruyndonckx et al. 2009).

Die weitere taxonomische Zusammensetzung der Ektoparasitenfauna der Microchiroptera beschränkt sich auf Insekten aus den Ordnungen Diptera, Hemiptera (hier aus der Infraordnung Heteroptera, Wanzen) und Siphonaptera (Lourenço & Palmeirim 2008). Verschiedene Autoren geben zusätzlich noch Dermaptera (Ohrwürmer) als Parasiten der Chiroptera an (Sharifi et al. 2013), was jedoch nicht zutrifft. Vielmehr handelt es sich dabei um Kommensalen, die zu echtem Parasitismus nicht in der Lage sind (Marshall 1982).

Innerhalb der oben genannten Insektenordnungen zeigen die beiden Familien Streblidae und Nycteribiidae (Überfamilie Hippoboscoidea) den höchsten Grad an Spezialisierung (Dick & Patterson 2007). Sie parasitieren ausschließlich an Fledermäusen und werden auch als Fledermausfliegen bezeichnet. Gemein ist allen Hippoboscoidea, dass sie bestimmte Apomorphien evolviert haben, wodurch sich eine besonders enge Parasit-Wirt-Beziehung ergibt. Ein wichtiger Selektionsvorteil gegenüber anderen (eierlegenden) Parasiten ist die sogenannte adenotrophe Viviparie (Hosokawa et al. 2012). Die Terminologie der assoziierten nachfolgenden Begriffe wird hierbei synonym zu den funktionell vergleichbaren Organen der Säugetiere verwendet (Benoit et al. 2015). Die Nachkommen werden zum Schutz vor kühler Umgebungstemperatur im Uterus bis zum höchstmöglichen larvalen Entwicklungsstadium oder Puppenstadium einbehalten und dann in die Umgebung oder auf den Wirt abgegeben (Bertola et al. 2005). Unmittelbar im Anschluss erfolgt die Weiterentwicklung zum Puppen- oder Adultstadium (Petersen et al. 2007). Während der Entwicklung im Uterus werden die Larven über Milchdrüsen vom Muttertier ernährt (Poinar & Brown 2012). Vermutlich handelt es sich bei der adenotrophen Viviparie primär um eine Temperatur induzierte Anpassung (Lodé 2012). Allerdings gibt es Hippoboscoidea auch in wärmeren Gebieten. Zusätzliche Vorteile sind der direkte Kontakt zum Wirtstier oder zumindest zu dessen unmittelbarer Umgebung sowie eine extrem kurze extrauterine Entwicklungsdauer. Die adenotrophe Viviparie tritt mehrfach bei Insekten auf, sowohl bei den bereits erwähnten Diptera als auch bei Lepidoptera (Lodé 2012). Interessanterweise zeigen u.a. Milben der Familie Spinturnicidae, ebenfalls hoch spezialisiert auf Fledermäuse als Wirte, eine ähnliche Fortpflanzungsstrategie. Die larvale Entwicklung verläuft bis zur Protonympe auch bei diesen im Mutterleib. Bei der Geburt setzt das Muttertier bereits Protonymphen ab, die sich dann über Deuteronymphen (Lourenco & Palmeirim 2008) zum Adultstadium weiterentwickeln (Christe et al. 2000).

Jüngere Studien, z.B. Petersen et al. (2007), bestätigen die Monophylie der Nycteribiidae, während die Autoren die Streblidae eher als paraphyletisch sehen und eine taxonomische Revision der gesamten Überfamilie Hippoboscoidea vorschlagen. Gründe hierfür sind verschiedene morphologische Merkmale wie z.B. unterschiedliche Thoraxformen oder Flügelstrukturen. Aufgrund der extremen Spezialisierung der Nycteribiidae, ist es nicht möglich (neue) verwandtschaftliche Beziehungen auf Basis morphologischer Vergleiche zwischen Ordnungen beider Familien zu beschreiben (Petersen et al. 2007).

Adulte Streblidae sind je nach Art entweder flugfähig, ohne Flügel, nur als Männchen flugfähig, besitzen Stummelflügel oder werfen ihre Flügel nach Erreichen des Wirts ab (Bertola et al. 2005). Sie erreichen normalerweise Körperlängen zwischen 1,5-2,5 mm, einige tropische Arten bis zu 5 mm (Lloyd 2009). Weltweit kommen mind. 230 Arten aus 33 Gattungen vor (Autino et al. 2011). Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt jedoch in der „Neuen Welt“ (umfasst den amerikanischen Kontinent), vorrangig in tropischen Regionen (Lloyd 2009). Der Körper ist mehr oder weniger stark abgeflacht und erinnert in der Morphologie noch an den Grundbauplan der Diptera. Wegweisende Arbeiten zur Systematik, Diversität und Ökologie von Streblidae und Nycteribiidae wurden in Panama und Venezuela (Wenzel & Tiptoni 1966, Wenzel 1976) durchgeführt. Zur Artbestimmung wird hauptsächlich die Morphologie des Thorax und, falls vorhanden, auch der Flügel verwendet (Abbildung 3) (Wenzel 1976). Besonders die Form und Position der Verbindungsnahte der ventralen und dorsalen Thoraxelemente (Meso-, Metasternum, Proscutum, Scutum und Scutellum) sowie deren Behaarung sind artspezifisch (Abbildung 3).

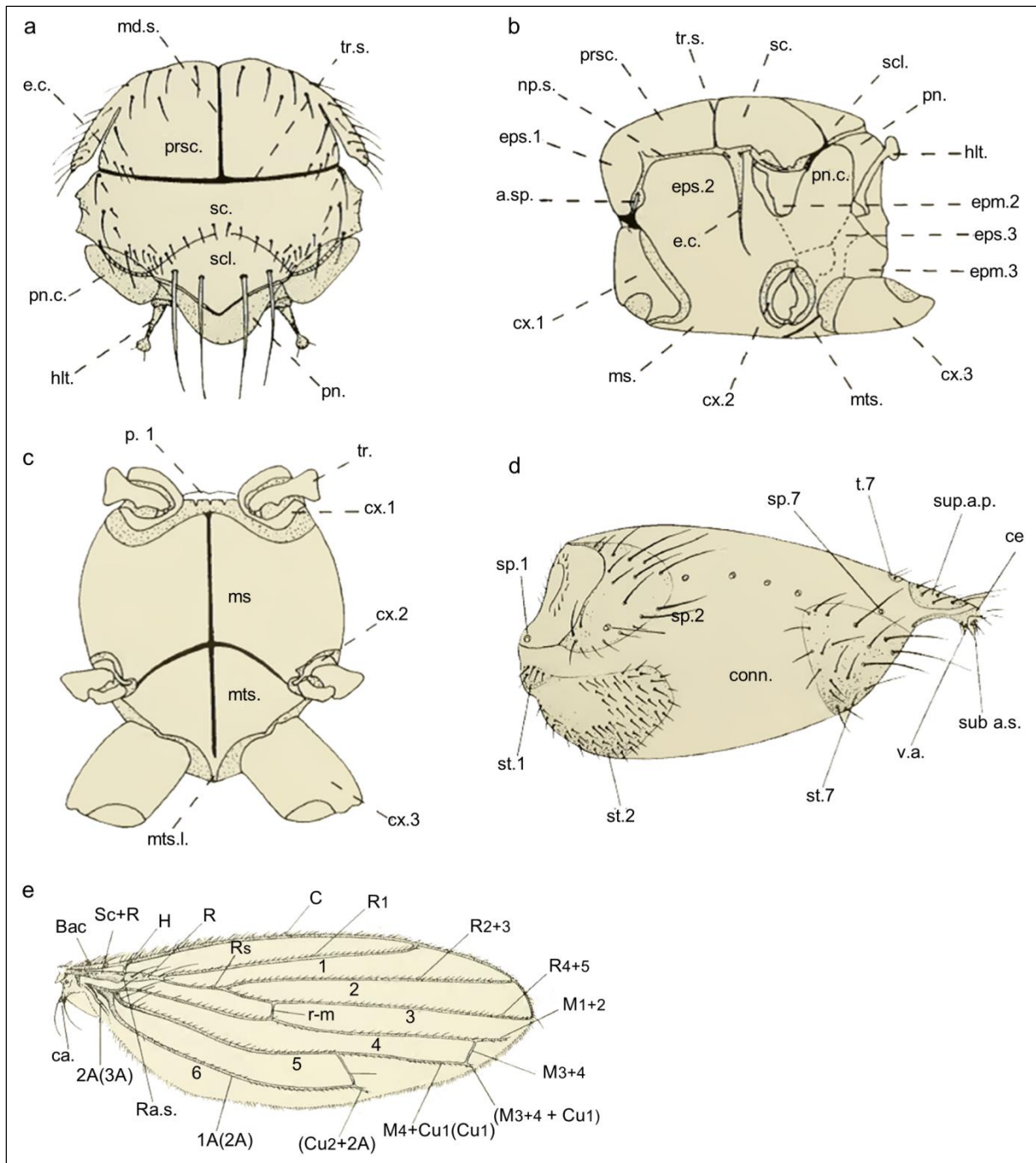


Abbildung 3: Morphologische Merkmale zur Artbestimmung von Streblidae. Vorrangige Unterscheidungsmerkmale zur Artspezifizierung sind Aufbau und Behaarung des Thorax (a = dorsal, b = lateral, c = ventral) und des Abdomens (d = lateral, hier weiblich) sowie die Aderung der Flügel (e) (verändert nach Wenzel 1976, Abkürzungen ebd.). Mit Einschränkung lassen sich die Merkmale auch für Nycteribiidae verwenden.

Nycteribiidae hingegen zeigen im Körperbau eine extreme Spezialisierung an ihren Wirt. Die Flügel sind weitestgehend oder vollständig reduziert, der Körper ist dorso-ventral abgeflacht, die Beine sind im Verhältnis zum Körper extrem lang und der Kopf ist im Verhältnis zu Thorax und Abdomen klein und liegt dem Thorax auf (Petersen et al. 2007). Ihre Körperlänge liegt zwischen 1,5-5 mm. Bisher sind mind. 286 Arten bekannt, wobei die meisten in der sogenannten „Alten Welt“ vorkommen (Lloyd

2009). Lediglich die beiden Gattungen *Basilia* und *Herskovitzia* kommen auch in der „Neuen Welt“ Amerika vor (Gracioli et al. 2007).

Aus der Ordnung Siphonaptera (mehr als 2.000 rezente Arten sind bekannt) (Krasnov 2008) und der Infraordnung Heteroptera (mehr als 42.000 rezente Arten sind bekannt) (Rabitsch 2010) parasitieren deutlich weniger Arten bei Microchiroptera. Innerhalb der Siphonaptera nutzen lediglich Arten aus den beiden Familien Tungidae - hier nur die Art *Hectopsylla pulex* - und Ischnopsyllidae Microchiroptera als HW und NW (Beaucournu et al. 2014). Die Familie Ischnopsyllidae schließt 125 Arten ein, wobei sich die gesamte Familie auf Mega- und Microchiroptera als Wirte spezialisiert hat (Whiting et al. 2008). Selten parasitieren auch Flöhe aus anderen Familien bei Fledermäusen, sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei jedoch um Fehlwirte (Autino et al. 2009).

Innerhalb der Infraordnung Heteroptera parasitieren die beiden Familien Cimicidae (bekannt sind 91 Arten von denen 61 bei Fledermäusen parasitieren) (Bartonička & Gaisler 2007) und Polyctenidae bei Microchiroptera. Letztere Familie parasitiert ausschließlich an Chiroptera und enthält 32 Arten (Tatarnic et al. 2014). Mindestens drei Arten der Cimicidae (*Cimex lectularius*, *C. hemipterus* und *Leptocimex boueti*) parasitieren auch bei Menschen (Benoit 2011). Es existieren zwei Hypothesen (Balvín et al. 2012), wie sich dieses unterschiedliche Wirtsspektrum im Laufe der Zeit entwickelte. Nach der allgemein akzeptierten Theorie sind Fledermäuse die ursprünglichen Wirte der genannten Arten. Menschen und Fledermäuse teilten sich in früherer Zeit häufig Höhlen, sodass die Wanzen ebenfalls Menschen als Wirte nutzen konnten und in ihr dauerhaftes Wirtsspektrum aufnahmen. Die zweite Theorie geht von Tauben (*Columba livia*) als ursprüngliche Wirte für *C. columbarius* aus. Laut molekularbiologischen Untersuchungen hat sich daraus nachfolgend die Schwesterart *C. lectularius* herausgebildet, die heute u.a. bei Menschen und Microchiroptera parasitiert (Balvín et al. 2012). Unterstützt wird diese These dadurch, dass die beiden Schwesterarten nicht erfolgreich hybridisieren können, Fledermaus- und Menschenstämme von *C. lectularius* jedoch problemlos. Diese Wanzen stellen für Menschen weniger eine Gefahr als Überträger von Infektionskrankheiten dar, sondern vielmehr als Lästlinge (Benoit 2011). Die Stiche von bspw. *C. lectularius* können bei befallenen Patienten zu schmerzhaften Reaktionen führen und Wohnräume unbewohnbar machen.

Parasiten der Microchiroptera als Vektoren

Neben der direkten Schädigung durch Parasitierung stellen Streblidae und Nycteribiidae als Vektoren für Krankheitserreger zusätzlich eine Gesundheitsgefahr für ihre Wirte dar. In Vertretern beider Familien konnten bereits fledermauspathogene Viren (Lopez et al. 2012) und Bakterien (Morse et al. 2012) nachgewiesen werden. Dabei konnten Morse et al. (2012) durch phylogenetische sowie Gennetzwerk-Analysen eine frühe Koevolution von Nycteribiidae, Microchiroptera und assoziierten Bakterien (Gattung *Bartonella*) nachweisen. Lopez et al. (2012) konnten zudem in Nycteribiidae Rhabdovirus-RNA (die Familie Rhabdoviridae schließt humanpathogene Lyssaviren ein) unterschiedlicher Linien mit hoher Diversität nachweisen. Die Autoren postulieren aufgrund der Varianz weite verwandtschaftliche Beziehungen der Linien zueinander. Gay et al. (2014) zeigten ebenfalls eine hohe Virusdiversität in Fledermäusen und ihren Parasiten. Die Ergebnisse der Autoren zeigen klar, dass Ektoparasiten der Fledermäuse eine wichtige Funktion in der Übertragung und Verbreitung unterschiedlicher Pathogene zwischen Fledermäusen übernehmen.

Des Weiteren konnten Loftis et al. (2005) in *Carios kelleyi* (Lederzecken) neben Bakterien die Menschen befallen, auch *Bartonella henselae* (Erreger der Katzenkratzkrankheit) nachweisen. Zecken parasitieren normalerweise auf Fledermäusen, nehmen aber auch Menschen als Wirte an. Arachnide Parasiten der Fledermäuse können daher wahrscheinlich ebenfalls als Vektoren für humanpathogene Erreger dienen.

Da Microchiroptera Vektoren für hoch virulente humanpathogene Erreger sind (eine Übertragung erfolgt z.B. durch einen Biss oder den Verzehr infizierten Gewebes), besteht die berechtigte Annahme, dass diese Erreger ebenfalls über Ektoparasiten auf Menschen übertragen werden können (Johnson et al. 2010, Schatz et al. 2014). Besonders obligate Blutparasiten wie Streblidae, Nycteribiidae oder Argasidae sind dazu prädestiniert. Erstere müssen regelmäßig Blut verzehren, um zu überleben, Letztere sind vor allem nidicol (Nester oder Höhlen bewohnend). Dadurch sind eine hohe Stichfrequenz sowie hohe Wirtsfrequenz gegeben. Beide Faktoren begünstigen damit die Verbreitung von Pathogenen in der Population der Haupt- und Reservoirwirte, der Vektoren und der (menschlichen) Fehlwirte (Koella et al. 1998).

1.2.2 Metazoische Parasiten domestizierter und verwilderter Haustiere am Beispiel des Hundes (Ordnung Carnivora)

Hunde (*Canis lupus familiaris*, oft nur *C. familiaris*) gehören zu den ältesten domestizierten Begleitern des Menschen. Ihre Domestikation und damit Abspaltung von der Urform Wolf (*Canis lupus*), begann vor ca. 17.000 Jahren (Morand et al. 2014). Aufgrund der Domestikation ergibt sich eine spezielle Beziehung zwischen Menschen, Hunden und ihren gemeinsamen Parasiten. Die Parasitenfauna des Hundes ist in weiten Bereichen direkt mit der des Menschen verknüpft oder wird zumindest von diesem beeinflusst. Somit steht die heutige Parasitenfauna des Hundes im Kontrast zur Parasitenfauna der Microchiroptera. Bei Hunden dominieren heteroxene Arten (Parasiten die verschiedene Wirtsarten parasitieren), die anthropogenen Einflüssen unterliegen und damit in ihrer Koevolution nicht mehr ausschließlich natürlichen Einflüssen ausgesetzt sind. Freilebende Hundepopulationen reduzieren sich auf verwilderte Rudel oder Einzelgänger. Diese kommen jedoch beinahe immer in urbanen Bereichen vor, was als anthropogen geprägtes Habitat ebenfalls Einfluss auf die Parasitenfauna hat (Klimpel et al. 2010). Bisher wurden 452 verschiedene Mikroorganismen- und Parasitenarten bei Hunden beschrieben (Morand et al. 2014). Mehr als die Hälfte der Parasitenfauna sind dabei Helminthen (McIntyre et al. 2014). Im Folgenden werden die wichtigsten Parasiten des Hundes vorgestellt, einschließlich zoonotischer Erreger.

Dabei ähnelt sich die taxonomische Zusammensetzung der Parasitenfauna des Hundes grundsätzlich weltweit, wobei einige Arten kosmopolitisch dominieren. Zusätzlich parasitieren lokal endemische Arten.

Parasitische Metazoa des Hundes

Innerhalb der großen Gruppe an parasitischen Helminthen bei Hunden kommen weltweit aus der Klasse der Nematoda (Fadenwürmer) in erster Linie die folgenden Familien vor: Ancylostomatidae (Hakenwürmer), Ascarididae (Spulwürmer), Dracunculidae, Onchocercidae und Trichuridae (Peitschenwürmer). In der Klasse der Cestoda (Bandwürmer) parasitieren vor allem Dipylidiidae, Mesocestoididae und Taeniidae (Klimpel et al. 2010, Awoke et al. 2011, Becker et al. 2012, King et al. 2012, Kimura et al. 2013, Akeredolu & Sowemimo 2014, Papajová et al. 2014, Zanzani et al. 2014, Alvarado-Esquivel et al. 2015).

Zahlreiche dieser Helminthenarten, z.B. *Ancylostoma duodenale*, *Dipylidium caninum* und *Toxocara canis*, parasitieren bei Menschen und Hunden. Besonders die

verschiedenen Nematoden zeigen eine hohe Prävalenz und Dominanz (Klimpel et al. 2010, Kimura et al. 2013, Akeredolu & Sowemimo 2014). Ein Hauptgrund für diese hohe ökologische Potenz bzw. Wirtsvarianz ist der direkte oral-fäkale oder perkutane Übertragungsweg sowie die Ausbringung von Eiern oder Oozysten in die Umgebung (Claerebout et al. 2009). Insbesondere der oral-fäkale Übertragungsweg erlaubt eine effektive Infektion. Untersuchungen ergaben, dass sich Menschen, Hunde und Wölfe eine Vielzahl an Parasitenarten teilen (Bagraade et al. 2009). Die Übertragung zwischen den drei Wirtsarten kann direkt erfolgen, beispielweise durch den Verzehr infizierter Hunde durch Wölfe (Bagraade et al. 2009) oder durch Menschen (Cui & Wang 2001). Weitere Möglichkeiten sind die anthropogen induzierte Integration von Parasiten über infizierte Hunde in vormals parasitenfreie Wolfspopulationen oder die indirekte Übertragung von Parasiten von Wölfen über Hunde zu Menschen (Gardner et al. 2013).

An Ektoparasiten dominieren weltweit aus der Klasse der Arachnida die Familie Ixodidae (Schildzecken) und aus der Klasse Insecta die Familie Ctenocephalidae und Tungidae (Flöhe) sowie die Familie Boopiididae (Tierläuse) (Klimpel et al. 2010, Führer et al. 2012, Wells et al. 2012). Besonders Schildzecken und Tierläuse können in Hundepopulationen mehr als jeden zweiten Wirt, bis hin zur gesamten Population, befallen (Klimpel et al. 2010). Ähnliche Befallszahlen werden von verschiedenen Floharten erreicht (Heukelbach et al. 2004, Führer et al. 2012). Zusätzlich parasitieren verschiedene Dipteren regelmäßig und häufig bei Hunden. Sandfliegen der Gattung *Phlebotomus* gehören dabei zu den häufigsten Arten. Gleichzeitig sind sie die Hauptvektoren von Leishmanien in der „Alten Welt“, was sich in den hohen *Leishmania*-Prävalenzen in Endemiegebieten widerspiegelt (Lachaud et al. 2013).

Die Ektoparasiten der Hunde besitzen für den Menschen ebenfalls Relevanz, da zahlreiche Arten auch den Menschen als Wirt nutzen. Weiterhin sind Hunde als Vektoren von Wildtierparasiten bekannt (Dobler & Pfeffer 2011). Besonders Flöhe aus der Gattung *Ctenocephalides* (weltweit verbreitet) sowie die Art *Tunga penetrans* parasitieren häufig bei Menschen (Klimpel et al. 2005, Führer et al. 2012). Hunde tragen dabei zur Verbreitung dieser Parasiten in menschlich genutzte Gebiete bei. *Ctenocephalides* spp. können ebenfalls als Vektoren für Helminthen, wie z.B. *D. caninum*, dienen (Klimpel et al. 2010).

1.2.3 Die Gattung *Tunga* (Klasse Insecta, Ordnung Siphonaptera) und ihre Bedeutung für den Menschen

Synonyme wissenschaftlich: *Dermatophilis*, *Dermatophilus*, *Dermatophylus*, *Rynchoprion*, *Sarcophaga*, *Sarcopsylla*, *Sarcopsyllus*

Trivialnamen (i.d.R. für *Tunga penetrans* verwendet): Bicho do pé (Brasilien), Chigger (England), Chigoe (West-Indien), Chique (Frankreich), Jigger (England), Kuti (Bolivien), Niguas (Mexiko), Puce-chique (Franz. Guayana), Pulga de bicho (Brasilien), Sand flea (England), Sandfloh, Suthi-pique (Bolivien) (Sachse et al. 2006)

Etymologie: Indianisch: *tung* = penetrierender Organismus

Die Gattung *Tunga* gehört innerhalb der Ordnung der Flöhe (Siphonaptera) der Familie Tungidae an und beinhaltet aktuell 14 Arten (Tabelle 1) (Ezquiaga et al. 2015). Die Arten werden aufgrund von Ähnlichkeiten in der Morphologie und Wirtswahl in die beiden Gruppen *caecata*-Gruppe und *penetrans*-Gruppe eingeteilt (De Avelar et al. 2013). Die Familie schließt noch die Gattung *Hectopsylla* mit ein (Linardi et al. 2014). Phylogenetische Analysen sowie ökologische und morphologische Merkmale lassen darauf schließen, dass die Tungidae eine basale Familie innerhalb der rezenten Flöhe darstellt (Whiting et al. 2008). Gleichzeitig sind sie die höchstspezialisierten Arten innerhalb der 2.575 weltweit rezenten Floharten (Dittmar et al. 2015a). Ihr natürliches Hauptverbreitungsgebiet erstreckt sich auf Süd- und Mittelamerika, während die beiden Arten *T. caecigena* und *T. callida* in China und Japan verbreitet sind (Abbildung 4 und Abbildung 5). *Tunga penetrans* hingegen ist durch anthropogenen Einfluss auch in Afrika verbreitet (Näheres s. weiter unten im Text). Sehr wahrscheinlich ist Südamerika auch das Entstehungsgebiet der Gattung *Tunga* (Hinz 1996). Die Familie Tungidae hat sich früh von den restlichen Flöhen als Schwesterfamilie abgespalten, was sich teilweise auch in der Präferenz ihrer Wirte widerspiegelt. Während einige *Tunga* Arten vor allem an Xenarthra parasitieren (also basale Säugetiere), parasitieren *Hectopsylla* Arten an Chiroptera, caviomorphen Nagetieren und Vögeln (entwicklungsgeschichtlich ebenfalls basale Taxa) (Whiting et al. 2008). Weitere Wirte der Gattung *Tunga* sind Artiodactyla (Paarhufer) und Felidae (Katzenartige) (Linardi & De Avelar 2014). Wie für Flöhe typisch, ernähren sich beide Geschlechter als Adulti von Wirbeltier-Blut, wobei *T. monositus* als Ausnahme nur im weiblichen Geschlecht parasitiert (Linardi et al. 2014). In älteren Publikationen werden auch Vögel, z.B. aus der Gattung *Cariama*,

als Wirte angegeben, was jedoch als äußerst fragwürdig erscheint (Hinz 1996). Das untersuchte Material konnte nicht eindeutig Vögeln als Wirte zugeordnet werden oder einwandfrei als *Tunga* zugehörig identifiziert werden (Linardi et al. 2013). Die Meldungen beruhen sehr wahrscheinlich auf Verwechslungen mit Arten der Gattung *Hectopsylla* (Linardi et al. 2013). Zusätzlich existieren Berichte über Elefanten (Ruthe 1961) und Menschenaffen (Toft & Eberhard 1998) als Wirte von *Tunga*, was jedoch fraglich erscheint und eher anekdotischen Charakter besitzt (Heukelbach et al. 2004, Widmer & Azevedo 2011).

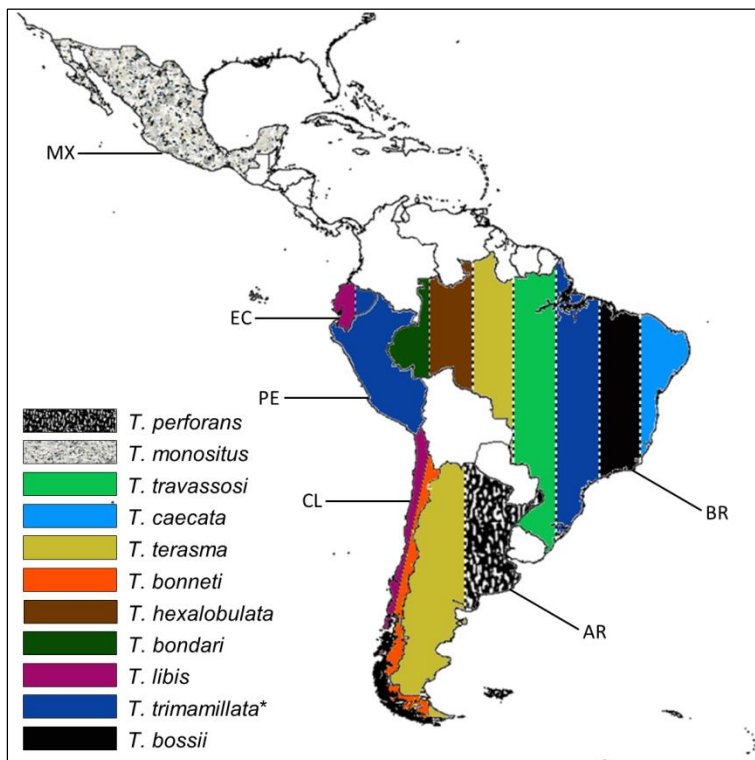


Abbildung 4: Verbreitung der Gattung *Tunga* (ohne *T. penetrans*) in Süd- und Mittelamerika. Das Vorkommen mehrerer Arten in einem Land ist zur besseren Darstellung durch gestrichelte Linien getrennt, die Position der Markierung entspricht dabei nicht zwingend der geographischen Verbreitung im Land. * = humanpathogen, AR = Argentinien, BR = Brasilien, CL = Chile, EC = Ecuador, MX = Mexiko, PE = Peru.

*Zur Phylogenie der Gattung *Tunga**

Drei Arten (*Tunga hexalobulata*, *T. penetrans*, *T. trimamillata*) parasitieren ebenfalls bei domestizierten Säugetieren und Nutztieren, was zu erheblichen wirtschaftlichen Einbußen in den Beständen führen kann (De Avelar et al. 2013, Marin et al. 2015).

Die Bindung an basale Wirtstaxa kann, zumindest teilweise, auch das heutige natürliche Verbreitungsmuster (Abbildung 4 und Abbildung 5) der Gattung *Tunga* erklären. Die basalen Xenarthra und Edentata stellen die häufigsten Wirte in der Gattung dar, gefolgt von Artiodactyla und Rodentia (Whiting et al. 2008). Vorfahren

der ersten beiden entwickelten sich vermutlich auf dem Gebiet des heutigen Südamerikas während Gondwana auseinander driftete, was in Folge sehr lange isoliert blieb (Poux et al. 2006). So konnten sich die Arten der Gattung *Tunga* auf die endemischen Säugetierwirte spezialisieren. Die Nutzung von Altweltmäusen, sigmodontinen und neotominen Nagetieren (Neuweltmäuse), Huftieren und schließlich Primaten (Menschen) (nur bei den beiden Arten *T. penetrans* und *T. trimamillata*) entwickelte sich sehr wahrscheinlich sekundär oder tertiär (Whiting et al. 2008, De Avelar et al. 2013). Gestützt wird diese These dadurch, dass Neuweltmäuse nicht der autochthonen Fauna Südamerikas angehören und den Kontinent sehr wahrscheinlich erst im späten Pliozän vor ca. 3 Mio. Jahren (evtl. auch einige Millionen Jahre früher) erfolgreich besiedeln konnten (Vilela et al. 2014). Auffällig ist in dem Zusammenhang das Fehlen caviomorpher Rodentia im Wirtspektrum der Gattung *Tunga*. Schließlich existieren Caviomorpha (Meerschweinchenverwandte) bereits seit dem mittleren oder späten Eozän (seit ca. 45 Mio. Jahren) in Südamerika (Poux et al. 2006).

Altweltmäuse wie *Mus* oder *Rattus* (Tabelle 1) hingegen, die frühestens seit 1544 in Südamerika präsent sind, werden ebenfalls als Wirte genutzt (Novillo & Ojeda 2008). Vermutlich werden diese Gattungen aufgrund der näheren Verwandtschaft zu Neuweltmäusen akzeptiert, was auch die außergewöhnliche Verbreitung von *T. caecigena* und *T. callida* erlaubt. Beide Arten kommen als einzige Vertreter der Gattung in Asien (in China und Japan) vor (Beaucournu et al. 2012). Sie parasitieren ebenfalls an Altweltmäusen. Vermutlich sind sie mit ihren Wirten über die Beringstraße in die östliche Hemisphäre eingewandert und haben dort sekundär autochthone Rodentia als Wirte akzeptiert (Hinz 1996).

Die dritte Art außerhalb Amerikas ist *Tunga penetrans*. Ihr natürliches Verbreitungsgebiet liegt ebenfalls in Südamerika, sie gelangte jedoch nachweislich im Jahr 1872 auf dem Schiffahrtsweg von Rio de Janeiro (Brasilien) nach Ambriz (Angola) (Abbildung 5, Tabelle 1). Von dort breitete sich die Art im gesamten subsaharischen Afrika (Hinz 1996) sowie seit 1895 auf Madagaskar und weiteren vorgelagerten Inseln aus (Franck et al. 2003). *Tunga penetrans* gelangte auch mehrfach nach Indien (Mumbai) und Pakistan (Karatschi), konnte sich hier jedoch nicht verbreiten (Heukelbach et al. 2001). Gemeldete Fälle sind ausschließlich auf Importe zurückzuführen (Pampiglione et al. 2009).

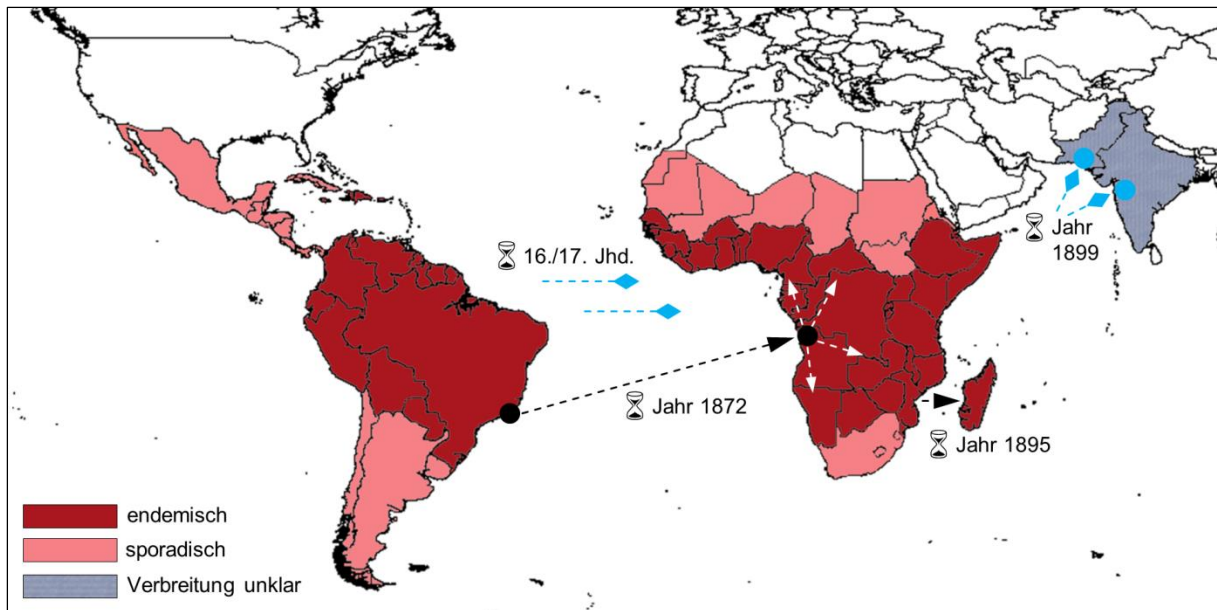


Abbildung 5: Historisches Ausbreitungsmuster und aktuelle Verbreitung von *Tunga penetrans*. Erklärung siehe Text. ⌚ = nachweisliche Ankunftszeit. Pfeile blau, viereckige Spitze = Importroute, Etablierung nicht erfolgreich. Pfeile schwarz, dreieckige Spitze = Importroute, Etablierung erfolgreich. Pfeile weiß, dreieckige Spitze = Ausbreitungsrichtung. Kreise = nachweislicher Ankunftszeit: schwarz = Etablierung erfolgreich, blau = Etablierung nicht erfolgreich. Jhd. = Jahrhundert. Verändert nach Franck et al. (2003).

Bemerkenswerterweise stellt die erfolgreiche Verschleppung von *T. penetrans* aus der westlichen Hemisphäre in die östliche Hemisphäre (Abbildung 5) einen Sonderfall in der Verbreitung von Parasiten dar. Für den weitaus größten Teil gilt als Ausbreitungsschema der Weg von der sogenannten „Alten Welt“ in die „Neue Welt“ (Franck et al. 2003). Als weiteres seltenes Beispiel gilt *Pulex irritans*. Die Gattung hat ihren Ursprung, ähnlich wie *Tunga*, vermutlich in Süd- und Mittelamerika. Als einzige Art aus der Gattung, konnte *P. irritans* ebenfalls mit ihren Wirten über die Beringstraße in die östliche Hemisphäre einwandern und sich dort verbreiten (Hinz 1996).

Morphologische Besonderheiten der Gattung Tunga

Neben der für Flöhe seltenen Wahl basaler Säugetiere als Wirte ist die sogenannte Neosomie ein weiteres charakteristisches Merkmal der Gattung *Tunga* (Linardi et al. 2013). Innerhalb der Ordnung Siphonaptera sind rund 90 Arten aus einigen wenigen Gattungen, wie z.B. *Neotunga* und *Echidnophaga*, ebenfalls zur Neosomie befähigt, was teilweise Grund zur Verwechslung bot (Linardi et al. 2014). Bei der Neosomie der Arthropoden handelt es sich allgemein um eine Umfangsvermehrung bzw. um Wachstum außerhalb der Ecdyson-induzierten Häutungs- und damit Wachstumsphase (Dittmar et al. 2015a). Die Neosomie hat sich mehrfach innerhalb

der Arthropoden unabhängig entwickelt und dient den betreffenden Taxa zu unterschiedlichen Zwecken (Radovsky 2006). Als Beispiel durchlaufen adulte Weibchen der Gattung *Ascodipteron* (Streblidae) ebenfalls eine Neosomie im Lebenszyklus, obwohl sie nicht näher mit Flöhen verwandt sind (Dittmar et al. 2015b). Nach Dittmar et al. (2015a) ist die Neosomie in der Gattung *Tunga* eher ein primitives Merkmal, was ebenfalls für die basale Stellung innerhalb der Siphonaptera spricht. In der Gattung *Tunga* findet die Neosomie eingebettet in der Epidermis des Wirts statt und dient der Produktion von Eiern in hoher Anzahl (Nagy et al. 2007). Dieser pathogene und infektiöse Prozess wird als Tungiasis (syn. Tungidosis) bezeichnet (eine Läsion entsteht) und erfolgt bei *T. penetrans* in fünf Phasen (Eisele et al. 2003). *Tunga penetrans* gehört aufgrund seiner Humanpathogenität zu den am besten untersuchten Arten der Gattung. Die nachfolgenden Beschreibungen beruhen daher auf Beobachtungen dieser Art und können näherungsweise auf die übrigen *Tunga* Arten übertragen werden.

Die Umfangsvermehrung erfolgt hauptsächlich zwischen den Abdominalsegmenten II und III der kopfwärts penetrierenden Weibchen (Linardi & De Avelar 2014). Der Eiproduktion sowie Neosomie geht Experimenten zu Folge eine Paarung mit dem bereits eingebetteten Weibchen voraus (Nagy et al. 2007). Die Neosomie endet mit dem Tod des hypertrophierten Weibchens, welches dann normalerweise durch körpereigene Mechanismen vom Wirt abgestoßen wird (Muehlen et al. 2003). Zwischen Anheftung und Tod des Weibchens vergehen i.d.R. zwischen vier bis sechs Wochen (Eisele et al. 2003). Die Neosomie wird begleitet von Schmerzen an der Penetrationsstelle und ggf. entzündlichen Sekundärinfektionen (Sachse et al. 2006). Penetrationsstellen (Tabelle 1) liegen aufgrund geringen Sprungvermögens hauptsächlich im Bereich der Füße und unteren Extremitäten (Klimpel et al. 2005). Bereits wenige Läsionen oder Individuen können sowohl bei menschlichen als auch tierischen Wirten gravierende lokomotorische Einschränkungen verursachen und als Folge eine hohe Morbidität bedingen (Ugbomoiko et al. 2007). Verbleiben die abgestorbenen Weibchen in der Haut, können diese ebenfalls langfristig Schäden verursachen und zu Superinfektionen führen (Nagy et al. 2007). Tungiasis bei Menschen ist zwar sehr weit verbreitet und tritt in bestimmten Bevölkerungsgruppen (vornehmlich arme und ärmste Gemeinden) überproportional häufig auf (Heukelbach et al. 2001, Feldmeier et al. 2003, Ugbomoiko et al. 2007), jedoch ist das Bewusstsein für die Krankheit als solche und Folgeschäden in der Bevölkerung

sowie bei medizinischem Personal in den entsprechenden Gebieten noch stark unterrepräsentiert (Wilcke et al. 2002). Darunter fällt auch der wirtschaftliche Verlust bei Nutztieren (De Avelar et al. 2013, Marin et al. 2015). Die Tungiasis kann als klassische Zoonose bezeichnet werden (Feldmeier et al. 2003). Epidemiologisch problematisch bei *T. penetrans* ist das untypisch hohe Wirtsspektrum, sodass zahlreiche Nutz- und semidomestizierte Wildtiere als Reservoirwirte fungieren können. Nach Sachse et al. (2006) ist das Infektionsrisiko in der Umgebung von Haus- und Nutztieren in Endemiegebieten stark erhöht. Hier kann die Prävalenz sowohl in Bewohnern als auch in der Tierpopulation über 80 % bzw. 50 % betragen (Heukelbach et al. 2005, Ugbomoiko et al. 2008b). Bis auf *T. libis* sind von allen *Tunga* Arten hypertrophierte Weibchen bekannt (Linardi et al. 2013). Sie unterscheiden sich hinsichtlich Form, Größe und Position am Wirt (Tabelle 1) und können daher zur Artidentifizierung verwendet werden (Pampiglione et al. 2009). Die zweite humanpathogene Art, *T. trimamillata*, ist erst seit dem Jahr 2002 bekannt (Pampiglione et al. 2002). Da zu dieser Art bisher keine epidemiologischen Studien vorliegen, ist die Bedeutung für den Menschen unklar. Ihr Wirtsspektrum schließt Huftiere mit ein, daher erwarten Linardi et al. (2013) zumindest in brasilianischen Rinderbeständen in den nächsten Jahren ansteigende Befallszahlen.

Tabelle 1: Vorkommen, Wirtsspektrum und Größe der hypertrophierten Weibchen der validen *Tunga* Arten. * = Wirt fraglich. Grau unterlegt = humanpathogen. AR = Argentinien, BR = Brasilien, CL = Chile, CN = China, EC = Ecuador, JP = Japan, KM = Komoren, MG = Madagaskar, MU = Mauritius, MX = Mexiko, PE = Peru, SC = Seychellen. Verändert nach Linardi et al. (2014), Ezquiaga et al. (2015).

Art	Vorkommen	Wirtsspektrum (bevorzugte Anheftungsstelle)	Größe des hypertrophierten Weibchens (Länge x Breite x Höhe) (mm)
penetrans Gruppe			
<i>Tunga bondari</i> Wagner, 1932	BR	Pilosa: <i>Tamandua</i> (ventrales Abdomen) *Cariamidae (Vögel): <i>Cariama</i>	6 x 6 x 5
<i>T. hexalobulata</i> De Avelar et al., 2013	BR	Artiodactyla: <i>Bos</i> (Kronrand)	4 ³
<i>T. penetrans</i> (L.) Jarocki, 1838	KM, MG, MU, Neotropis, SC, subsaharisches Afrika	mind. 27 Säugetierarten unterschiedlicher Ordnungen. Artiodactyla: <i>Sus</i> (Füße, Skrotum, Schnauze) Carnivora: <i>Canis</i> (Krallenbereich, Ballenbereich, Schnauze) Cingulata: <i>Dasybus</i> (Füße) Menschen (Interdigitalraum, periungualer Raum) Rodentia: <i>Rattus</i> , <i>Mus</i> (Füße)	6 x 5 x 4
<i>T. perforans</i> Ezquiaga et al., 2015	AR	Cingulata: <i>Zaedyus</i> , <i>Chaetophractus</i> (Carapax/Osteodermen)	2,6 x 2,4 x 1
<i>T. terasma</i> Jordan, 1937	AR, BR	Cingulata: <i>Cabassous</i> , <i>Dasybus</i> , <i>Euphractus</i> , <i>Priodontes</i> (ventrales Abdomen und Zehen)	10 x 9 x 13
<i>T. travassosi</i> Pinto & Dreyus, 1927	BR	Cingulata: <i>Dasybus</i> , <i>Euphractus</i> (ventrales Abdomen)	13 x 8 x 10
<i>T. trimamillata</i> Pampiglione et al., 2002	BR, EC, PE	Artiodactyla: Rinder, Ziegen, Schafe, Schweine (Kronband, Hufsohle, Perianalregion, Euter, Präputium) Menschen (Fußbereich)	12 x 5 x 5
caecata Gruppe			
<i>T. bonneti</i> Beaucournu & Gonzalez-Acuna, 2012	CL	Rodentia: <i>Phyllotis</i> (Schwanzwurzel)	10 x 6 x 6
<i>T. bossii</i> De Avelar, Linhares und Linardi, 2012	BR	Rodentia: <i>Delomys</i> (Schwanzwurzel)	9 x 8 x 7
<i>T. caecata</i> Enderlein, 1901	BR	Rodentia: <i>Rattus</i> , <i>Mus</i> (oberer Bereich der Ohren)	7 x 6 x 6
<i>T. caecigena</i> Jordan & Rothschild, 1921	CN, JP	Insectivora: <i>Crocidura</i> Rodentia: <i>Mus</i> , <i>Rattus</i> (Rand der Ohrmuschel, dorsaler Bereich der Ohren)	7-10 x 5 x 6

<i>T. callida</i> Kueichen & Tahsiung, 1957	CN	Rodentia: <i>Apodemus</i> , <i>Eothenomys</i> , <i>Mus</i> , <i>Rattus</i> (im Bereich des Anus)	4,5 ³
<i>T. libis</i> Smit, 1962	EC, CL	Rodentia: <i>Akodon</i> , <i>Phyllotis</i> (Ohren)	höher als lang
<i>T. monositus</i> Barnes & Radovsky, 1969	MX	Rodentia: <i>Peromyscus</i> , <i>Neotoma</i> (oberer Bereich der Ohren)	6 x 5,4 x 4,5

1.3 Zielsetzung der Arbeit

Schwerpunkte dieser Dissertation sind die detaillierte Analyse der Diversität metazoischer Parasiten domestizierter (Hunde) und ausgewählter wildlebender Säugetierwirte unterschiedlicher Ordnungen (Microchiroptera und Xenarthra) und geographischer Verbreitungen unter Berücksichtigung ihres humanpathogenen Potenzials.

Obwohl Fledermäuse mit zur größten Ordnung innerhalb der Säugetiere gehören, fehlen über die meisten Arten explizite Angaben zu ihren ökologischen Interaktionen mit anderen Organismen, speziell mit Parasiten. Ein weiteres Feld mit permanent hohem Forschungsbedarf sind Parasiten terrestrischer Wild- und Haustiere, die gleichzeitig auch den Menschen als Wirt nutzen können.

Der erste Schwerpunkt wurde auf die Verbreitung metazoischer und zusätzlich humanpathogener Parasiten bei (domestizierten) Hunden und (wildlebenden) Großen Ameisenbären (*Myrmecophaga tridactyla*) aus tropischen Gebieten gelegt.

Folgende Fragestellungen wurden dabei bearbeitet:

- Welche ökologische Bedeutung hat die Parasitierung für die jeweiligen Wirte, unter Berücksichtigung ex- und intrinsischer Faktoren?
- Sind neue Art- oder Wirtsnachweise möglich, die neue Beiträge zur Biodiversität der jeweiligen Parasitenfaunen leisten können?
- Besitzen die untersuchten Wirtsgruppen und assoziierte Parasiten humanpathogenes Potenzial und wie ist dieses einzuordnen?

Die Bearbeitung erfolgte ebenfalls über die Kombination etablierter morphologischer Methoden und molekularbiologischer Analysen.

Zielsetzung für den zweiten Schwerpunkt war, neue Ergebnisse zur Biodiversität der Parasiten süd- und mittelamerikanischer sowie europäischer Microchiroptera (hier mit Beschränkung auf die Gattung *Myotis*) zu erhalten. Angestrebtes Ziel war die Parasitenfauna der Microchiroptera bzw. der Gattung *Myotis* jeweils kontinentweit zu

erfassen und auf ihre systematische Zusammensetzung hinzu untersuchen.

Folgende Fragestellungen wurden dazu bearbeitet:

- Welche Parasitenarten kommen bei Microchiroptera jeweils kontinentweit vor und in welche Systematik lassen sie sich einteilen?
- Bestehen Konvergenzen zwischen der europäischen und süd- bzw. mittelamerikanischen Parasitenfauna der Microchiroptera?
- Welche ökologische Bedeutung haben Parasiten innerhalb ihrer Wirtspopulation?

Die Fragestellungen wurden unter Zuhilfenahme morphologischer und molekularbiologischer Methoden bearbeitet. Des Weiteren wurden die bisherigen Ergebnisse zum Thema erstmals zusammengefasst, in einen Kontext gesetzt und mit eigenen Ergebnissen verbunden.

In den nachfolgenden Kapiteln werden die Ergebnisse, in Form einer Kurzvorstellung der jeweiligen Publikationen, zusammengefasst und anschließend diskutiert. Thematisch abgeschlossen wird diese Dissertation durch eine übergreifende Zusammenfassung.

2 Ergebnisse

In diesem Kapitel werden die vier Publikationen als Basis der Dissertation vorgestellt. Es werden jeweils der theoretische Hintergrund, Methodik, Ergebnisse und Teile der Diskussion zusammengefasst wiedergegeben. Die Originalarbeiten sind im Anhang einzusehen.

2.1 Frank R, Melaun C, Martins MM, Santos ALQ, Heukelbach J, Klimpel S (2012) *Tunga penetrans* and further parasites in the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) from Minas Gerais, Brazil. Parasitology Research, 111(5):1907-1912. doi:10.1007/s00436-012-3036-1

2.1.1 Zusammenfassung

Aktuell sind 13 Arten aus der Floh-Gattung *Tunga* bekannt, wobei einige Arten erst in den letzten Jahren beschrieben wurden (De Avelar et al. 2013). Die Beschreibung erfolgte auf morphologischer und genetischer Basis (Luchetti et al. 2005, De Avelar et al. 2013). Ihr natürlicher Verbreitungsschwerpunkt liegt in Zentral- und Südamerika, es kommen jedoch mind. zwei Arten in China und Japan vor (Hinz 1996). Die einzelnen Arten zeigen eine Spezialisierung auf bestimmte Säugetierwirte aus den (Über-) Ordnungen der Artiodactyla, Cingulata, Pilosa und Rodentia. Im Gegensatz dazu, parasitieren die beiden Arten *Tunga trimamillata* und *T. penetrans* bei Wirten aus verschiedenen Ordnungen, einschließlich dem Menschen (Pampiglione et al. 2005). Letztere besitzt das größte Spektrum an Wirten mit ca. 27 nachgewiesenen Arten. Aufgrund anthropogener Verschleppung erreichte *T. penetrans* nachweislich im Jahr 1872 die Westküste Afrikas und verbreitete sich so im subsaharischen Afrika (Heukelbach 2005). Wie bei sämtlichen Arten der Gattung, penetriert das Weibchen von *T. penetrans* die Haut des Wirts (normalerweise im Fuß und Hufbereich), hypertrophiert und stirbt dort nach erfolgreicher Eiablage. Die so entstandenen Läsionen schränken den Wirt, je nach Penetrationsstelle und Anzahl der Flöhe, empfindlich ein. Innerhalb des breiten Wirtsspektrums von *T. penetrans* wurde der Große Ameisenbär (*Myrmecophaga tridactyla*) bisher nicht als Wirt beschrieben. Jedoch sind aus der Literatur verschiedene Milben-, Zecken-, Bandwurm- und Fadenwurmartentypen bekannt, die bei freilebenden Großen Ameisenbären parasitieren (Meggitt 1934, Hughes 1940, Da Fonseca 1954, Szabó et al. 2007, Briceno et al. 2009). Hinzu kommen verschiedene Bakterien und Virusarten, teilweise humanpathogen, die bei *M. tridactyla* in Gefangenschaft

nachgewiesen wurden (Diniz et al. 1995, Coke et al. 2002, Mutlow et al. 2006). Generell ist verhältnismäßig wenig über die Ökologie sowie die Parasiten dieses hochspezialisierten Termiten- und Ameisenfressers bekannt (z.B. von Costa et al. 2005). Sie gehören innerhalb der Familie Myrmecophagidae der Ordnung der Nebengelenktiere (Xenarthra) an. *Myrmecophaga tridactyla* wird von der International Union for Conservation of Nature (IUCN) als gefährdet geführt, wobei die Urbanisierung seiner Lebensräume der Hauptgrund für den Bestandsrückgang dieser Art ist (IUCN). *Myrmecophaga tridactyla* ist ein typischer Bewohner des Cerrado, der brasilianischen Steppe. Sie bedeckt ca. 20 % des Landes und weist eine hohe Diversität an verschiedenen Tier- und Pflanzentaxa auf (Da Silva & Bates 2002, Klink & Machado 2005).

Zwischen September und November 2010 wurden im Rahmen der Studie „*Tunga penetrans* and further parasites in the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) from Minas Gerais, Brazil“ drei Große Ameisenbären in der veterinärmedizinischen Klinik der Bundes-Universität Uberlândia im Bundesstaat Minas Gerais, Brasilien, auf ihre metazoische Parasitendiversität untersucht. Die Station ist gleichzeitig ein Sammelpunkt für Wildtiere der brasilianischen Wildtierbehörde IBAMA (Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e dos Recursos Naturais). Die Ameisenbären stammten aus der unmittelbaren Umgebung um die Stadt Uberlândia und wurden als Opfer von Wildunfällen im Straßenverkehr eingeliefert. Die Ameisenbären wurden seziiert, dabei erfolgte die Entnahme von Ekto- und Endoparasiten. Waren Flöhe und Eier vorhanden, wurden diese ebenfalls entnommen. Die morphologische Bestimmung der Parasiten wurde mit Bestimmungsschlüsseln und Artbeschreibungen durchgeführt (Hughes 1940, Jones et al. 1972, Khalil et al. 1994). Die Bestimmung der Flöhe erfolgte ergänzend über den Größenvergleich der Eier sowie molekularbiologische Methoden (Sequenzierung eines Fragments des 16S rRNA-Gens) (Linardi & Guimaraes 2000, Nagy et al. 2007, Pampiglione et al. 2009). Die generierten Sequenzen wurden in der EMBL-EBI Genbank unter den Zugangsnummern HE802984 und HE802985 hinterlegt und mit bereits archivierten Sequenzen abgeglichen.

In den Großen Ameisenbären konnten mit *Oochoristica tetragonocephala* (Cestoda), *Amblyomma nodosum* (Zecken) und *T. penetrans* (Flöhe) drei Parasitenarten nachgewiesen werden. *Oochoristica tetragonocephala* parasitierte bei zwei Ameisenbären mit jeweils einem Individuum pro Wirt. Fundort war der Dünndarm.

Amblyomma nodosum parasitierte mit einer maximalen Intensität von 58 Individuen pro Wirt. Die Zecken konnten über den gesamten Körper im Fell verteilt gefunden werden. *Tunga penetrans* parasitierte bei zwei Wirten, mit einer mittleren Intensität von fünf Parasiten pro Wirt. Die Fundorte waren ausschließlich auf den Zehenzwischenbereich sowie die Sohle der Vorder- und Hinterfüße beschränkt. Dort konnten ebenfalls zahlreiche ältere Läsionen und abgestorbene *T. penetrans* gefunden werden. Der Sequenzabgleich erbrachte eine 100 %ige Übereinstimmung mit bereits vorhandenen *T. penetrans* Sequenzen aus Ecuador (AF551756, AF551757, AY425838).

Für die drei nachgewiesenen Arten sind interspezifische Übertragungsmodi auf *M. tridactyla* anzunehmen, wie z.B. von Labruna et al. (2007) für *A. nodosum* beschrieben. Große Ameisenbären leben grundsätzlich solitär und beschränken ihre sozialen Interaktionen auf Paarungen und die Säugephase oder die Revierverteidigung (Shaw et al. 1987). Die beiden Arten *O. tetragonocephala* und *A. nodosum* wurden bereits als Parasiten von *M. tridactyla* beschrieben (Meggitt 1934, Bechara et al. 2002, Szabó et al. 2007). Vom Lebenszyklus der Gattung *Oochoristica* ist kaum etwas bekannt. Wie bei nahezu allen modernen Cestoda ist ebenfalls ein obligater Wirtswechsel im Lebenszyklus anzunehmen. Da Große Ameisenbären extreme Nahrungsspezialisten sind, kommen daher in erster Linie Termiten und Ameisen als potentielle Zwischenwirte in Frage. *Amblyomma nodosum* nutzt als Larve und Nymphe Vögel (Passeriformes) als Wirte, parasitiert im Adultstadium jedoch ausschließlich an den beiden Ameisenbären *Tamandua tetradactyla* und *M. tridactyla* (Bechara et al. 2002).

In der durchgeführten Studie konnte *T. penetrans* hingegen erstmals als Parasit von *M. tridactyla* nachgewiesen werden. Die Art wurde mittels Bestimmungsschlüssel und ergänzend über die Sequenzanalyse des 16S rRNA Genabschnitts aus abgesammelten Eiern eindeutig identifiziert. Die Kombination beider Verfahren bietet sich u.a. an, wenn die morphologischen Merkmale zur Bestimmung während der Entnahme zerstört wurden oder keine Adulti zu Verfügung stehen. Weiterhin überlappen sich die Verbreitungsgebiete verschiedener *Tunga* Arten mit ähnlichen morphologischen Merkmalen teilweise, was zu Falschidentifizierungen führen kann (Pampiglione et al. 2009). Große Ameisenbären müssen zum Nahrungserwerb massive Termitenhügel aufbrechen. Die beobachteten Penetrationsstellen an den Fußsohlen sowie Sekundärinfektionen als Folge, lassen auf eine schwerwiegende

Behinderung der Ameisenbären schließen. Diese könnte sich besonders beim Aufbrechen massiver Termitenhügel zum Nahrungserwerb als hinderlich erweisen. Aufgrund der solitären Lebensweise, erfolgt die Transmission von *T. penetrans* auf *M. tridactyla* wahrscheinlich durch interspezifische Interaktionen (z.B. durch streunende Hunde). Der Nachweis erweitert das Wirtsspektrum dieser Flohart und zeigt gleichzeitig, wie anpassungsfähig *T. penetrans* ist. Zusammen mit neuen Artbeschreibungen (De Avelar et al. 2013) und anderen Wirtsnachweisen (Widmer & Azevedo 2011) in jüngerer Zeit sowie der eigenen Studie, konnte die Parasiten- und Wirtsauna der Gattung *Tunga* und von *T. penetrans* im Speziellen, ausgeweitet werden.

2.2 Heukelbach J, Frank R, Ariza L, de Sousa Lopes I, de Assis e Silva A, Borges AC, Limongi JE, de Alencar CHM, Klimpel S (2012) High prevalence of intestinal infections and ectoparasites in dogs, Minas Gerais State (southeast Brazil). Parasitology Research, 111(5):1913-1921. doi:10.1007/s00436-012-3037-0

2.2.1 Zusammenfassung

Hunde spielen als Begleiter des Menschen eine wichtige Rolle bei der Übertragung zahlreicher zoonotischer Erreger. Haushunde und verwilderte Straßenhunde sind besonders in Entwicklungsländern und in Wohngebieten sozial benachteiligter Bewohner ein wichtiges Familienmitglied und fungieren so als unmittelbare End- und Reservoirwirte für humanpathogene Ekto- und Endoparasiten (Traub et al. 2005, Salb et al. 2008). Schätzungsweise leben ca. 28 Mio. Hunde in Brasilien, davon sind ca. 80 % Straßenhunde (Stevenson 2004). Trotz des hohen zoonotischen Potenzials wurden nur wenige Studien zur Prävalenz von humanpathogenen Helminthen und Ektoparasiten in Populationen von Straßenhunden angefertigt. Klimpel et al. (2010) konnten in einer der wenigen Studien im Norden Brasiliens die Parasitenarten *Ancylostoma caninum* (Nematoda), *Dipylidium caninum* (Cestoda), *Rhipicephalus sanguineus* (Arachnida), *Heterodoxus spiniger* (Insecta) und *Ctenocephalides canis* (Insecta) mit hohen Prävalenzen nachweisen. In dieser Studie wurden umfangreiche Untersuchungen zum humanpathogenen Potenzial innerhalb der Straßenhunde-Population der Stadt Uberlândia im Süden Brasiliens durchgeführt. Uberlândia liegt

im Bundesstaat Minas Gerais, inmitten des Cerrado, der brasilianischen Steppe. Die Stadt hat ca. 600.000 Einwohner und liegt innerhalb einer subtropischen Klimazone mit zwei gut definierten Jahreszeiten.

Im Rahmen der Studie „High prevalence of intestinal infections and ectoparasites in dogs, Minas Gerais State (southeast Brazil)“ wurden zwischen September und November 2010 insgesamt 155 Straßenhunde bzw. streunende Hunde im Centre of Control of Zoonotic Diseases auf ihre metazoische Parasitenfauna untersucht. Die Hunde wurden im Rahmen von Regulierungsmaßnahmen eingefangen und obduziert. Von jedem Hund wurden das Gewicht, Geschlecht, die Kopf-Rumpf Länge, Schwanzlänge, das ungefähre Alter (über das Gebiss), die Rasse und der Ernährungszustand bestimmt. Ekto- und Endoparasiten wurden abgesammelt und den inneren Organen nach der Obduktion entnommen und konserviert. Kategorische Daten wurden statistisch verglichen. Zur Analyse der logistischen Regression wurden das Gewicht, Alter, Geschlecht, die Rasse, der Fangort (städtisch vs. ländlich/halbstädtisch) und ob es sich um einen Straßens- oder Haushund handelt dokumentiert. Die Hunde wurden in Altersgruppen von 0-6 Monate, 7-12 Monate, 1-5 Jahre und älter als 5 Jahre eingeteilt.

Die parasitologischen Ergebnisse zeigen ähnlich hohe Befallszahlen mit humanpathogenen Arten im Vergleich zu anderen Studien, die Artzusammensetzung unterscheidet sich jedoch (Klimpel et al. 2010).

Unter den 155 untersuchten Hunden befanden sich 85 Männchen (54,8 %) und 70 Weibchen (45,2 %). Davon waren die meisten adult ($n = 146$, 94,2 %), Mischlinge ($n = 135$, 87,1 %) und stammten aus der städtischen Randzone ($n = 110$, 71 %). Insgesamt konnten insgesamt 5.155 Parasiten, aufgeteilt auf acht Arten, isoliert werden. Darunter befanden sich drei Endoparasiten- und fünf Ektoparasitenarten. Innerhalb der Endoparasiten erreichte *Dipylidium caninum* (Gurkenkernbandwurm) mit 38,8 % die höchste Prävalenz, gefolgt von *Ancylostoma caninum* und *Toxocara canis*. Innerhalb der Ektoparasiten waren der Hundefloh (*Ctenocephalides felis*) und die braune Hundezecke (*Rhipicephalus sanguineus*) mit jeweils 74,2 % und 89,7 % am häufigsten vertreten. *Amblyomma cajennense* und *Tunga penetrans* waren auf deutlich weniger Hunden zu finden. Sämtliche der genannten Arten parasitieren auch bei Menschen. Nur bei einem Wirt konnten Fliegenlarven im Gehörgang nachgewiesen werden (bezeichnet als Myiasis). Innerhalb der infizierten Hunde waren mind. 127 (= 84,6 %) mit zwei Parasitenarten befallen. Lediglich fünf Hunde (=

3,2 %) wiesen keinerlei Parasitenbefall auf. *Toxocara canis* zeigte die höchste Prävalenz in der jüngsten Altersgruppe; sie nahm mit zunehmendem Alter der Wirte ab. Umgekehrt erreichte die Prävalenz von *D. caninum* in der Altersgruppe 1-5 Jahre die höchsten Werte. Die statistische Auswertung ergab für Mischlingshunde sowie männliche Hunde eine erhöhte Gefahr an einer Parasitose zu erkranken. Weiterhin konnte eine erhöhte Parasitenprävalenz in städtischen Randbezirken mit einem geringeren sozio-ökonomischen Status festgestellt werden.

In der Studie konnte eine hohe parasitäre Belastung mit zoonotischen Erregern bei Hunden aus einer größeren Stadt in Zentral-Brasilien nachgewiesen werden. Die häufigsten intestinalen Erkrankungen der Hunde waren Dipylidiasis, gefolgt von Ancylostomiasis und Toxocariasis. Die Ergebnisse decken sich mit den Ergebnissen anderer Autoren, wobei teilweise andere Parasitenarten nachgewiesen wurden und andere Nachweismethoden verwendet wurden (Blazius et al. 2005, Dantas-Torres 2008, Katagiri & Oliveira-Sequeira 2008, Klimpel et al. 2010). Dabei hat sich die in dieser Studie verwendete Autopsie, als aussagekräftigste Methode herausgestellt. Deutliche Unterschiede zu den Ergebnissen anderer Autoren wurden für den Befall mit *A. caninum* beobachtet. Der Parasit konnte mit einer Prävalenz von 19,4 % nachgewiesen werden. Jedoch wurden z.B. in Indien Prävalenzen von 72 und 89 % (Traub et al. 2005), in Nigeria 37,5 % (Ugbomoiko et al. 2008a) und in Südbrasilien lediglich 23,6 % (Oliveira-Sequeira et al. 2002) beobachtet. Der Endoparasit *T. canis*, wird bei Hunden transplazental sowie laktogen übertragen, sodass ein Befall von laktierenden Jungtieren am häufigsten ist (Eckert et al. 2008). Durch wiederholte Infektionen wird das Immunsystem kompetent und die Befallshäufigkeit nimmt mit zunehmendem Alter ab. Es können sich jedoch Dauerstadien im Muskelgewebe einlagern (Wehrend 2007). Bei Trächtigkeit und damit veränderten hormonellen Bedingungen können diese Dauerstadien aktiviert werden, was eine Autoinfektion oder laktogene Infektion ermöglicht (Stoye 1973). Der Mensch infiziert sich mit *T. canis* über die orale Aufnahme von Eiern. Die ermittelte Prävalenz von 15,5 % zeigte klar, dass die Hunde ein Gesundheitsrisiko darstellen. Neben den genannten Endoparasiten wiesen die untersuchten Hunde ebenfalls einen hohen Befall mit Ektoparasiten auf. Für den Menschen sind sie aus mehrfacher Sicht von Bedeutung. Zum einen können sie als Vektoren fungieren (wie z.B. von *D. caninum* oder *Hymenolepis diminuta*), zum anderen sind besonders Flöhe sehr mobil und können schnell neue Wirte aufsuchen. Vor allem *T. penetrans* kann beim Menschen zu

schmerzhaften Läsionen führen (Heukelbach et al. 2004). Deutlich häufiger konnten *Ctenocephalides* spp. nachgewiesen werden. Die Prävalenz lag hier bei 74,2 %. Noch höhere Prävalenzen (89,7 %) konnten für die braune Hundezecke (*Rhipicephalus sanguineus*) ermittelt werden. Die Ergebnisse sind vergleichbar mit einer weiteren Studie aus Uberlândia (Szabó et al. 2010) und Fortaleza (Nordbrasilien) (Klimpel et al. 2010). Für die zweite Zeckenart, *A. cajennense*, konnten ebenfalls Prävalenzen ermittelt werden, die mit der früheren Studie von Szabó et al. (2010) aus Uberlândia übereinstimmen. Insgesamt konnte in dieser Studie nachgewiesen werden, dass Hunde aus Uberlândia von extrem vielen Parasiten befallen werden. Die erzielten Ergebnisse weichen teilweise von vergleichbaren Studien aus Brasilien ab. Die Untersuchung von Straßenhunden unter Berücksichtigung ihrer Herkunft, kann dabei helfen, ihr humanpathogenes Potenzial und damit die Gefährdung von Menschen zu bestimmen und entsprechende Vorsorgemaßnahme zu treffen. Entsprechende Maßnahmen könnten die gezielte Gabe von Anthelminthika beinhalten und den direkten Kontakt zwischen Menschen und wildlebenden Hunden bzw. ihren Fäzes zu verhindern.

2.3 Frank R, Münster J, Schulze J, Liston A, Klimpel S (2014) Macroparasites of Microchiroptera: Bat Ectoparasites of Central and South America. In: Mehlhorn H, Klimpel S (Herausgeber). Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites. Volume 5. Springer, Heidelberg, S. 87-130.

2.3.1 Zusammenfassung

Die höchste Artendichte an Fledermäusen (Microchiroptera) wird in Süd- und Mittelamerika erreicht. Innerhalb dieses extrem großen Verbreitungsgebiets machen sie in einigen Ökosystemen mehr als die Hälfte der dortigen Säugetierfauna aus (Lim & Engstrom 2004). Gleichzeitig werden sie von einer Vielzahl an verschiedenen Ektoparasitenarten befallen (Bertola et al. 2005). Studien in jüngerer Zeit haben ergeben, dass die Spezialisierung der meisten Parasiten sehr hoch ist. Dabei hätten die abiotischen (hohe Temperatur) und biotischen Bedingungen (hoher interspezifischer Kontakt) in tropischen Fledermausgemeinschaften einen gegenteiligen Schluss zugelassen (Dick 2007, Dick & Patterson 2007). Vermutlich handelt es sich dabei um eine evolutive Anpassung der Parasiten, um eine

Immunreaktion ihres Wirts zu umgehen oder zu reduzieren (Khokhlova et al. 2004, Dick & Patterson 2007). Den höchsten Grad an Spezialisierung innerhalb der Fledermausparasiten erreichen die beiden Insektenfamilien Streblidae und Nycteribiidae (Zweiflügler, Diptera). Ihre Phylogenie ist eng mit der Phylogenie ihrer Wirte verbunden. So kommen beispielsweise in der „Alten“ und „Neuen Welt“ sowohl unterschiedliche Fledermauslinien vor, als auch unterschiedliche Linien der beiden Familien (Patterson et al. 1998, Dittmar et al. 2006). Weitere Insektenordnungen die an Fledermäusen parasitieren, sind Flöhe (Siphonaptera) und Wanzen (Hemiptera) (Whiting et al. 2008, Autino et al. 2011). Hinzu kommen noch zahlreiche Spinnentiere, die Fledermäuse als Wirte nutzen. Innerhalb dieser Klasse haben sich ebenfalls verschiedene Arten mit einem extrem hohen Grad an Spezialisierung entwickelt, wie z.B. die fledermausspezifische Familie Spinturnicidae (Krinsky 2002, Autino et al. 2009).

In dem Review „Macroparasites of Microchiroptera: Bat Ectoparasites of Central and South America.“ wurden die bisherigen Nachweise von Ektoparasiten süd- und mittelamerikanischer Fledermäuse zusammengetragen und mit Ergebnissen eigener Feldforschung aus Bolivien ergänzt. Die Wirt-Parasiten Liste schließt 172 Wirtsarten aus neun Fledermausfamilien ein. Diesen sind die Nachweise von 273 Parasitenarten zugeordnet. Die Liste berücksichtigt weiterhin die landesspezifische Fauna der jeweiligen Wirtsart. Es konnten Parasit-Wirt-Nachweise aus 20 Ländern zusammengetragen werden. Den weitaus größten Anteil mit 61,57 % nehmen die genannten Familien Streblidae und Nycteribiidae ein. Das entspricht ca. 16,08 % der weltweit nachgewiesenen Arten der beiden Familien. Zusätzlich konnten eigene Parasit-Wirt-Nachweise aus Bolivien angegeben werden. Es wurden 16 Parasitenarten bei zehn verschiedenen bolivianischen Fledermausarten gefunden. Darunter befanden sich neun Streblidae Arten und drei Nycteribiidae Arten sowie vier Spinturnicidae Arten.

In der Liste der süd- und mittelamerikanischen Parasiten und ihrer Wirte macht die Familie der Blattnasen (Phyllostomidae) den größten Anteil der untersuchten Wirte aus; gleichzeitig zeigen sie ebenfalls die höchste Anzahl an Parasitenarten. In dieser Studie konnte gezeigt werden, dass die Parasitenfauna der jeweiligen Arten in unterschiedlichen Gebieten variiert. Beinahe nie konnten Nachweise über dieselbe Parasitenart auf derselben Wirtsart aus mehreren Ländern oder Gebieten verzeichnet werden. Ähnliche Präferenzen wurden von Dick (2007) und Dick et al.

(2007) beobachtet. Diese spezifische Parasitenfauna der jeweiligen Suprapopulationen verdeutlicht, dass Fledermäuse in ihren Ökosystemen einen hohen Anteil an der jeweiligen Artendiversität haben. Die Dominanz der Nycteribiidae und Streblidae kann auf die gemeinsame Phylogenie der Fledermäuse und ihrer Parasiten zurückgeführt werden (Teeling et al. 2005). Diese Koevolution wird mittels fossiler Funde bestätigt (Poinar & Brown 2012).

Mit Hilfe der angefertigten Studie konnte erstmals ein nahezu vollständiger Überblick über die Parasitenfauna der Fledermäuse aus dem süd- und mittelamerikanischen Kontinent generiert werden und dessen charakteristisches Muster der Artzusammensetzung innerhalb der Fledermaus-Parasitenfauna aufgezeigt werden.

2.4 Frank R, Kuhn T, Werblow A, Liston A, Kochmann J, Klimpel S (2015) Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost. *Parasites and Vectors*, 8(101). doi:10.1186/s13071-015-0707-7

2.4.1 Zusammenfassung

Fledermäuse zeigen einen enorm hohen Grad an ökologischer Variabilität. Diese Varianz wird durch Anpassungen in der Morphologie, Physiologie und im Verhalten erreicht (Datzmann et al. 2010). Gleichzeitig ist die Artenzahl der Fledermäuse weltweit enorm hoch, in Europa gehört mindestens ein Drittel aller einheimischen Tierarten zur Unterordnung der Fledermäuse (Microchiroptera) (King et al. 2004). Allerdings ist die genaue Anzahl der Fledermausarten in Europa nicht bekannt, da sich verhältnismäßig wenig Arbeiten mit der Ökologie und Diversität der Fledermäuse befassen (King et al. 2004). Die artenreichste Familie ist die Vespertilionidae, innerhalb dieser ist die Gattung *Myotis* in Europa mit 14 Arten vertreten (Hutson et al. 2001, Stadelmann et al. 2004). Aufgrund von Habitatverlusten und ihrer hohen Anpassungsfähigkeit, sind sie teilweise zu Kulturfolgern geworden (Racey et al. 2012). Verschiedene Arten der Gattung, wie z.B. *M. daubentoni*, *M. dasycneme* und *M. myotis*, sind für den Menschen von besonderem medizinischen Interesse (Racey et al. 2012). Sie werden von humanpathogenen Viren (u.a. Lyssaviren) als Wirte genutzt (Racey et al. 2012, Drexler et al. 2012). Neben viralen Erregern werden *Myotis* spp. von zahlreichen Parasiten als Wirte genutzt. Arbeiten zu diesem Bereich

sind verhältnismäßig selten, die wenigen Untersuchungen stammen vor allem aus Osteuropa, Österreich, der Schweiz, Großbritannien, Spanien (z.B. Uhrin et al. 2010, Mihalca et al. 2012) und Deutschland (Rupp et al. 2004).

In der Studie „Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost“ wurden 30 Große Mausohren (*Myotis myotis*) auf ihre metazoische Parasitenfauna untersucht sowie auf eine Infektion mit Lyssaviren via direktem Immunofluoreszenztest (ELISA). Zusätzlich wurden acht weitere Individuen derselben Lokalität auf die genannten Viren untersucht. Zur sicheren Artbestimmung wurde bei 27 Individuen eine Sequenzanalyse eines cyt b (Cytochrom b) Gensegments durchgeführt. Zusätzlich wurde mit Hilfe der verfügbaren Literatur eine umfassende Liste der 14 europäischen *Myotis* Arten und ihrer Parasiten mit Gebietsnachweis erstellt.

Die 27 untersuchten Fledermäuse konnten molekularbiologisch eindeutig als Große Mausohren (*Myotis myotis*) bestimmt werden. Bei den untersuchten Fledermäusen handelte es sich um laktierende Jungtiere aus 2013. Dabei lagen keine Hinweise auf eine Infektion mit Lyssaviren vor. Die folgenden acht Parasitenarten wurden nachgewiesen: *Ixodes ricinus* (Arachnida), *Ischnopsyllus octactenus* (Insecta), *Ichoronyssus scutatus*, *Steatonyssus periblepharus*, *Spinturnix myoti* (je Arachnida), *Cimex dissimilis* (Insecta) *Molinostrongylus alatus* (Nematoda) und *Vampirolepis balsaci* (Cestoda). Sämtliche untersuchte Fledermäuse waren mindestens mit einer der acht nachgewiesenen Arten befallen. Dabei wurde *S. periblepharus*, *I. scutatus*, *V. balsaci* und *M. alatus* erstmals für Deutschland nachgewiesen. Die Arten *I. scutatus*, *S. myoti* und *S. periblepharus* waren auf jeder untersuchten Fledermaus zu finden. Auf Basis der zur Verfügung stehenden Literatur wurden den 14 Vertretern der Gattung *Myotis* insgesamt 98 Parasitenarten zugeordnet. Diese setzen sich aus 42 parasitischen Spinnentierarten (Mesostigmata, Ixodida, Sarcoptiformes, Prostigmata und Astigmata), 30 Insektenarten (Hippoboscoidea, Siphonaptera, Heteroptera), 13 Nematodenarten (Secernentea und Adenophorea), acht Digeneaarten (Plagiorchiida) und vier Cestodaarten (Cyclophyllidea) zusammen.

Die Befallszahlen der Arten *V. balsaci*, *I. scutatus*, *S. periblepharus*, *S. myoti* und *C. dissimilis* sind sowohl in Bezug auf Prävalenz als auch Intensität durchweg hoch. Die Milbe *S. periblepharus* erreichte dabei auf einem Wirt eine max. Intensität von 1.288 Individuen. Die Fledermäuse wurden innerhalb weniger Stunden nach dem

Todeszeitpunkt abgesammelt. Da Ektoparasiten ihren Wirt kurz nach dessen Tod verlassen, ist dennoch von einer noch höheren parasitären Belastung bei lebenden Fledermäusen auszugehen. Grundsätzlich sind juvenile Fledermäuse stärker parasitiert als adulte Individuen. Hauptgründe hierfür sind u.a. ihr gering entwickeltes Immunsystem sowie ineffektive Fellpflege (Christe et al. 2000, 2007).

Die Befallsmuster der Ektoparasiten entsprechen dem typischen phänologischen Verlauf der Parasitierung von *M. myotis* (Zahn & Rupp 2004). Weiterhin stimmen die Ergebnisse mit denen anderer Autoren aus Europa überein (Christe et al. 2003). Besonders *S. myoti* ist aufgrund koevolutiver Prozesse eng an Fledermäuse als Wirt gebunden (Christe et al. 2003). Von besonderem Interesse sind die beiden nachgewiesenen Endoparasitenarten *M. alatus* und *V. balsaci*. Über ihren Lebenszyklus ist wenig bekannt und vergleichende Arbeiten wurden kaum durchgeführt. Für *M. alatus* liegen Prävalenzwerte aus einer Studie mit der nahe verwandten Wirtsart *M. blythii* vor (Genov et al. 1992). Anzunehmen ist hier ein direkter, monoxener Lebenszyklus. Die Autoren konnten deutlich höhere Prävalenzwerte als in der durchgeführten Studie nachweisen. Die Infektion mit dem Bandwurm *V. balsaci* per se sowie die hohen Befallszahlen sind überraschend, da wie bei nahezu allen anderen Bandwürmern der Cyclophyllidea auch hier ein heteroxener Lebenszyklus anzunehmen ist. Allerdings sind die Möglichkeiten zur Übertragung in diesem Fall stark eingeschränkt. Die Fellpflege ist noch inaktiv, infizierte Zwischenwirte (z.B. Milben, Flöhe) können daher noch nicht aufgenommen werden. Vergleichbare Übertragungswege wurden bereits bei anderen Bandwurmartensorten beschrieben (Denegri 1993, Traversa 2013). Außerdem lactierten die untersuchten Tiere noch, ein Verzehr von infizierten Beutetieren ist daher ebenfalls unwahrscheinlich. Eine andere Möglichkeit zur Übertragung besteht in der Autoinfektion, wie z.B. bei der nahe verwandten Art *Hymenolepis* (syn. *Vampirolepis*) *nana* (Steinmann et al. 2012). Dieser Infektionsweg ist bei Bandwürmern jedoch äußerst selten und daher ebenfalls unwahrscheinlich. Die Zusammenfassung der 98 *Myotis* Parasiten aus Europa zeigt deutlich, dass bestimmte Parasitentaxa dominieren. Mehr als die Hälfte der aufgeführten Arten gehören einer fledermausspezifischen Gattung aus verschiedenen Klassen an. Innerhalb der Arachnida ist die Ordnung Mesostigmata und innerhalb dieser sind die Gattungen *Macronyssus* und *Spinturnix* dominierend. Die zweitgrößte Gruppe stellen Dipteren, genauer die beiden Familien Streblidae und Nycteribiidae dar. Diese vier genannten

Taxa bilden ebenfalls weltweit den größten Anteil an Fledermausektoparasiten. Innerhalb dieser Gruppen werden regelmäßig neue Arten beschrieben (Tian & Jin 2012, Pocora et al. 2013). Gründe für die weltweite Dominanz von Parasitenarten aus einigen wenigen Familien bzw. Gattungen sind in der sehr frühen Spezialisierung zu finden. Für die Familie der Streblidae sind fossile Funde bereits aus dem Eozän bekannt (Poinar & Brown 2012). Neben vier neuen Gebietsnachweisen konnte erstmals die Endo- und Ektoparasitenfauna juveniler *M. myotis* aus Deutschland nachgewiesen werden. Darüber hinaus wurden erstmalig sämtliche Parasitennachweise mit Gebietsangabe der europäischen *Myotis* Arten publiziert.

3 Diskussion

Basis der Dissertation sind die im Ergebnisteil (Kapitel 2) vorgestellten drei Forschungsartikel (**I**, **II**, **IV**) sowie der Review-Artikel (**III**). Ihre wichtigsten Ergebnisse werden nachfolgend erörtert und im Zusammenhang mit eigenen abgeleiteten Schlussfolgerungen sowie im jeweiligen Forschungsumfeld diskutiert.

3.1 Sozial und solitär lebende terrestrische Säugetiere als Wirte

Sozial lebende terrestrische Säugetiere (Säugetiere, die ständig oder größtenteils in direkter Umgebung zu Artgenossen leben), wie z.B. Hunde oder Große Mausohren (*Myotis myotis*), sind aus verschiedenen Gründen ideale Wirte für Parasiten (Côté & Polinb 1995). Innerhalb der Gruppe der Ektoparasiten, ermöglicht ein enger Kontakt der Wirtsindividuen untereinander diesen Parasiten eine direkte Übertragung auf den nächsten artgleichen Wirt. Eine aufwendige Suche nach einem geeigneten Wirt entfällt somit, zudem wird auf diese Weise der Konkurrenzdruck innerhalb der Parasiten-Metapopulation minimiert, da Wirte keinen limitierenden Faktor darstellen (Zander 1997). Als Parasiten-Metapopulation werden alle gleichartigen Parasiten einer Wirtspopulation bezeichnet (Zander 1997). Die Eignung sozial lebender Wirtsarten für Parasiten spiegelt sich in durchweg hohen (**II** und **IV**) sowie extremen Intensitäten und Prävalenzen wider (Frank et al. 2013). Außerdem können die Ektoparasiten auf Wirte mit einem bevorzugten Immunstatus (z.B. junge oder immunsupprimierte Individuen) ausweichen (Reckardt & Kerth 2009). Hierbei gibt es jedoch artspezifische Unterschiede.

Der Immunstatus des Wirts wird u.a. durch die aktuelle sowie vorangegangene Parasitierung im Wirt bestimmt (Wikel & Alarcon-Chaidez 2001). Ein Beispiel sind die streng wirtsspezifischen Milben der Familie Spinturnicidae. Diese werden bei engem Kontakt ihrer Fledermauswirte von Adulti auf Jungtiere, mit schwachem und damit passendem Immunsystem übertragen (Christe et al. 2000). Weiterhin sind regulierende Verhaltensweisen wie die Fellpflege noch ineffektiv. Die hohen Befallszahlen, wie in Studie **IV** nachgewiesen, sind vermutlich nötig, um erlernte regulierende Verhaltensweisen der Fledermäuse zu präzisieren und das Immunsystem zu konditionieren (Christe et al. 2007). Zusätzliche Faktoren, die für die Parasiten bei der Wahl von sozial lebenden Wirten eine Rolle spielen, sind Alter, Geschlecht, Ernährungs- und Reproduktionsstatus des Wirtes. Ektoparasiten sozialer Wirte können so ihr ideales Wirtsindividuum aus der Population auswählen.

Die in Studie **IV** ermittelten Prävalenzen und Intensitäten, u.a. von *Spinturnix myoti*, des Wirts *Myotis myotis*, zeigen, dass dieser direkte Übertragungsmechanismus effektiv genug ist, um eine gesamte Jungtierpopulation zu befallen. Weiterhin konnte damit erstmals nachgewiesen werden, dass extreme Befallszahlen von über 1.200 Ektoparasiten pro Wirt bei juvenilen *M. myotis* keine erkennbaren Auswirkungen auf den Gesundheitszustand des Wirts haben (vgl. **IV**, Figure 3). Vergleichbare Studien untersuchten ältere Wirtsindividuen mit deutlich geringeren Intensitäten der Parasiten (Christe et al. 2003, Zahn & Rupp 2004).

Säugetiere mit engem Sozialverhalten sind für Endoparasiten ebenfalls besonders geeignete Wirte. Die soziale Lebensweise erweist sich insofern als vorteilhaft, da Endoparasiten im Lebenszyklus entweder über hämatophage Vektoren zum nächsten Wirt gelangen (Motoie et al. 2013), eine freie Phase (monoxene Parasiten, direkte Übertragung) (Despommier 2003) besitzen, und/oder Zwischenwirte in den Lebenszyklus eingeschaltet sind (heteroxene Parasiten, indirekte Übertragung) (Boushira et al. 2013). Ein wichtiger Aspekt im Lebenszyklus heteroxener Parasiten ist die Übertragung auf den nächsten Wirt (Witsenburg et al. 2015). Im heteroxenen Lebenszyklus mit Parasit - Zwischenwirt (= Vektor) - Endwirt, sind Endoparasiten erfolgreicher wenn sie ZW in unmittelbarer Nähe zum EW infizieren. Je näher sich die entsprechenden Wirtsindividuen daher zueinander aufhalten und je größer die Population, desto wahrscheinlicher ist, dass ausgeschiedene Infektionsstadien (oder infizierte ZW) wieder von Individuen derselben Wirtsart aufgenommen werden oder Vektoren wieder an diesen parasitieren (Nunn et al. 2015). Dabei passen sich Parasiten genetisch vorrangig an den Wirt mit der geringsten Spezialisierung und höchsten Mobilität an. Sie adaptieren sich jedoch auch an ihre höher spezialisierten Wirte (Jarne & Theron 2001).

Bestätigung erhält die oben genannte These beispielsweise durch die Ergebnisse aus Studie **IV**. In der Studie konnte erstmals die Endoparasitenfauna einer juvenilen *M. myotis* Population untersucht werden. Zwar liegen die Intensitäten mit maximal 18 Individuen von *Vampirolepis balsaci* (Cestoda) pro Wirt deutlich unter den Werten der Ektoparasiten, allerdings ist die Prävalenz mit 70 % auffällig hoch, obwohl die Infektion juveniler *M. myotis* ineffektiv und kompliziert ist.

Im Lebenszyklus der bekannten Cestoda ist für beinahe sämtliche Arten ein ZW eingeschaltet, wie z.B. Flöhe oder Milben bei terrestrischen Wirten, die oral vom nächsten ZW oder EW aufgenommen werden. Die Fellpflege (und damit orale

Aufnahme der ZW) bei juvenilen Fledermäusen ist jedoch noch äußerst ineffektiv (Christe et al. 2000, 2007). Daher muss die Durchseuchungsrate in den ZW extrem hoch sein und für eine effektive Infektion ausreichend EW zur Verfügung stehen. Dies ist bei den sozial lebenden *M. myotis* der Fall. Auch bei dem zweiten denkbaren Übertragungsweg von *V. balsaci*, ist die soziale Lebensweise vorteilhaft. Möglich wäre das *V. balsaci* einer der sehr seltenen Cestoda mit Autoinfektion (direkter LZ ohne ZW) im Lebenszyklus ist (s. in IV: Diskussion, „Endoparasites“). Auch hierbei steigt die Wahrscheinlichkeit einer Infektion mit der Anzahl geeigneter Wirte in unmittelbarer Umgebung.

Eine weitere Bestätigung für die These, ein enges Sozialverhalten begünstige den Befall mit Endoparasiten, spiegelt sich in den Ergebnissen aus Studie II wider. In der Studie konnten ebenfalls hohe Prävalenzen sowie Intensitäten von Endoparasiten, jedoch bei Hunden ermittelt werden. Diese Wirte sind ebenfalls Tiere mit enger sozialer Bindung. Beide Wirte (Hunde und *M. myotis*) sind nicht näher verwandt und zeigen große Unterschiede in der Ökologie bzw. in der ihrer Endoparasiten. Dennoch konnten vergleichbare Befallszahlen mit Endoparasiten nachgewiesen werden. Zum Beispiel nutzt der Gurkenkernbandwurm (*Dipylidium caninum*) Flöhe der Gattung *Ctenocephalides* als Zwischenwirte bzw. Vektoren (Boushira et al. 2013). Hauptwirte der Flöhe sind vor allem Katzen und Hunde (II). Diese nehmen die Vektoren während der Fellpflege auf. Die Übertragung ist jedoch nur möglich, wenn sich zahlreiche Wirtsindividuen in direkter Umgebung befinden. Aber auch Parasiten mit direktem Lebenszyklus, z.B. *Toxocara canis*, profitieren von sozial lebenden Wirten. In Studie II konnte die Art ebenfalls nachgewiesen werden. Infektiöse Stadien werden bei dieser Art mit den Fäzes ausgeschieden und können anschließend direkt andere Wirtsindividuen (z.B. Hunde) durch orale Aufnahme infizieren (Traub et al. 2005). Als Schlussfolgerung lässt sich ableiten, dass eine soziale Lebensweise eine hohe parasitäre Belastung mit Endoparasiten bei terrestrischen Säugetieren begünstigt. Andere Studien bestätigen diese These (Klimpel et al. 2010, Frank et al. 2013).

Eine solitäre Lebensweise des Wirts stellt hingegen andere Bedingungen an die Parasitenarten als bei sozialen Säugetieren (Altizer et al. 2003). Für Parasiten, die solitär lebende Säugetiere als Endwirte nutzen, bieten sich i.d.R. nur selten Möglichkeiten zur direkten Übertragung, außer während der Paarungszeit (Altizer et al. 2003). Daher kann die Parasiten-Infragemeinschaft (nach Zander 1997 = gesamte Parasitenpopulationen eines Wirts) eines solitären Säugetiers lediglich ein

Wirtsindividuum befallen oder nur in seltenen Fällen auf einen artgleichen Wirt ausweichen. Falls die Parasiten dieses Wirtsindividuum jedoch verlassen müssen, z.B. aufgrund von Änderungen in der Immunkompetenz oder des Ernährungszustands des Wirts bzw. um geeignete Wirte für die Nachkommen zur Verfügung zu haben, ist es für Parasiten vorteilhaft ein breites Wirtsspektrum zu akzeptieren (Reckardt & Kerth 2009). Dies gilt auch für Endoparasiten, da sie ihren Endwirt nicht mehr verlassen. Weiterhin variiert das Konkurrenzverhalten innerhalb der Infrapopulationen auf einem Wirt in Abhängigkeit von der Wirtskondition (Bush & Malenke 2008). Problematisch ist dabei jedoch, dass generalistische (mit breitem Wirtsspektrum) Parasitenarten die unterschiedlichen (solitären) Wirte mit abweichenden Prävalenzen und Intensitäten befallen (Krasnov et al. 2004). Daher steht bei diesen Parasiten einem breiten Wirtsspektrum eine geringere ökologische Potenz gegenüber (Giorgi et al. 2004).

Im Gegensatz dazu ist die Spezialisierung von Endoparasiten auf einen solitären EW vorteilhaft, wenn dieser ein Nahrungsspezialist ist. Infizieren die Endoparasiten die präferierte Nahrung (z.B. Zwischenwirte) ist es wahrscheinlicher, dass sie vom spezialisierten EW verzehrt werden. Bei ZW mit breitem Wirtsspektrum besteht die Gefahr von einem Fehlwirt aufgenommen zu werden, was die nachfolgende Entwicklung verhindert. Zum Beispiel können im Fall des monophagen Großen Ameisenbären (*Myrmecophaga tridactyla*) sämtliche Endoparasiten oral nur über den Verzehr von infizierten Ameisen und Termiten in den EW gelangen. Für solitär lebende Wirte können diese heteroxenen Parasiten vor allem bei geringer Populationsdichte problematisch werden. Während eine Änderung der Virulenz bei hoher Populationsdichte verhältnismäßig gut kompensiert wird, kann sie bei seltenen Arten ganze Populationen gefährden (Cleaveland et al. 2001).

Interessanterweise waren die nachgewiesenen Endoparasiten in Studie (I) jedoch tatsächlich heteroxenen. Vermutlich ist das Revier des solitär lebenden *M. tridactyla* zu groß, um einen Lebenszyklus mit spezifischen Endoparasiten zu ermöglichen (Braga et al. 2010). Wird diese Parasitenfauna mit der von Hunden (II) oder *Myotis myotis* (IV) verglichen, ist das breite Wirtsspektrum gut erklärbar.

Ein weiterer bestimmender Faktor der parasitären Belastung eines terrestrischen Säugetiers, ist in seiner Nahrungswahl zu finden. Gegenüber der Übertragung auf karnivore EW bietet ein Lebenszyklus des Parasiten mit herbivoren Endwirten Nachteile. Die Aufnahme von (infizierten) Beutetieren (ZW) durch den Prädator (2.

ZW oder EW) erfolgt gezielt, während die Aufnahme von infiziertem Pflanzenmaterial durch herbivore EW weitaus unspezifischer erfolgen kann (Arneberg et al. 1998). Werden die Studien **I**, **II**, und **IV** unter Berücksichtigung der genannten Faktoren verglichen, geht hervor, dass solitäre Wirte wie *M. tridactyla* geringere Befallszahlen mit (generalistischen) Parasiten aufweisen als z.B. soziale Wirte wie Hunde und *M. myotis*. Sehr hohe Befallszahlen mit Parasiten werden hingegen durch eine soziale Lebensweise ihrer terrestrischen Säugetierwirte begünstigt. Bei sozialen Säugetierwirten kann zusätzlich der Spezialisierungsgrad der Parasiten für hohe Befallszahlen förderlich sein: nutzen Parasiten gleichzeitig verschiedene artfremde soziale Wirte (z.B. Hunde und Menschen, **II**) bei hoher Populationsdichte, sind heteroxene Parasiten mit geringem Spezialisierungsgrad im Vorteil. Sie haben ständig geeignete Wirte zur Verfügung und können diese in hoher Zahl parasitieren (s. Intensitäten und Prävalenzen in Studie **II**, Frank et al. 2013) bzw. auf andere Wirte ausweichen. Gleichzeitig können diese Parasiten evolutive Veränderung besser kompensieren als spezialisierte Parasiten und besitzen daher einen Selektionsvorteil. Spezialisierte Arten können hingegen die Ressourcen des Wirts erfolgreicher nutzen als Generalisten. Die Kombination aus sozialer Wirtsart, spezialisierter Parasitenart und carnivor oder insectivorer Ernährung, ist daher prädestiniert für sehr hohe parasitäre Befallszahlen und spiegelt sich z.B. in der heutigen Parasitenfauna von Microchiroptera wider (Studie **III**, **IV**, Hand et al. 2015).

3.2 Vergleich der Parasitendiversität süd- und mittelamerikanischer Microchiroptera mit europäischen Arten

Die Unterordnung Microchiroptera gehört weltweit zu einem der größten Taxa innerhalb der Säugetiere (Volleth & Eick 2012). Dennoch wurden bisher verhältnismäßig wenige Arbeiten zu dieser Gruppe angefertigt. Besonders Untersuchungen zur Diversität ihrer metazoischen Parasitenfauna wurden kaum durchgeführt, sodass zusammenfassende Arbeiten weitestgehend ausstehen. Diversitätsschwerpunkte sind u.a. in Süd- und Mittelamerika zu finden (Lim & Engstrom 2004), während in Europa die Gattung *Myotis* mehr als ein Viertel aller rezenten Arten ausmacht (Hutson et al. 2001).

Aus Studie **III** geht hervor, dass bei süd- und mittelamerikanischen Microchiroptera pro Wirtsart durchschnittlich 5,4 Ektoparasitenarten nachgewiesen sind. Die kontrovers diskutierte These - je größer ein Tier desto größer ist die Diversität der Parasitenarten - trifft für Microchiroptera als verhältnismäßig kleine Wirte daher nicht

zu (z.B. Nunn et al. 2003, Ezenwa et al. 2006, Morand 2015). Das hohe Parasit-Wirt-Verhältnis ist vorrangig auf die folgenden Bedingungen zurückzuführen: Zum einen ermöglichte das entwicklungsbiologisch hohe Alter der Chiroptera die Entwicklung einer artenreichen Parasitenfauna, zum anderen begünstigt die Nähe zum Äquator (gemäß LDG) eine hohe Parasitendiversität (Morand 2015).

Förderlich für eine diverse Parasitenfauna ist zudem die spezielle Morphologie der Fledermäuse. Die Ledermembranen der Flügel (Pro-, Plagio- und Chiropatagium) und des Schwanzes (Uropatagium) bieten ein spezielles Habitat mit eigener Parasitenfauna (Christe et al. 2003). Beinahe der gesamte restliche Microchiroptera-Körper ist fellbedeckt und bietet damit mehrdimensionale Mikrohabitate. Somit können hier deutlich mehr Arten mit weniger spezifischen Ansprüchen an ihre Umgebung vorkommen. Aufgrund des asymmetrischen Konkurrenzverhaltens zwischen dominierenden und unterlegenen Ektoparasiten können unterlegene ektoparasitische Arten bei hoher interspezifischer Konkurrenz zusätzlich auf andere Mikrohabitate in ihrem Microchiroptera Wirt ausweichen (Bush & Malenke 2008). Nach Presley (2011) nimmt dieses interspezifische Konkurrenzverhalten jedoch nur sekundär Einfluss auf eine diverse Parasitenfauna bei Microchiroptera, vielmehr sind zusätzlich die intrinsischen Faktoren Geschlecht, Populationsgröße, Sozial- und Paarungsverhalten und Fellpflege maßgebend (Morand et al. 2004, Presley & Willig 2008, Patterson et al. 2008). Die Ergebnisse aus **III** und **IV** bestätigen diese These.

Teilweise widersprüchliche Annahmen existieren über die Bedeutung der Phylogenie der Microchiroptera-Wirte für ihre Parasitendiversität. Während Presley (2011) nur geringen oder nicht erkennbaren Einfluss auf die Parasitendiversität aufgrund verwandtschaftlicher Verhältnisse der Wirte postuliert (also fehlende Wirtsspezifität bei den meisten Arten), findet nach Dick (2007) bei tropischen Microchiroptera-Ektoparasiten ein Wirtswechsel höchstens innerhalb einer Wirtsgattung statt. Die Ergebnisse aus Studie **III** bestätigen klar die These nach Presley (2011). Es konnten mehrfach Arten dokumentiert werden, zum Beispiel aus den Gattungen *Megistopoda*, *Nycterophilia*, *Speiseria*, *Strebla*, *Trichobioides*, *Trichobius*, die bei Wirten unterschiedlicher Gattungen oder sogar unterschiedlicher Familien parasitieren. Gegen die These von Dick (2007) spricht ebenfalls, dass der Ursprung südamerikanischer Microchiroptera-Familien auf unterschiedlichen Urkontinenten (Gondwana vs. Laurasia) und zu unterschiedlichen Zeiten erfolgte (Teeling et al. 2005). Nach Teeling et al. (2005) sind sogenannte emballonuride Chiroptera (Arten

der Familie Emballonuridae) vermutlich erst vor ca. 30 Mio. Jahren sekundär in Südamerika eingewandert. Sie haben dabei wahrscheinlich ähnliche Wege wie sigmodontine und neotomine Nagetiere genutzt (Whiting et al. 2008, De Avelar et al. 2013). Die genannten Parasiten (die den heutigen Arten entsprechen) müssen daher sekundär auf andere Wirtsfamilien ausgewichen sein. Die Entwicklung ist vergleichbar mit der Zoogeographie der Gattung *Tunga* und koevolutiven Adaption an neue Wirte (s. Kapitel Diskussion 3.1).

Wie in Studie III gezeigt, sind die beiden Familien Streblidae und Nycteribiidae mit 187 nachgewiesenen Arten (ca. 68 %) die dominierenden Parasitentaxa der Microchiroptera in Süd- und Mittelamerika. Somit kommen in diesem Gebiet ca. 61 % aller weltweiten Arten dieser beiden Familien vor, weshalb dieses Gebiet als Verbreitungsschwerpunkt bezeichnet werden kann.

Die beiden Spinnentier-Ordnungen Ixodida und Mesostigmata stellen mit rund einem Viertel (27,1 %) die zweitgrößte Gruppe der dortigen Microchiroptera-Ektoparasiten dar. Anders sieht es bei der Gattung *Myotis* in Europa aus (Studie IV). Lediglich knapp ein Fünftel (19 %) gehören den Streblidae an (sie stellen dennoch die zweitgrößte Gruppe dar), während Ixodida und Mesostigmata ca. 45 % ausmachen. Spinturnicidae nehmen innerhalb der Spinnentiere jeweils einen großen Anteil ein.

Obwohl die prozentualen Verteilungen in der Diversität abweichen, lässt sich dennoch ableiten, dass die beiden Gruppen Streblidae sowie Mesostigmata/Ixodida, auf den unterschiedlichen Kontinenten jeweils den Hauptteil der Parasitenfauna von Microchiroptera einnehmen (III, IV). In Süd- und Mittelamerika kommen noch Nycteribiidae als häufigste Parasiten hinzu. Gründe hierfür sind ihre extreme Spezialisierung bzw. die Entwicklung von Apomorphien. Besonders die Viviparie und stationäre Lebensweise der drei oben genannten Familien (Nycteribiidae, Spinturnicidae, Streblidae) scheint bei Parasiten, die Microchiroptera als Wirte nutzen, ökologisch besonders erfolgreich zu sein (Lourenco & Palmeirim 2008). Zusätzlich erschweren das Flugvermögen und ein häufiger Wechsel der Nachtquartiere der Fledermäuse die Parasitierung mit temporären Arten wie zum Beispiel Flöhen. Diese verbringen nicht den gesamten Entwicklungszyklus auf dem Wirt, sodass dieser nicht ständig frequentiert werden kann (Lucan 2006). Weitere Parallelen sind für beide Kontinente in der Zusammensetzung der übrigen Parasitentaxa zu erkennen. Zwar sind die einzelnen Parasitenarten jeweils auf ihr Gebiet oder ihren Kontinent beschränkt, gehören aber teilweise dennoch denselben

Familien an. In beiden Gebieten parasitieren Heteroptera der Familie Cimicidae und Siphonaptera (Flöhe) der Familie Ischnopsyllidae. Mögliche Gründe für diese interkontinentale Konvergenz sind ebenfalls in der Phylogenie der Fledermäuse (Hand et al. 2015) und in der langen Zeitdauer zur Koevolution zu finden (Poinar & Brown 2012).

3.3 Humanmedizinische Bedeutung der untersuchten Wirte

Anhand der Studien konnten sowohl Große Ameisenbären (I) als auch Hunde (II) als Wirte für humanpathogene Parasiten bestimmt werden. Die jeweilige Bedeutung beider Arten für den Menschen (Abbildung 1) als Reservoirwirte oder Vektoren weicht allerdings deutlich voneinander ab.

Studie II ergänzt vorangegangene Studien aus anderen Regionen in denen teilweise andere humanpathogene Arten nachgewiesen wurden (Blazius et al. 2005, Dantas-Torres 2008, Katagiri & Oliveira-Sequeira 2008, Klimpel et al. 2010). Im Vergleich zu ähnlichen Studien aus z.B. Deutschland (Barutzki & Schaper 2003, 2011) sind deutliche Unterschiede in der Parasitendiversität und der humanmedizinischen Bedeutung von Hunden als Vektoren in beiden Regionen zu erkennen. Dobler & Pfeffer (2011) konnten ebenfalls im weltweiten Vergleich umfangreicher Studien zur Parasitierung von Hunden deutlich erhöhte Prävalenzen bei südamerikanischen Hunden gegenüber Hunden aus Deutschland zeigen.

Die Prävalenzen der humanpathogenen Arten aus Studie II liegen deutlich über den Ergebnissen aus Deutschland (Barutzki & Schaper 2003, 2011, Dobler & Pfeffer 2011). Als mögliche Gründe sind der LDG, aber auch geringere Ausgaben für präventive Behandlungsmaßnahmen zu nennen. Laut Worldbank (2014a) lag der THE-Wert für Brasilien zum Zeitpunkt der Probennahme deutlich unter den Ausgaben der Europäischen Union. Während in Deutschland vor allem durch Lebensmittel bedingte Zoonosen auftreten, sind in Südamerika Helminthosen (Guimarães et al. 2005) und Ektoparasitosen wie Tungiasis (Infektion mit Sandflöhen) oder die sogenannte Krätze (Infektion mit Milben der Art *Sarcoptes scabiei*) weit verbreitet (s. Kapitel Einleitung 1.1.2, Heukelbach & Feldmeier 2006). Dabei handelt es sich um EID bzw. EZD, die vor allem sozial benachteiligte und verarmte Bevölkerungsgruppen betreffen (Heukelbach et al. 2001). Diese Krankheiten werden als sogenannte „Neglected Tropical Diseases“ (NTD) bezeichnet. Sie besitzen keine wirtschaftliche Relevanz (obwohl die Zahl der Patienten enorm hoch sein kann), sodass Forschung und Entwicklung von kurativen

Medikamenten fehlen oder unterrepräsentiert sind (Morel et al. 2005). Beispiele sind neben der Tungiasis die Onchocerciasis oder Schistosomiasis, beides Helminthosen (Hotez et al. 2007), aber auch die Tungiasis (Heukelbach et al. 2001). Gegenbeispiele sind z.B. Malaria oder AIDS. Die Negierung und Tabuisierung von NTD verkompliziert in Kombination mit dem geringen THE-Wert eine flächendeckende Behandlung oder verhindert sie nahezu ganz (Feldmeier et al. 2003).

Die in Studie II untersuchten Hunde stellen klar ein Gesundheitsrisiko für die Bevölkerung in unmittelbarer Umgebung dar. Sieben der acht nachgewiesenen Parasitenarten sind humanpathogen (Estrada-Peña et al. 2004, Kopp et al. 2007, Dantas-Torres 2008, Klimpel et al. 2010). Ähnliche Prävalenzwerte wurden von Klimpel et al. (2010) und Szabó et al. (2010) berichtet.

Der Befall mit *Tunga penetrans* ist dabei wohl maßgeblich von der Jahreszeit abhängig. Klimpel et al. (2010) konnten in einer vergleichbaren Studie zu ähnlicher Jahreszeit wie II beispielsweise keine *T. penetrans* nachweisen, obwohl die Probennahme in einem Endemiegebiet durchgeführt wurde. Die geringen Intensitäten in Studie I sind zu anderen Jahreszeiten vermutlich auch höher. Heukelbach et al. (2004) konnten im September ebenfalls deutlich geringere Prävalenzen von *T. penetrans* bei Hunden nachweisen als im Vormonat. Hunde scheinen daher für die Verbreitung sowie als Reservoirwirt von *T. penetrans* in urbanen Bereichen zur Jahreszeit der Probennahme (Ende der Trockenzeit/Beginn der Regenzeit) (II, Klimpel et al. 2010) eine untergeordnete Rolle zu spielen. Zu anderen Jahreszeiten besteht jedoch nachweislich ein erhöhtes Risiko, das mit *T. penetrans* infizierte Hunde ebenfalls für erhöhte Befallswerte bei Menschen verantwortlich sind (Pilger et al. 2008). Zum Höhepunkt der Trockenzeit erreicht *T. penetrans* in Südamerika auch die höchste Prävalenz bei Menschen und Hunden (Heukelbach et al. 2005). Ebenfalls maximale Prävalenzwerte während der Trockenzeit konnten bei afrikanischen Schweinen beobachtet werden (Ugbomoiko et al. 2008b). Nicht geklärt ist die Frage, ob eingeschleppte *T. penetrans* in Afrika (Abbildung 5) möglicherweise andere Befallsstrategien entwickelt haben. Trotz des saisonalen Auftretens sollten domestizierte Hunde und andere Haus- und Nutztiere im Rahmen von Bekämpfungsmaßnahmen gegen diesen Parasiten ebenfalls behandelt werden (Heukelbach et al. 2004).

Gründe, warum bisher keine autochthonen Fälle einer Tungiasis außerhalb des bekannten Verbreitungsgebiets von *T. penetrans* (Abbildung 5) gemeldet wurden, sind schwer erklärbar. Die Voraussetzungen (wiederholte Verschleppung in neue Gebiete, breites Wirtsspektrum von *T. penetrans*) (s. Kapitel Einleitung 1.2.3, Tabelle 1) sind z.B. für Indien erfüllt. Die nach Afrika eingeschleppten *T. penetrans* (Abbildung 5) gelangten als Fracht auf den Kontinent und nicht hypertrophiert (Franck et al. 2003). Vermutlich reichte die Anzahl der bisherigen importierten Individuen nicht aus, um eine stabile Population zu etablieren. In Deutschland sind Fälle der Tungiasis klassische Beispiele für importierte Zoonosen, die sich aufgrund extrinsischer Faktoren vermutlich nicht in Deutschland etablieren können (s. Kapitel 1.1.2, 1.2.3).

Große humanmedizinische Bedeutung kommt ebenfalls der nachgewiesenen Art (II) *Ctenocephalides felis* zu. Die Flöhe treten sowohl als Lästlinge bei Menschen auf, dienen zusätzlich aber auch als Vektoren für die ebenfalls nachgewiesene humanpathogene Endoparasitenart *Dipylidium caninum* (Erreger der Dypilidiasis). Die oben genannten Prävalenzwerte für *C. felis* korrelieren dabei positiv mit dem Auftreten von *D. caninum*. Zusätzlich wurden zwei weitere humanpathogene Endoparasitenarten (ebenfalls Helminthen) mit bedeutenden Prävalenzen von über 15 % nachgewiesen.

Insbesondere in Endemiegebieten wie Brasilien sind bei Einwohnern Seroprävalenzen (Anteil an Personen, die Antikörper aufgrund einer Infektion ausgebildet haben) von *Toxocara canis* (Erreger der Toxocariasis) direkt mit Hunden im Haushalt positiv korreliert (Núñez et al. 2013). Für Menschen problematisch ist die direkte Übertragung (s. Kapitel Einleitung 1.2.2) per os von *T. canis* und der dritten nachgewiesenen Art *Ancylostoma caninum* (ä.A. der eosinophilen Enteritis) (Landmann & Prociw 2003). Die Larven der letzteren Art können auch perkutan als *Larva migrans* in den Menschen eindringen (Klimpel et al. 2010). Die Helminthen gehören zu den 32 % der weltweit nachgewiesenen zoonotischen Helminthenarten des Menschen (Woolhouse & Gaunt 2007). Somit können die untersuchten urbanen Hunde klar als Gefährdung für die Gesundheit der Menschen in direktem Kontakt sowie unmittelbarer Umgebung bezeichnet werden.

Gründe für die hohe Zahl humanpathogener Parasiten bei Hunden sind im Gegensatz zu Microchiroptera anthropogen induziert. Die Domestikation des Wolfs, und damit die enge Bindung an den Menschen, ermöglichte ein Ausweiten der

Wolfsparasitenfauna auf den Menschen (Morand et al. 2014). Begünstigend kommt dabei hinzu, dass Menschen und Wölfe als Habitate für bestimmte Parasiten offensichtlich ähnlich geeignet sind und unabhängig voneinander eine übereinstimmende Parasitenfauna aufweisen (Bagrale et al. 2009). Weiterhin zeigen die dominanten Parasiten beider Wirte ähnliche Übertragungsmodi (orale direkte Übertragung) oder haben heteroxene Vektoren als Zwischenwirte eingeschaltet (Claerebout et al. 2009). Daher sind die heutigen parasitologischen Gemeinsamkeiten beider Wirte vermutlich nicht primär evolutiv begründet, obwohl dies prinzipiell möglich wäre (vgl. Leles et al. 2012).

Anders gelagert ist die Situation bei *M. tridactyla* (I). Zwar konnten mit *T. penetrans* ebenfalls humanpathogene Arten nachgewiesen werden, allerdings kommen wildlebende *M. tridactyla* kaum in urbanen Bereichen vor. Daher ist eine direkte Übertragung von *T. penetrans* auf den Menschen eher unwahrscheinlich. Während verwilderte und domestizierte Nutz- und Haustiere klar einen Befall bei Menschen begünstigen können (Heukelbach et al. 2004, 2005, Pilger et al. 2008), bleibt der Beitrag von Wildtieren zur Epidemiologie von *T. penetrans* bei Menschen vorerst unklar (Pilger et al. 2008). Ein mögliches Szenario, bei dem *M. tridactyla* als Wildtier aufgrund seines Wanderverhaltens (Shaw et al. 1987) *T. penetrans* auf Nutztiere und darüber indirekt auf den Menschen überträgt, wäre denkbar. Allerdings gibt es bisher keine gesicherten Ergebnisse zu dem genannten Übertragungsweg.

Des Weiteren wurden kaum Untersuchungen durchgeführt, inwiefern Microchiroptera bei der Verbreitung von humanpathogenen Parasiten eine Relevanz spielen. In den Studien III und IV konnten keine Nachweise von Parasiten erbracht werden, die auch als Parasiten des Menschen beschrieben wurden. Demzufolge können auch keine Aussagen über eine mögliche Beteiligung dieser Wirte bei der Verbreitung zoonotischer Parasiten erfolgen. Denkbar ist jedoch, dass die nachgewiesenen hämatophagen Ektoparasiten als Vektoren für humanpathogene Viren (s. Kapitel Einleitung 1.1.2, 1.1.3 und 1.2.1, Johnson et al. 2010) zwischen den Microchiroptera-Individuen fungieren (Gay et al. 2014). Entsprechende Nachweise wurden bereits erbracht (Lopez et al. 2012). Indirekt wären sie damit an der Ausbreitung von z.B. Lyssaviren (Li et al. 2010) beteiligt.

In Hinblick auf die zukünftige Entwicklung der Zoonoseforschung in Deutschland wäre es sinnvoll, diese Wissenslücke zu schließen. Zumal eine Infektion mit Lyssaviren schwerwiegende Folgen haben kann und sich die verschiedenen

Virustypen gemäß der postulierten Prognosen weiter ausbreiten werden (Fooks et al. 2003a, b). Neben diesen autochthonen Zoonosen, ist für Deutschland zu erwarten, dass zu den aktuell und in der Vergangenheit häufigsten zoonotischen Erkrankungen zusätzlich allochthone Zoonosen hinzukommen (s. Kapitel Einleitung 1.1.2, Abbildung 2, Hartung & Käsbohrer 2013, Ulrich et al. 2013, Hartung et al. 2014, 2015). Zwar bleiben die limitierenden Faktoren zur Verbreitung einer Zoonose in Deutschland und den Tropen weitestgehend konstant (s. Kapitel Einführung, Einleitung 1.1.2), die modernen anthropogenen Verhaltensweisen begünstigen jedoch das Auftreten autochthoner Zoonosen (Kapitel Einleitung 1.1.1). Die Unterschiede in der Parasitierung von Hunden aus den Tropen (Studie II) und z.B. Deutschland (s. oben), bleiben daher in erster Linie geographische Merkmale. Die humanmedizinische Bedeutung von Haus- und Nutztieren sowie Wildtieren als Überträger von Parasiten sollte daher immer unter den Gesichtspunkten der lokalen Faktoren beurteilt werden.

3.4 Zum Wirtsspektrum von *Tunga* spp.

Der Nachweis von *Tunga penetrans* in *Myrmecophaga tridactyla* (I) erweitert das Wirtsspektrum der Art sowie der gesamten Gattung. Aufgrund der neuen Artbeschreibungen (s. Tabelle 1) wurde in Studie I sicherheitshalber die Art der isolierten Sandflöhe zusätzlich molekularbiologisch identifiziert. Interessanterweise handelt es sich bei der Wirtsart ebenfalls um einen Angehörigen der Xenarthra (Ordnung Nebengelenktiere). Der Nachweis ergänzt somit die Annahme der frühen Koevolution der Gattung mit basalen südamerikanischen Säugetieren (Whiting et al. 2008), was ebenfalls für den neusten Artnachweis in der Gattung *Tunga* gilt (Ezquiaga et al. 2015). Im direkten Kontrast scheint dazu der Wirtsnachweis (Widmer & Azevedo 2011) bei Jaguaren (Gattung *Panthera*, Eigentliche Großkatzen) zu stehen. Allerdings gehört *T. penetrans* zu den heteroxenen Parasiten (Tabelle 1, Einleitung 1.2.3, Linardi & De Avelar 2014), sodass auch diese Art aus einer völlig anderen Gattung befallen werden kann. Das breite Wirtsspektrum ermöglichte *T. penetrans* als Parasit des Menschen große Teile Afrikas zu erschließen (Abbildung 5).

Diese neuen Wirtsnachweise sowie die aktuellen neuen Art- und Gebietsnachweise der Gattung mit koevolutiven Besonderheiten (z.B. Penetration von Osteodermen) (I, Pampiglione et al. 2002, De Avelar et al. 2013, Ezquiaga et al. 2015) verdeutlichen den Forschungsbedarf an der gesamten Gattung. Daher ist davon auszugehen, dass

sich die aktuelle Verbreitung der Gattung (Abbildung 4, Abbildung 5, Tabelle 1) bei zu erwartenden Nachweisen weiter ausbreiten wird. Insbesondere für die heteroxenen Arten *T. caecata*, *T. caecigena*, *T. penetrans* und *T. trimamillata* (Linardi & De Avelar 2014) sind entsprechende Szenarien zu erwarten. Zusätzlich ist zu erwarten, dass neben *T. penetrans* und der jüngst nachgewiesenen humanpathogenen Art *T. trimamillata* (Fioravanti et al. 2003) zukünftig weitere *Tunga*-Arten bei Menschen nachgewiesen werden.

Neben der Klärung ökologischer und taxonomischer Fragestellungen besteht in Hinblick auf die anthropogen induzierte Verbreitung von *T. penetrans* (Abbildung 5) und deren epidemiologische Bedeutung (Heukelbach et al. 2001, Wilcke et al. 2002, Feldmeier et al. 2014) daher berechtigtes humanmedizinisches bzw. öffentliches Interesse an entsprechender Forschung innerhalb der Gattung. Lassen bekannte oder neu beschriebene Arten eine ähnliche Zoogeographie wie *T. penetrans* (Abbildung 5) erkennen, müssten entsprechende Monitoring- und Bekämpfungsmaßnahmen durchgeführt werden. Ebenfalls bedenklich wären Anpassungen an neue Wirte oder koevolutive Änderungen im natürlichen intrinsischen Parasit-Wirt Kontrollsystem.

3.5 Schlussfolgerungen und Ausblick

Säugetierwirte werden von verschiedenen Parasitenarten mit unterschiedlichem Muster befallen. Bestimmende Faktoren sind Wirtsspezifität bzw. koevolutive Adaptation an den Wirt, Populationsgröße sowie Verbreitung der Wirte und nicht zuletzt menschlicher Einfluss.

Die Parasitenfauna von Microchiroptera, also Fledermäusen, variiert zwischen Süd- und Mittelamerika sowie Europa. Zwar weichen die jeweiligen Parasitenarten beider Regionen voneinander ab, weisen aber dennoch Ähnlichkeiten in der verwandtschaftlichen Zusammensetzung auf. Dominante Taxa beider Parasitenfaunen sind zu weiten Teilen Streblidae und Nycteribiidae (beide Ordnung Diptera, Insecta) sowie Arachnida der beiden Ordnungen Mesostigmata und Ixodida. Süd- und Mittelamerika gehören weltweit zum Verbreitungsschwerpunkt der beiden Insektenfamilien. Die übrigen Parasitenarten gehören größtenteils entweder zur Familie Cimicidae (Ordnung Heteroptera, Insecta) oder Ischnopsyllidae (Ordnung Siphonaptera, Insecta). Eine weitere Gemeinsamkeit beider Parasitenfaunen besteht in der Spezialisierung der Parasitenarten auf Fledermäuse. Die Übereinstimmung lässt sich sehr wahrscheinlich auf das entwicklungsgeschichtlich hohe Alter und

damit eine lange Adaptation an den Wirt Microchiroptera erklären. Ein zusätzlicher Anknüpfungspunkt in Hinblick auf die Verbreitung von viralen Zoonosen wäre die Untersuchung von hämatophagen Ektoparasiten als Vektoren von z.B. Lyssaviren. Prognosen sehen von Chiroptera übertragene virale Erkrankungen als zukünftige Herausforderung in der Zoonoseforschung. Gerade Kulturfolger wie das Große Mausohr (*Myotis myotis*) können dabei eine Schlüsselfunktion in der Übertragung auf Menschen einnehmen. Insbesondere in Europa könnten mit der Kombination aus Fledermauswirt, hämatophager Parasit, Virus und Zoonose, epidemiologische Fragestellungen geklärt werden. Daher sollten sowohl entsprechende Parasiten als auch die Fledermauswirte intensiv und flächendeckend untersucht werden. Grundlegende Abweichungen in der Parasitenfauna sind für die beiden Wirtsarten Hund (*Canis lupus familiaris*) als soziales Rudeltier und dem Großen Ameisenbär (*Myrmecophaga tridactyla*) als Einzelgänger zu verzeichnen. Die Parasiten der Hunde und ggf. ihre Vektoren sind weniger wirtsspezifisch und zeigen Gemeinsamkeiten im Übertragungsweg. Dieser erfolgt meistens direkt oder über heteroxene Zwischenwirte. Voraussetzung ist jedoch eine enge Wirtspopulation, wie z.B. in Hunderudeln oder bei engem Kontakt zwischen Menschen und Hunden. Daher können die dominanten Parasiten der Hunde auch größtenteils den Menschen befallen. Diese gemeinsame Parasitenfauna ist hingegen anthropogen induziert und auf die frühe Domestikation des Wolfes (*Canis lupus*) und der selektiven Zucht des heutigen Hundes zurückzuführen. Der entstandene enge Kontakt zum Menschen, intrinsische Gemeinsamkeiten beider Wirte sowie effektive Übertragungswege der Parasiten begünstigen die genannte Übereinstimmung. Geographisch gibt es jedoch Unterschiede in der jeweiligen Zusammensetzung der Hunde-Parasitenfauna. So kommen in Süd- und Mittelamerika bei Hunden andere Parasitenarten vor als in Europa. Gründe hierfür sind ebenfalls anthropogen induziert und auf die jeweiligen Versorgungsleistungen zurückzuführen.

Flächendeckende Monitoringmaßnahmen zur Epidemiologie neuer oder valider (*Tunga*-) Arten müssten zusätzlich auch auf häufige domestizierte Wirte (Haus- und Nutztiere) ausgeweitet werden. Für diese heteroxenen Wirtsgruppen besteht ein direkter Kausalzusammenhang zwischen Vektoreignung und Auftreten von Zoonosen (z.B. Helminthosen, Tungiasis) bei Personen in direkter Umgebung, aber auch in Hinblick auf wirtschaftliche Verluste durch übertragene Parasiten auf

Nutztiere (Cleaveland et al. 2001). Nachweise wurden bereits von Ugbomoiko et al. (2008b) erbracht oder mögliche Szenarien konstruiert (De Avelar et al. 2013).

Weiterführende Studien sollten in vergleichbarem Umfang und ähnlicher Ausführung erfolgen, um empirische Aussagen über die humanmedizinische Bedeutung untersuchter Hunde treffen zu können. Die Parasiten von *Myrmecophaga tridactyla* hingegen sind kaum wirtsspezifisch. Aufgrund der solitären Lebensweise verbietet sich eine strenge Spezifität. Für die nachgewiesenen *T. penetrans* lässt sich annehmen, dass sie ihr breites Wirtsspektrum sekundär angenommen haben und *M. tridactyla* zu den ursprünglichen Wirten gehört. Forschungsbedarf besteht für die Gattung *Tunga*, insbesondere bei dem Nachweis möglicher neuer Arten sowie deren human- und veterinärmedizinischer Bedeutung. Außerdem fehlen nach wie vor geeignete Vakzine oder Medikamente zur Behandlung der Tungiasis, sodass hier entsprechender Bedarf besteht.

4 Zusammenfassung

Die Zusammensetzung der Parasitenfauna von terrestrischen Säugetieren variiert stark innerhalb verschiedener Wirtsarten. Bestimmende Faktoren sind Populationsdichte, Sozialverhalten der Wirte, Parasit-Wirt-Koevolution, Wirtsabwehrmechanismen, geographische Verbreitung der Wirte und nicht zuletzt anthropogener Einfluss. Menschen dienen ebenfalls zahlreichen Krankheitserregern bzw. Parasiten als ideale Wirte, wobei die Parasitendiversität und -intensität geographisch stark variiert. Neben einigen wenigen wirtsspezifischen Arten, teilen sich Menschen einen Großteil ihrer Parasiten mit anderen Wirten. Als ältestes Haustier des Menschen mit sozialer Lebensweise zeigen dabei Hunde die größte Übereinstimmung in der Parasitenfauna. Humanpathogene Arten können jedoch auch bei solitär lebenden Wildtieren auftreten. Zum Beispiel befällt der Sandfloh *Tunga penetrans* sowohl Menschen als auch Säugetiere anderer Ordnungen.

Im Gegensatz dazu zeichnen sich die Parasiten der Microchiroptera (Fledermäuse) durch eine extrem hohe Spezialisierung aus. Die frühe Abspaltung dieser Unterordnung von den übrigen Säugetieren ermöglichte, in Kombination mit ihrer speziellen Lebensweise, die Entwicklung einer einzigartigen und diversen Parasitenfauna.

Vor diesem Hintergrund wurde die vorliegende kumulative Dissertation erstellt. Basis sind die vier vorgestellten Publikationen. Diese befassen sich schwerpunktmäßig mit der Diversität metazoischer Parasiten in den oben genannten Wirtsgruppen. Unter Verwendung morphologischer und molekularbiologischer Methoden sowie der Auswertung bestehender Publikationen wurden Fragestellungen zur Parasitendiversität in domestizierten und wildlebenden Säugetierwirten sowie zum Wirtsspektrum der Gattung *Tunga* beantwortet. Dies erfolgte jeweils unter Berücksichtigung der humanmedizinischen Bedeutung. Weiterhin wurden die Parasit-Wirt-Beziehung und die Diversität europäischer sowie süd- und mittelamerikanischer Microchiropteraparasiten erörtert und verglichen.

Mit Hilfe der durchgeführten Studie I konnte *T. penetrans* erstmals bei *Myrmecophaga tridactyla* nachgewiesen werden. Der Nachweis erweitert das Wirtsspektrum der Art und der gesamten Gattung und dient als Bestätigung der gängigen Hypothese der frühen Adaptation an basale Säugetierwirte des südamerikanischen Kontinents. Zusätzlich stellt der Wirtsnachweis die Heteroxenie von *T. penetrans* heraus. Keine der übrigen 13 Arten aus der Gattung parasitiert an

einer vergleichbaren Zahl von Wirten unterschiedlichster Systematik, einschließlich des Menschen.

Insgesamt sieben humanpathogene Parasiten konnten in den untersuchten Hunden aus Brasilien in Studie II nachgewiesen werden. Die durchweg hohen Befallszahlen sowie die Zusammensetzung der Parasitenfauna zeigen, dass Hunde im genannten tropischen Gebiet eine unmittelbare humanmedizinische Gefahr darstellen. Die Ergebnisse weichen deutlich von Untersuchungen aus Deutschland ab. Die weitreichende Übereinstimmung der Parasitenfauna von Hunden und Menschen ist vorrangig auf die lange Phase der Domestikation zurückzuführen. Zusätzliche Faktoren sind u.a. die Ökologie der jeweiligen Parasiten und das Sozialverhalten der Caniden.

Die einzigartige Diversität und Ökologie der hochspezifischen Microchiroptera-(Ekto-) Parasiten wird vor allem durch zwei der oben genannten Faktoren bedingt: frühe Koevolution von Parasiten und ihren Wirten sowie enges Sozialverhalten. Erstmals konnte mit Hilfe der durchgeführten Studien (III, IV) die gesamte bekannte Ektoparasitenfauna aller Microchiroptera Süd- und Mittelamerikas (172 Wirtsnachweise stehen 273 Parasitennachweisen gegenüber, Studie III) sowie in Europa (14 Wirtsnachweise stehen 98 Parasitennachweisen gegenüber, Studie IV) für die Gattung *Myotis* zusammengetragen und publiziert werden. In Studie IV konnte zum einen mit Hilfe molekularbiologischer Artbestimmung ein Beitrag zur genetischen Diversität der selten untersuchten *M. myotis* erbracht werden. Zum anderen konnten vier Parasitenarten erstmals in Deutschland bei *M. myotis* nachgewiesen werden. Aufbauend auf den parasitologischen Ergebnissen wurden beide Kontinente in Hinblick auf Diversität und systematische Übereinstimmung innerhalb der Parasiten erstmals verglichen. Es konnten weitreichende Übereinstimmungen auf Familien- und Gattungsniveau zwischen beiden Parasitenfaunen postuliert werden. Die frühe Abspaltung der Chiroptera hat in Kombination mit ihrer speziellen Lebensweise auf verschiedenen Kontinenten aufgrund Koevolution eine einzigartige Parasitenfauna entstehen lassen.

Im Fokus weiterführender Studien sollte insbesondere die Eignung der Ektoparasiten der Microchiroptera als mögliche Vektoren für (humanpathogene) virale Erreger stehen. Ein weiterer wichtiger Forschungsbereich ist die Entwicklung von Vakzinen und Medikamenten gegen die Tungiasis bei Menschen und Tieren.

5 Literaturverzeichnis

- Agnarsson I, Zambrana-Torrel CM, Flores-Saldana NP, May-Collado LJ (2011) A time-calibrated species-level phylogeny of bats (Chiroptera, Mammalia). *PLoS Currents*, 3. doi:10.1371/currents.RRN1212
- Ahmed I, Kasraian K (2002) Pharmaceutical challenges in veterinary product development. *Science Direct*, 54(6):871-882. doi:10.1016/S0169-409X(02)00074-1
- Akeredolu AB, Sowemimo OA (2014) Prevalence, intensity and associated risk factors for *Toxocara canis* infection in Nigerian dogs. *Journal of Parasitology and Vector Biology*, 6(8):111-116. doi:10.5897/JPVB2014.0154
- Alfonso YN, Ding G, Bishai D (2015) Income elasticity of vaccines pending versus general healthcare spending. *Health Economics*. doi:10.1002/hec.3190
- Altizer S, Nunn CL, Thrall PH, Gittleman JL, Antonovics J, Cunningham AA, Dobson AP, Ezenwa V, Jones KE, Pedersen AB, Poss M, Pulliam JR (2003) Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 517-547. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.030102.15172
- Alvarado-Esquivel C, Romero-Salas D, Aguilar-Domínguez M, Cruz-Romero A, Ibarra-Priego N, Pérez-de-León AÁ (2015) Epidemiological assessment of intestinal parasitic infections in dogs at animal shelter in Veracruz, Mexico. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*, 5(1):34-39. doi:10.1016/S2221-1691(15)30167-2
- Araujo A, Reinhard KJ, Ferreira LF, Gardner SL (2008) Parasites as probes for prehistoric human migrations? *Trends in Parasitology*, 24(3):112-115. doi:10.1016/j.pt.2007.11.007
- Ariani CV, Smith SC, Osei-Poku J, Short K, Juneja P, Jiggins FM (2015) Environmental and genetic factors determine whether the mosquito *Aedes aegypti* lays eggs without a blood meal. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 92(4):715-721. doi:10.4269/ajtmh.14-0471
- Ariyathenam AV, Nachimuthu S, Tang TY, Courtney ED, Harris SA, Harris AM (2010) *Enterobius vermicularis* infestation of the appendix and management at the time of laparoscopic appendicectomy: case series and literature review. *International Journal of Surgery*, 8(6):466-469. doi:10.1016/j.ijsu.2010.06.007

- Arneberg P, Skorping A, Grenfell B, Read AF (1998) Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1403):1283-1289. doi:10.1098/rspb.1998.0431
- Aspöck H, Walochnik J (2007) Die Parasiten des Menschen aus der Sicht der Koevolution. *Denisia*, 20:179-254
- Autino AG, Claps GL, Barquez RM, Sanchez MS, Diaz MM (2009) New records of bat ectoparasites (Diptera, Hemiptera and Siphonaptera) from Northern Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106(8):917-925. doi:10.1590/S1519-566X2009000200002
- Autino AG, Claps GL, Barquez RM, Díaz MM (2011) Ectoparasitic insects (Diptera: Streblidae and Siphonaptera: Ischnopsyllidae) of bats from Iquitos and surrounding areas (Loreto, Peru). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106(8):917-925. doi:10.1590/S0074-02762011000800004
- Awoke E, Basaznew B, Chanie M (2011) Intestinal nematode parasites of dogs: prevalence and associated risk factors. *International Journal of Animal and Veterinary Advances*, 3(5):374-378
- Bagrade G, Kirjušina M, Vismanis K, Ozoliņš J (2009) Helminth parasites of the wolf *Canis lupus* from Latvia. *Journal of Helminthology*, 83(01):63-68. doi:10.1017/S0022149X08123860
- Balashov YS (2006) Types of parasitism of acarines and insects on terrestrial vertebrates. *Entomological Review*, 86(8):957-971. doi:10.1134/S0013873806080112
- Balvín O, Munclinger P, Kratochvíl L, Vilímová, J (2012) Mitochondrial DNA and morphology show independent evolutionary histories of bedbug *Cimex lectularius* (Heteroptera: Cimicidae) on bats and humans. *Parasitology Research*, 111(1):457-469. doi:10.1007/s00436-012-2862-5
- Banyard AC, Horton DL, Freuling C, Müller T, Fooks AR (2013) Control and prevention of canine rabies: the need for building laboratory-based surveillance capacity. *Antiviral Research*, 98(3):357-364. doi:10.1016/j.antiviral.2013.04.004
- Barriga OO (1988) A critical look at the importance, prevalence and control of toxocariasis and the possibilities of immunological control. *Veterinary Parasitology*, 29(2):195-234

- Bartonička T, Gaisler J (2007) Seasonal dynamics in the numbers of parasitic bugs (Heteroptera, Cimicidae): a possible cause of roost switching in bats (Chiroptera, Vespertilionidae). *Parasitology Research*, 100(6):1323-1330
- Barutzki D, Schaper R (2003) Endoparasites in dogs and cats in Germany 1999-2002. *Parasitology Research*, 90(3):148-150. doi:10.1007/s00436-003-0922-6
- Barutzki D, Schaper R (2011) Results of parasitological examinations of faecal samples from cats and dogs in Germany between 2003 and 2010. *Parasitology Research*, 109(1):45-60. doi:10.1007/s00436-011-2402-8
- Beaucournu JC, Degeilh B, Mergey T, Muñoz-Leal S, González-Acuña D (2012) Le Genre *Tunga* JAROCKI, 1838 (SIPHONAPTERA: TUNGIDAE). *Parasite*, 19:297-308. doi:10.1051/parasite/2012194297
- Beaucournu JC, Moreno L, González-Acuña D (2014) Fleas (Insecta-Siphonaptera) of Chile: a review. *Zootaxa*, 3900(2):151-203. doi:10.11646/zootaxa.3900.2.1
- Bechara GH, Szabó MPJ, Almeida Filho WV, Bechara JN, Pereira RJG, Garcia JE, Pereira MC (2002) Ticks associated with armadillo (*Euphractus sexcinctus*) and anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) of Emas National Park, State of Goias, Brazil. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 969:290-293. doi:10.1111/j.1749-6632.2002.tb04394.x
- Becker AC, Rohen M, Epe C, Schnieder T (2012) Prevalence of endoparasites in stray and fostered dogs and cats in Northern Germany. *Parasitology Research*, 111:849-857. doi:10.1007/s00436-012-2909-7
- Benoit JB (2011) Stress tolerance of bed bugs: a review of factors that cause trauma to *Cimex lectularius* and *C. hemipterus*. *Insects*, 2(2):151-172. doi:10.3390/insects2020151
- Benoit JB, Attardo GM, Baumann AA, Michalkova V, Aksoy S (2015) Adenotrophic viviparity in tsetse flies: potential for population control and as an insect model for lactation. *Annual Review of Entomology*, 60:351-371. doi:10.1146/annurev-ento-010814-020834
- Bertola PB, Aires CC, Favorito SE, Gracioli G, Amaku M, Pinto-da-Rocha R (2005) Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) parasitic on bats (Mammalia: Chiroptera) at Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, Brazil: parasitism rates and host-parasite associations. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 100(1):25-32. doi:10.1590/S0074-02762005000100005

- Betanzos A, Javier-Reyna R, García-Rivera G, Bañuelos C, González-Mariscal L, Schnoor M, Orozco E (2013) The EhCPADH112 complex of *Entamoeba histolytica* interacts with tight junction proteins occludin and claudin-1 to produce epithelial damage. *PLoS One*, 8(6):e65100. doi:10.1371/journal.pone.0065100
- Bize P, Jeanneret C, Klopfenstein A, Roulin A (2008) What makes a host profitable? Parasites balance host nutritive resources against immunity. *The American Naturalist*, 171(1):107-118. doi:10.1086/523943
- Blazius RD, Emerick S, Prophiro JS, Romão PRT, Silva OS (2005) Occurrence of protozoa and helminthes in faecal samples of stray dogs from Itapema City, Santa Catarina. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, 38:73-74. doi:10.1590/S0037-86822005000100018
- Boas H, Tapia G, Sødahl JA, Rasmussen T, Rønningen, Kjersti KS (2012) *Enterobius vermicularis* and risk factors in healthy Norwegian children. *Pediatric Infectious Disease Journal*, 31(9):927-930. doi:10.1097/INF.0b013e318258cdb5
- Bonilla DL, Durden LA, Eremeeva ME, Dasch GA (2013) The biology and taxonomy of head and body lice-implications for louse-borne disease prevention. *PLoS Pathogens*, 9(11): e1003724. doi:10.1371/journal.ppat.1003724
- Bouhsira E, Ferrandez Y, Liu M, Franc M, Boulouis HJ, Biville F (2013) *Ctenocephalides felis* an in vitro potential vector for five *Bartonella* species. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases*, 36(2):105-111. doi:10.1016/j.cimid.2012.10.004
- Braga FG, Santos RE, Batista AC (2010) Marking behavior of the giant anteater *Myrmecophaga tridactyla* (Mammalia: Myrmecophagidae) in Southern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 27(1):07-12. doi:10.1590/S1984-46702010000100002
- Briceno AM, Chiachio N, Lugo G, Rodríguez C, García F, Mayoral CT, Valenti MR (2009) Miositis parasitaria asociada a la infestación por *Trichinella* en *Myrmecophaga Trydactyla*: registro de un caso en Venezuela. *Neotropical Helminthology*, 3:111-114
- Bruyndonckx N, Dubey S, Ruedi M, Christe P (2009) Molecular cophylogenetic relationships between European bats and their ectoparasitic mites (Acari, Spinturnicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51(2):227-237. doi:10.1016/j.ympev.2009.02.005

- Bush SE, Malenke JR (2008) Host defence mediates interspecific competition in ectoparasites. *Journal of Animal Ecology*, 77(3):558-564. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01353.x
- Calisher CH, Childs JE, Field HE, Holmes KV, Schountz T (2006) Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. *Clinical Microbiology Reviews*, 19(3):531-545. doi:10.1128/CMR.00017-06
- Christe P, Arlettaz R, Vogel P (2000) Variation in intensity of parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*). *Ecology Letters*, 3:207-12
- Christe P, Giorgi MS, Vogel P, Arlettaz R (2003) Differential species-specific ectoparasitic mite intensities in two intimately coexisting sibling bat species: resource-mediated host attractiveness or parasite specialization? *Journal of Animal Ecology*, 72:866-872. doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00759.x
- Christe P, Glazot O, Evanno G, Bruyndonckx N, Devevey G, Yannic G, Patthey P, Maeder A, Vogel P, Arlettaz R (2007) Host sex and ectoparasites choice: preference for, and higher survival on female hosts. *Journal of Animal Ecology*, 76:703-10. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01255.x
- Claerebout E, Casaert S, Dalemans AC, De Wilde N, Levecke B, Vercruyssen J, Geurden T (2009) *Giardia* and other intestinal parasites in different dog populations in Northern Belgium. *Veterinary Parasitology*, 161(1):41-46. doi:10.1016/j.vetpar.2008.11.024
- Cleaveland S, Laurenson MK, Taylor LH (2001) Diseases of humans and their domestic mammals: pathogen characteristics, host range and the risk of emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 356(1411):991-999. doi:10.1098/rstb.2001.0889
- Coke RL, Carpenter JW, Aboellail T, Armbrust L, Isaza R (2002) Dilated cardiomyopathy and amebic gastritis in a giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 33:272-279. doi:10.1638/1042-7260(2002)033[0272:DCAAGI]2.0.CO
- Cornell SJ, Isham VS, Smith G, Grenfell BT (2003) Spatial parasite transmission, drug resistance, and the spread of rare genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(12):7401-7405. doi:10.1073/pnas.0832206100

- Costa LP, Leite YLR, Mendes SL, Ditchfield AD (2005) Mammal conservation in Brazil. *Conservation Biology*, 19:672-679. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00666.x
- Côté IM, Poulin R (1995) Parasitism and group size in social animals: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 6(2):159-165. doi:10.1093/beheco/6.2.159
- Cui J, Wang ZQ (2001) Outbreaks of human trichinellosis caused by consumption of dog meat in China. *Parasite*, 8:74-77. doi:10.1051/parasite/200108s2074
- Cutler SJ, Fooks AR, van der Poel WHM (2010) Public health threat of new, reemerging, and neglected zoonoses in the industrialized world. *Emerging Infectious Diseases*, 16(11):1-7. doi:10.3201/eid1601.081467
- Czenze ZJ, Broders HG (2011) Ectoparasite community structure of two bats (*Myotis lucifugus* and *M. septentrionalis*) from the Maritimes of Canada. *Journal of Parasitology Research*, 2011. doi:10.1155/2011/341535
- Da Fonseca F (1954) Notas de Acarologia XXXVI Aquisicoes novas para a fauna brasileira de acaros hematofagos (Acari, Macronyssidae). *Revista Brasileira Entomologica*, 1:79-92
- Da Silva JMC, Bates JM (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical Savanna hotspot. *Bioscience*, 52:225-234. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2
- Dantas-Torres F (2007) The role of dogs as reservoirs of *Leishmania* parasites, with emphasis on *Leishmania (Leishmania) infantum* and *Leishmania (Viannia) braziliensis*. *Veterinary Parasitology*, 149(3):139-146. doi:10.1016/j.vetpar.2007.07.007
- Dantas-Torres F (2008) The brown dog tick, *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) (Acari: Ixodidae): from taxonomy to control. *Veterinary Parasitology*, 152:173-185. doi:10.1016/j.vetpar.2007.12.030
- Datzmann T, Von Helversen O, Mayer F (2010) Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evolutionary Biology*, 10:1-14. doi:10.1186/1471-2148-10-165
- Day MJ et al. (2012) Surveillance of zoonotic infectious disease transmitted by small companion animals. *Emerging Infectious Diseases*, 18(12), e1. doi:10.3201/eid1812.120664

- De Avelar DM, Filho EJF, Linardi PM (2013) A new species of *Tunga* (Siphonaptera: Tungidae) parasitizing cattle from Brazil. *Journal of Medical Entomology*, 50(4):679-684. doi:10.1603/ME12221
- Denegri GM (1993) Review of oribatid mites as intermediate hosts of tapeworms of the Anoplocephalidae. *Experimental and Applied Acarology*, 17:567-80. doi:10.1007/BF00053486
- Deplazes P, Eckert J, von Samson-Himmelstjerna G, Zahner H (2013) *Lehrbuch der Parasitologie für die Tiermedizin*. 3. Auflage. Enke, Stuttgart, 575 S
- Despommier D (2003) Toxocariasis: clinical aspects, epidemiology, medical ecology, and molecular aspects. *Clinical Microbiology Reviews*, 16(2):265-272. doi:10.1128/CMR.16.2.265-272.2003
- Di Matteo L (2005) The macro determinants of health expenditure in the United States and Canada: assessing the impact of income, age distribution and time. *Health Policy*, 71(1):23-42. doi:10.1016/j.healthpol.2004.05.007
- Dick CW (2007) High host specificity of obligate ectoparasites. *Ecological Entomology*, 32(5):446-450. doi:10.1111/j.1365-2311.2007.00836.x
- Dick CW, Patterson BD (2007) Against all odds: explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *International Journal for Parasitology*, 37(8-9):871-876. doi:10.1016/j.ijpara.2007.02.004
- Dick CW, Gettinger D, Gardner SL (2007) Bolivian ectoparasites: a survey of bats (Mammalia: Chiroptera). *Comparative Parasitology*, 74(2):372-377. doi:10.1654/4264.1
- Diniz LSM, Costa EO, Oliveira PMA (1995) Clinical disorders observed in anteaters (Myrmecophagidae, Edentata) in captivity. *Veterinary Research Communications*, 19:409-415. doi:10.1007/BF01839320
- Dittmar K, Porter ML, Murray S, Whiting MF (2006) Molecular phylogenetic analysis of nycteribiid and streblid bat flies (Diptera: Brachycera, Calyptratae): implications for host associations and phylogeographic origins. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(1):155-170. doi:10.1016/j.ympev.2005.06.008
- Dittmar K, Zhu Q, Hastriter MW, Whiting MF (2015a) Evolutionary history of Siphonaptera: fossils, origins, vectors. In: Morand S, Krasnov BR, Littlewood DTJ (Herausgeber). *Parasite diversity and diversification*. Cambridge University Press, Cambridge, S. 230-245

- Dittmar K, Morse SF, Dick CW, Patterson BD (2015b) Bat fly evolution from the Eocene to the present (Hippoboscoidea, Streblidae and Nycteribiidae). In: Morand S, Krasnov BR, Littlewood DTJ (Herausgeber). Parasite diversity and diversification. Cambridge University Press, Cambridge, S. 246-264
- Dobler G, Pfeffer M (2011) Fleas as parasites of the family Canidae. Parasites and Vectors, 4(139). doi:10.1186/1756-3305-4-139
- Dong Y, Aguilar R, Xi Z, Warr E, Mongin E, Dimopoulos G (2006) *Anopheles gambiae* immune responses to human and rodent *Plasmodium* parasite species. PLoS Pathogens, 2(6):e52. doi:10.1371/journal.ppat.0020052
- Dowling A (2015) The evolution of parasitism and host associations in mites. In: Morand S, Krasnov BR, Littlewood DTJ (Herausgeber). Parasite Diversity and Diversification: evolutionary ecology meets phylogenetics. Cambridge University Press, Cambridge, S. 265-288
- Drexler JF et al. (2012) Bats host major mammalian Paramyxoviruses. Emerging Infectious Diseases, 17:449-56. doi:10.1038/ncomms1796
- Eckert J, Friedhoff KT, Zahner H, Deplazes P (2008) Lehrbuch der Parasitologie für die Tiermedizin. 2. Auflage. Enke, Stuttgart. 648 S
- Eisele M, Heukelbach J, Van Marck E, Mehlhorn H, Meckes O, Franck S, Feldmeier H (2003) Investigations on the biology, epidemiology, pathology and control of *Tunga penetrans* in Brazil: I. Natural history of tungiasis in man. Parasitology Research, 90(2):87-99. doi:10.1007/s00436-002-0817-y
- EMBL-EBI Genbank. (<http://www.ebi.ac.uk>)
- Encarnação JA, Baulechner D, Becker NI (2012) Seasonal variations of wing mite infestations in male daubenton's bats (*Myotis daubentonii*) in comparison to female and juvenile bats. Acta Chiropterologica, 14(1):153-159. doi:10.3161/150811012X654367
- Esamaeili S, Azadmanesh K, Naddaf SR, Rajerison M, Carniel E, Mostafavi E (2013) Serologic survey of plague in animals, Western Iran. Emerging Infectious Diseases, 19(9):1549-1551. doi:10.3201/eid1909.121829
- Estrada-Peña A, Guglielmone AA, Mangold AJ (2004) The distribution and ecological 'preferences' of the tick *Amblyomma cajennense* (Acari: Ixodidae), an ectoparasite of humans and other mammals in the Americas. Annals of tropical Medicine and Parasitology, 98(3):283-292. doi:10.1179/000349804225003316

- Ewald PW (1995) The evolution of virulence: a unifying link between parasitology and ecology. *The Journal of Parasitology*, 659-669. doi:10.2307/3283951
- Ezenwa VO, Price SA, Altizer S, Vitone ND, Cook KC (2006) Host traits and parasite species richness in even and odd-toed hoofed mammals, Artiodactyla and Perissodactyla. *Oikos*, 115(3):526-536. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.15186.x
- Ezquiaga MC, Linardi PM, De Avelar DM, Lareschi M (2015) A new species of *Tunga* perforating the osteoderms of its armadillo host in Argentina and redescription of the male of *Tunga terasma*. *Medical and veterinary entomology*, 29(2):196-204. doi:1111/mve.12106
- Feldmeier H, Eisele M, Sabóia-Moura RC, Heukelbach J (2003) Severe tungiasis in underprivileged communities: case series from Brazil. *Emerging Infectious Diseases*, 9(8):949-955
- Feldmeier H, Heukelbach J, Ugbomoiko US, Sentongo E, Mbabazi P, von Samson-Himmelstjerna G, Krantz I (2014) Tungiasis-A neglected disease with many challenges for global public health. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 8(10):e3133. doi:10.1371/journal.pntd.0003133
- Fioravanti ML, Pampiglione S, Trentini M (2003) A second species of *Tunga* (Insecta, Siphonaptera) infecting man: *Tunga trimamillata*. *Parasite*, 10(3):282-283
- Fok É, Kassai T (1998) *Toxocara canis* infection in the paratenic host: a study on the chemosusceptibility of the somatic larvae in mice. *Veterinary Parasitology*, 74(2):243-259. doi:10.1016/S0304-4017(97)00086-1
- Fooks AR, Brookes SM, Johnson N, McElhinney LM, Hutson AM (2003a) European bat lyssaviruses: an emerging zoonosis. *Epidemiology and Infection*, 131(03):1029-1039. doi:10.1017/S0950268803001481
- Fooks AR, McElhinney LM, Pounder DJ, Finnegan CJ, Mansfield K, Johnson N, Brookes SM, Parsons G, White K, McIntyre PG, Nathwani D (2003b) Case report: isolation of a European bat lyssavirus type 2a from a fatal human case of rabies encephalitis. *Journal of Medical Virology*, 71(2):281-289. doi:10.1002/jmv.10481
- Francischetti IM, Assumpção TC, Ma D, Li Y, Vicente EC, Uieda W, Ribeiro JM (2013) The “vampirome”: transcriptome and proteome analysis of the principal and accessory submaxillary glands of the vampire bat *Desmodus rotundus*, a vector of human rabies. *Journal of Proteomics*, 82:288-319. doi:10.1016/j.jprot.2013.01.009

- Franck S, Feldmeier H, Heukelbach J (2003) Tungiasis: more than an exotic nuisance. *Travel Medicine and Infectious Disease*, 1(3):159-166. doi:10.1016/j.tmaid.2003.09.005
- Frank R, Kuhn T, Mehlhorn H, Rueckert S, Pham D, Klimpel S (2013) Parasites of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) from an urban area in Germany, in relation to worldwide results. *Parasitology Research*, 112(12):4255-4266. doi:10.1007/s00436-013-3617-7
- Franzen C, Müller A (2001) Microsporidiosis: human diseases and diagnosis. *Microbes and Infection*, 3(5):389-400. doi:10.1016/S1286-4579(01)01395-8
- Friedrich-Loeffler-Institut (FLI), www.fli.bund.de. [Download am 09.05.2014]
- Fuchs VR (2013) The gross domestic product and health care spending. *The New England Journal of Medicine*, 369(2):107-109. doi:0.1056/NEJMp1305298
- Führer HP, Igel P, Treiber M, Baumann TA, Riedl J, Swoboda P, Joachim A, Noedl H (2012) Ectoparasites of livestock, dogs, and wild rodents in the Chittagong Hill Tracts in Southeastern Bangladesh. *Parasitology Research*, 111(4):1867-1870. doi:10.1007/s00436-012-2940-8
- Gardner CL, Beckmen KB, Pamperin NJ, Del Vecchio P (2013) Experimental treatment of dog lice infestation in interior Alaska wolf packs. *The Journal of Wildlife Management*, 77(3):626-632. doi:10.1002/jwmg.495
- Gay N, Olival KJ, Bumrungsri S, Siriaronrat B, Bourgarel M, Morand S (2014) Parasite and viral species richness of Southeast Asian bats: fragmentation of area distribution matters. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3(2):161-170. doi:10.1016/j.ijppaw.2014.06.003
- Genov T, Stoykova-Hajnikolova R, Meszaros F (1992) *Molinostrongylus* spp. (Nematoda: Molineidae) from bats in Bulgaria, with a review of European species. *Parasitologica Hungarica*, 25:53-68
- Gilsdorf A et al. (2014) Infektionsepidemiologisches Jahrbuch meldepflichtiger Krankheiten für 2013. Robert Koch-Institut, Berlin, 213 S
- Giorgi MS, Arlettaz R, Guillaume F, Nusslé S, Ossola C, Vogel P, Christe P (2004) Causal mechanisms underlying host specificity in bat ectoparasites. *Oecologia*, 138(4):648-654. doi:10.1007/s00442-003-1475-1
- Gómez A, Nichols E (2013) Neglected wild life: parasitic biodiversity as a conservation target. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 2:222-227. doi:10.1016/j.ijppaw.2013.07.002

- Grace D, Holley C, Jones K, Leach M, Marks N, Scoones I, Welburn S, Wood J (2013) Zoonoses: from panic to planning. Institute of Development Studies, (2):1-4
- Gracioli G, Autino AG, Claps GL (2007) Catalogue of American Nycteribiidae (Diptera, Hippoboscoidea). *Revista Brasileira de Entomologia*, 51(2):142-159. doi:10.1590/S0085-56262007000200004
- Guernier V, Hochberg ME, Guégan JF (2004) Ecology drives the worldwide distribution of human diseases. *PLoS Biology*, 2(6):0740-0746. doi:10.1371/journal.pbio.0020141
- Guimarães AM, Alves EGL, Rezende GFD, Rodrigues MC (2005) *Toxocara* sp. eggs and *Ancylostoma* sp. larva in public parks, Brazilian *Revista de Saúde Pública*, 39(2):293-295. doi:10.1590/S0034-89102005000200022
- Gunnell GF, Simmons NB (2005) Fossil evidence and the origin of bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(1-2):209-246. doi:10.1007/s10914-005-6945-2
- Halos L, Lebert I, Abrial D, Danlois F, Garzik K, Rodes D, Schillmeier M, Ducrot C, Guillot J (2014) Questionnaire-based survey on the distribution and incidence of canine babesiosis in countries of Western Europe. *Parasite*, 21(13). doi:10.1051/parasite/2014015
- Hand SJ, Sigé B, Archer M, Gunnell GF, Simmons NB (2015) A new early eocene (Ypresian) bat from Pourcy, Paris Basin, France, with comments on patterns of diversity in the earliest chiropterans. *Journal of Mammalian Evolution*, 1-12. doi:10.1007/s10914-015-9286-9
- Harari A, Dutoit V, Cellerai C, Bart PA, Du Pasquier RA, Pantaleo G (2006) Functional signatures of protective antiviral T-cell immunity in human virus infections. *Immunological Reviews*, 211(1):236-254. doi:10.1111/j.0105-2896.2006.00395.x
- Hartung M, Käsbohrer A (2013) Erreger von Zoonosen in Deutschland im Jahr 2011. Bundesinstitut für Risikobewertung, Berlin, 285 S
- Hartung M, Tenhagen BA, Käsbohrer A (2014) Erreger von Zoonosen in Deutschland im Jahr 2012. Bundesinstitut für Risikobewertung, Berlin, 288 S
- Hartung M, Tenhagen BA, Käsbohrer A (2015) Erreger von Zoonosen in Deutschland im Jahr 2013. Bundesinstitut für Risikobewertung, Berlin, 268 S

- Hawkins BA, Diniz-Filho F (2006) Beyond rapoport's rule: evaluating range size patterns of New World birds in a two-dimensional framework. *Global Ecology and Biogeography*, 15(5):461-469. doi:10.1111/j.1466-822x.2006.00243.x
- Heizmann WR, Döller PC, Kropp S, Bleich S (1999) *Medizinische Mikrobiologie und Immunologie*. 2. Auflage. Schattauer, Stuttgart, 322 S
- Heukelbach J (2005) Tungiasis. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 47:307-313. doi:10.1590/S0036-46652005000600001
- Heukelbach J, Feldmeier H (2006) Scabies. *The Lancet*, 367(9524):1767-1774. doi:10.1016/S0140-6736(06)68772-2
- Heukelbach J, De Oliveira FAS, Hesse G, Feldmeier H (2001) Tungiasis: a neglected health problem of poor communities. *Tropical Medicine & International Health*, 6(4):267-272. doi:10.1046/j.1365-3156.2001.00716.x
- Heukelbach J, Costa AML, Wilcke T, Mencke N, Feldmeier H (2004) The animal reservoir of *Tunga penetrans* in severely affected communities of North-East Brazil. *Medical and Veterinary Entomology*, 18(4):329-335. doi:10.1111/j.0269-283X.2004.00532.x
- Heukelbach J, Wilcke T, Harms G, Feldmeier H (2005) Seasonal variation of tungiasis in an endemic community. *The American Journal of tropical Medicine and Hygiene*, 72(2):145-149
- Hillebrand H (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, 163(2):192-211. doi:10.1086/381004
- Hinz E (1996) Zur Verbreitung und Ausbreitung der Gattung *Tunga* (Siphonaptera: Pulicidae) unter besonderer Berücksichtigung von *T. penetrans*. *Mitteilungen der Österreichischen Gesellschaft für Tropenmedizin und Parasitologie*, 18:173-182
- Hosokawa T, Nikoh N, Koga R, Satô M, Tanahashi M, Meng XY, Fukatsu T (2012) Reductive genome evolution, host-symbiont co-speciation and uterine transmission of endosymbiotic bacteria in bat flies. *The ISME Journal*, 6(3):577-587. doi:10.1038/ismej.2011.125
- Hotez PJ, Molyneux DH, Fenwick A, Kumaresan J, Sachs SE, Sachs JD, Savioli L (2007) Control of neglected tropical diseases. *New England Journal of Medicine*, 357(10):1018-1027. doi:10.1056/NEJMra064142

- Hotez PJ, Dumonteil E, Woc-Colburn L, Serpa JA, Bezek S, Edwards MS, Bottazzi ME (2012) Chagas disease: "the new HIV/AIDS of the Americas". *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 6(5):e1498. doi:10.1371/journal.pntd.0001498
- Huff JL, Barry PA (2003) B-virus (*Cercopithecine herpesvirus 1*) infection in humans and macaques: potential for zoonotic disease. *Emerging Infectious Diseases*, 9(2):246-250. doi:10.3201/eid0902.020272
- Hughes RC (1940) The genus *Oochoristica* Luhe 1898. *American Midland Naturalist*, 23:368-381
- Hutson AM, Mickleburgh SP, Racey PA (2001) Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan. Switzerland and Cambridge: IUCN. International Union for Conservation of Nature (IUCN). (www.iucnredlist.org)
- Jain S, Singh AK, Singh RP, Bajaj J, Damle AS (2014) Spectrum of opportunistic and other parasites among HIV/AIDS patients attending a tertiary care hospital. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*, 4(6):480-483. doi:10.1016/S2222-1808(14)60610-1
- Jarne P, Theron A (2001) Genetic structure in natural populations of flukes and snails: a practical approach and review. *Parasitology*, 123:27-40. doi:10.1017/S0031182001007715
- Johnson N, Vos A, Freuling C, Tordo N, Fooks AR, Müller T (2010) Human rabies due to lyssavirus infection of bat origin. *Veterinary Microbiology*, 142(3):151-159. doi:10.1016/j.vetmic.2010.02.001
- Jones EK, Clifford CM, Keirans JE, Kohls GM (1972) The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to the species of *Amblyomma* in the Western hemisphere. *Brigham Young University Science Bulletin*, XVII:1-40
- Jones KE, Patel NG, Levy MA, Storeygard A, Balk D, Gittleman JL, Daszak P (2008) Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 451:990-993. doi:10.1038/nature06536
- Karesh WB, Dobson A, Lloyd-Smith JO, Lubroth J, Dixon MA, Bennett M, Aldrich S, Harrington T, Formenty P, Loh EH, Machalaba CC, Thomas MJ, Heymann DL (2012) Zoonoses 1. Ecology of zoonoses: natural and unnatural histories. *The Lancet*, 380:1936-1945. doi:10.1016/S0140-6736(12)61678-X
- Katagiri S, Oliveira-Sequeira TC (2008) Prevalence of dog intestinal parasites and risk perception of zoonotic infection by dog owners in São Paulo State, Brazil.

- Zoonoses and Public Health, 55:406-413. doi:10.1111/j.1863-2378.2008.01163.x
- Khalil LF, Jones A, Bray RA (1994) Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford, 768 S
- Khokhlova IS, Spinu M, Krasnov BR, Degen AA (2004) Immune responses to fleas in two rodent species differing in natural prevalence of infestation and diversity of flea assemblages. Parasitology Research, 94(4):304-311. doi:10.1007/s00436-004-1215-4
- Kilpatrick AM, Randolph SE (2012) Drivers, dynamics, and control of emerging vector-borne zoonotic diseases. The Lancet, 380(9857):1946-1955
- Kimura A, Morishima Y, Nagahama S, Horikoshi T, Edagawa A, Kawabuchi-Kurata T, Sugiyama H, Yamasaki H (2013) A coprological survey of intestinal helminthes in stray dogs captured in Osaka prefecture, Japan. The Journal of Veterinary Medical Science, 75(10):1409. doi:10.1292/jvms.12-0499
- King AA, Haagsma J, Kappeler A (2004) *Lyssavirus* infections in European bats. In: King AA, Fooks AR, Aubert M, Wandeler AI (Herausgeber). Historical perspective of rabies in Europe and the Mediterranean Basin. Paris: World Organisation for Animal Health, S. 221-41
- King JS, Brown GK, Jenkins DJ, Ellis JT, Fleming PJ, Windsor PA, Šlapeta J (2012) Oocysts and high seroprevalence of *Neospora caninum* in dogs living in remote Aboriginal communities and wild dogs in Australia. Veterinary Parasitology, 187(1):85-92. doi:10.1016/j.vetpar.2011.12.027
- Kittler R, Kayser M, Stoneking M (2003) Molecular evolution of *Pediculus humanus* and the origin of clothing. Current Biology, 13:1414-1417. doi:10.1016/S0960-9822(03)00507-4
- Klimpel S, Palm HW (2011) Anisakid nematode (Ascaridoidea) life cycles and distribution: increasing zoonotic potential in the time of climate change? In: Mehlhorn H (Herausgeber). Progress in Parasitology. Springer, Berlin Heidelberg, S. 201-222
- Klimpel S, Mehlhorn H, Heukelbach J, Feldmeier H, Mencke N (2005) Field trial of the efficacy of a combination of imidacloprid and permethrin against *Tunga penetrans* (sand flea, jigger flea) in dogs in Brazil. Parasitology Research 97:113-119. doi:10.1007/s00436-005-1454-z

- Klimpel S, Heukelbach J, Pothmann D, Rückert S (2010) Gastrointestinal and ectoparasites from urban stray dogs in Fortaleza (Brazil): high infection risk for humans? *Parasitology Research*, 107:713-719. doi:10.1007/s00436-010-1926-7
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19:707-713. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x
- Koella JC, Sørensen FL, Anderson RA (1998) The malaria parasite, *Plasmodium falciparum*, increases the frequency of multiple feeding of its mosquito vector, *Anopheles gambiae*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265:763-768. doi:10.1098/rspb.1998.0358
- Kopp SR, Kotze AC, McCarthy JS, Coleman GT (2007) High-level pyrantel resistance in the hookworm *Ancylostoma caninum*. *Veterinary Parasitology*, 143(3):299-304. doi:10.1016/j.vetpar.2006.08.036
- Krasnov BR (2008) Functional and evolutionary ecology of fleas. Cambridge University Press, Cambridge. 593 S
- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS, Poulin R (2004) Relationships between parasite abundance and the taxonomic distance among a parasite's host species: an example with fleas parasitic on small mammals. *International Journal for Parasitology*, 34(11):1289-1297. doi:10.1016/j.ijpara.2004.08.003
- Krause PJ, McKay K, Thompson CA, Sikand VK, Lentz R, Lepore T, Closter L, Christianson D, Telford SR, Persing D, Radolf JD, Spielman A (2002) Disease-specific diagnosis of coinfecting tickborne zoonoses: babesiosis, human granulocytic ehrlichiosis, and lyme disease. *Clinical Infectious Diseases*, 34(9):1184-1191. doi:10.1086/339813
- Krinsky WL (2002) True bugs (Hemiptera). In: Mullen G, Durden L (Herausgeber). *Medical and veterinary entomology*. Elsevier, New York, S. 67-86
- Labruna MB, Sanfilippo LF, Demetrio C, Menezes AC, Pinter A, Guglielmone AA, Silveira LF (2007) Ticks collected on birds in the state of São Paulo, Brazil. *Experimental and Applied Acarology*, 43:147-160. doi:10.1007/s10493-007-9106-x
- Lachaud L, Dedet JP, Marty P, Faraut F, Buffet P, Gangneux JP, Ravel C, Bastien P (2013) Surveillance of leishmaniasis in France, 1999 to 2012. *European Communicable Disease Bulletin*. doi:10.2807/1560-7917.ES2013.18.29.20534

- Landaeta-Aqueveque C, Henríquez A, Cattán PE (2014) Introduced species: domestic mammals are more significant transmitters of parasites to native mammals than are feral mammals. *International Journal for Parasitology*, 44(3), 243-249. doi:10.1016/j.ijpara.2013.12.002
- Landmann JK, Prociv P (2003) Experimental human infection with the dog hookworm, *Ancylostoma caninum*. *Medical Journal of Australia*, 178(2):69-71
- Laurimaa L et al. (2015) First report of highly pathogenic *Echinococcus granulosus* genotype G1 in dogs in a European urban environment. *Parasites and Vectors*, 8(182). doi:10.1186/s13071-015-0796-3
- Leles D, Gardner SL, Reinhard K, Iñiguez A, Araujo A (2012) Are *Ascaris lumbricoides* and *Ascaris suum* a single species? *Parasites and Vectors*, 5(42). doi:10.1186/1756-3305-5-42
- Lello J, Boag B, Fenton A, Stevenson IR, Hudson PJ (2004) Competition and mutualism among the gut helminths of a mammalian host. *Nature*, 428(6985):840-844. doi:10.1038/nature02490
- Li L, Victoria JG, Wang C, Jones M, Fellers GM, Kunz TH, Delwart E (2010) Bat guano virome: predominance of dietary viruses from insects and plants plus novel mammalian viruses. *Journal of Virology*, 84(14):6955-6965. doi:10.1128/JVI.00501-10
- Light JE, Touns M, Reed DL (2008) What's in a name: the taxonomic status of human head and body lice. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47:1203-1216. doi:10.1016/j.ympev.2008.03.014
- Lim BK, Engstrom MD (2004) Mammals of Iwokrama forest. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 154:71-108.
- Linardi PM, Guimaraes LR (2000) Sifonapteros do Brasil. *Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo*, S. 291
- Linardi PM, De Avelar DM (2014) Neosomes of tungid fleas on wild and domestic animals. *Parasitology Research*, 113(10):3517-3533. doi:10.1007/s00436-014-4081-8
- Linardi PM, De Avelar DM, Facury Filho EJ (2013) Establishment of *Tunga trimamillata* (Siphonaptera: Tungidae) in Brazil. *Parasitology Research*, 112(9):3239-3242. doi:10.1007/s00436-013-3501-5

- Linardi PM, Beaucournu JC, de Avelar DM, Belaz S (2014) Notes on the genus *Tunga* (Siphonaptera: Tungidae) II—neosomes, morphology, classification, and other taxonomic notes. *Parasite*, 21(68). doi:10.1051/parasite/2014067
- Liu W et al. (2010) Origin of the human malaria parasite *Plasmodium falciparum* in gorillas. *Nature*, 467(7314):420-425. doi:10.1038/nature09442
- Lloyd JE (2009) Louse flies, keds, and related flies (Hippoboscoidea). In: Mullen G, Durden L (Herausgeber). *Medical and veterinary entomology*. 2. Auflage. Elsevier, New York, S. 339-350
- Lodé T (2012) Oviparity or viviparity? That is the question.... *Reproductive Biology*, 12(3):259-264. doi:10.1016/j.repbio.2012.09.001
- Loftis AD, Gill JS, Schriefer ME, Levin ML, Eremeeva ME, Gilchrist MR, Dasch GA (2005) Detection of *Rickettsia*, *Borrelia*, and *Bartonella* in *Carios kelleyi* (Acari: Argasidae). *Journal of Medical Entomology*, 42(3):473-480. doi:10.1093/jmedent/42.3.473
- Lopez CA, Vazquez-Moron S, Martson D, Juste J, Ibanez C, Berciano JM, Salsamendi E, Aihartza J, Banyard AC, McElhinney L, Fooks AR, Echevarria JE (2012) Detection of rhabdovirus viral RNA in oropharyngeal swabs and ectoparasites of Spanish bats. *Journal of General Virology*, vir-0. doi:10.1099/vir.0.046490-0
- Lourenço S, Palmeirim JM (2008) Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? *Parasitology Research*, 104(1):127-134. doi:10.1007/s00436-008-1170-6
- Lucan RK (2006) Relationships between the parasitic mite *Spinturnix andegavinus* (Acari: Spinturnicidae) and its bat host, *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae): seasonal, sex-and age-related variation in infestation and possible impact of the parasite on the host condition and roosting behaviour. *Folia Parasitologica*, 53(2):147-152. doi:10.14411/fp.2006.019
- Luchetti A, Mantovani B, Pampiglione S, Trentini M (2005) Molecular characterisation of *Tunga trimamillata* and *T. penetrans* (Insecta, Siphonaptera, Tungidae): taxonomy and genetic variability. *Parasite*, 12:123-129. doi:10.1051/parasite/2005122123
- Luis AD et al. (2013) A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756). doi:10.1098/rspb.2012.2753

- Man SM (2011) The clinical importance of emerging *Campylobacter* species. *Nature Reviews*, 8:669-685. doi:10.1038/nrgastro.2011.191
- Manzillo VF, Oliva G, Pagano A, Manna L, Maroli M, Gradoni L (2006) Deltamethrin-impregnated collars for the control of canine leishmaniasis: evaluation of the protective effect and influence on the clinical outcome of *Leishmania* infection in kennelled stray dogs. *Veterinary Parasitology*, 142:142-145. doi:10.1016/j.vetpar.2006.06.029
- Marin RE, Houston R, Omanska-Klusek A, Alcaraz A, Garcia JP, Uzal FA (2015) Pathology and diagnosis of proliferative and ulcerative dermatitis associated with *Tunga penetrans* infestation in cattle. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 27(1):80-85. doi:10.1177/1040638714559597
- Marshall AG (1982) Ecology of insects ectoparasitic on bats. In: Kunz H (Herausgeber). *Ecology of bats*. Springer, New York, S. 369-401
- Martinez-Moreno FJ, Hernandez S, Lopez-Cobos E, Becerra C, Acosta I, Martinez-Moreno A (2007) Estimation of canine intestinal parasites in Cordoba (Spain) and their risk to public health. *Veterinary Parasitology*, 143:7-13. doi:10.1016/j.vetpar.2006.08.004
- Mayen F (2003) Haematophagous bats in Brazil, their role in rabies transmission, impact on public health, livestock industry and alternatives to an indiscriminate reduction of bat population. *Journal of Veterinary Medicine, Series B*, 50(10):469-472. doi:10.1046/j.1439-0450.2003.00713.x
- McIntyre D, Thiede M, Dahlgren G, Whitehead M (2006) What are the economic consequences for households of illness and of paying for health care in low- and middle-income country contexts? *Social Science & Medicine*, 62(4):858-865. doi:10.1016/j.socscimed.2005.07.001
- McIntyre K M, Setzkorn C, Wardeh M, Hepworth PJ, Radford AD, Baylis M (2014) Using open-access taxonomic and spatial information to create a comprehensive database for the study of mammalian and avian livestock and pet infections. *Preventive Veterinary Medicine*, 116(3):325-335. doi:10.1016/j.prevetmed.2013.07.002
- Meggitt FJ (1934) On some tapeworms from the bullsnake (*Pityopsis sayi*), with remarks on the species of the genus *Oochoristica* (Cestoda). *Journal of Parasitology*, 20:181-189

- Messenger AM, Barnes AN, Gray GC (2014) Reverse zoonotic disease transmission (zooanthroponosis): a systematic review of seldom-documented human biological threats to animals. *PloS One*, 9(2), e89055. doi:10.1371/journal.pone.0089055
- Mihalca AD, Dumitrache MO, Magdaş C, Gherman CM, Domşa C, Mircean V, Ghira IV, Pocora V, Ionescu DT, Barabási S, Cozma V, Sándor AD (2012) Synopsis of the hard ticks (Acari: Ixodidae) of Romania with update on host associations and geographical distribution. *Experimental and Applied Acarology*, 58:183-206. doi:10.1007/s10493-012-9566-5
- Miller MR, White A, Boots M (2006) The evolution of parasites in response to tolerance in their hosts: the good, the bad, and apparent commensalism. *Evolution*, 60(5):945-956. doi:10.1111/j.0014-3820.2006.tb01173.x
- Morand S (2015) (macro-) Evolutionary ecology of parasite diversity: from determinants of parasite species richness to host diversification. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 4(1):80-87. doi:10.1016/j.ijppaw.2015.01.001
- Morand S, De Bellocq J, Stanko M, Miklisova D (2004) Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of Central Europe?. *Parasitology*, 129(04):505-510
- Morand S, McIntyre KM, Baylis M (2014) Domesticated animals and human infectious diseases of zoonotic origins: domestication time matters. *Infection, Genetics and Evolution*, 24:76-81. doi:10.1016/j.meegid.2014.02.013
- Morel CM et al. (2005) Health innovation networks to help developing countries address neglected diseases. *Science*, 309(5733):401-404. doi:10.1126/science.1115538
- Morse SF, Olival KJ, Kosoy M, Billeter S, Patterson BD, Dick CW, Dittmar K (2012) Global distribution and genetic diversity of *Bartonella* in bat flies (Hippoboscoidea, Streblidae, Nycteribiidae). *Infection, Genetics and Evolution*, 12(8):1717-1723. doi:10.1016/j.meegid.2012.06.009
- Motoie G, Ferreira GEM, Cupolillo E, Canavez F, Pereira-Chioccola VL (2013) Spatial distribution and population genetics of *Leishmania infantum* genotypes in São Paulo State, Brazil, employing multilocus microsatellite typing directly in dog infected tissues. *Infection, Genetics and Evolution*, 18: 48-59. doi:10.1016/j.meegid.2013.04.031

- Muehlen M, Heukelbach J, Wilcke T, Winter B, Mehlhorn H, Feldmeier H (2003) Investigations on the biology, epidemiology, pathology and control of *Tunga penetrans* in Brazil. *Parasitology Research*, 90(6):449-455. doi:10.1007/s00436-003-0877-7
- Müller T, Freuling CM, Wysocki P, Roumiantzeff M, Freney J, Mettenleiter TC, Vos A (2015) Terrestrial rabies control in the European Union: historical achievements and challenges ahead. *The Veterinary Journal*, 203(1):10-17
- Musgrove P, Zeramdini R, Carrin G (2002) Basic patterns in national health expenditure. *Bulletin of the World Health Organization*, 80(2):134-146. doi:10.1590/S0042-96862002000200009
- Mutlow AG, Dryden MW, Payne PA (2006) Flea (*Pulex simulans*) infestation in captive Giant Anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 37:427-429. doi:10.1638/06-026.1
- Nagy N, Abari E, D' Haese J, Calheiros CM, Heukelbach J, Mencke N, Feldmeier H, Mehlhorn H (2007) Investigations on the life cycle and morphology of *Tunga penetrans* in Brazil. *Parasitology Research*, 101:233-242. doi:10.1007/s00436-007-0683-8
- Novillo A, Ojeda RA (2008) The exotic mammals of Argentina. *Biological Invasions*, 10(8):1333-1344. doi:10.1007/s10530-007-9208-8
- Núñez RC, Mendoza Martínez GD, Arteaga SY, Macotela MP, Bustamante Montes P, Durán RN (2013) Prevalence and risk factors associated with *Toxocara canis* infection in children. *The Scientific World Journal*, 2013. doi:10.1155/2013/572089
- Nunn CL, Altizer S, Jones KE, Sechrest W (2003) Comparative tests of parasite species richness in primates. *The American Naturalist*, 162(5):597-614. doi:10.1086/378721
- Nunn CL, Jordán F, McCabe CM, Verdolin JL, Fewell JH (2015) Infectious disease and group size: more than just a numbers game. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 370(1669):20140111. doi:10.1098/rstb.2014.0111
- Oliveira-Sequeira T, Amarante A, Ferrari T, Nunes L (2002) Prevalence of intestinal parasites in dogs from São Paulo State, Brazil. *Veterinary Parasitology*, 103:19-27. doi:10.1016/S0304-4017(01)00575-1

- Otranto D (2015) Diagnostic challenges and the unwritten stories of dog and cat parasites. *Veterinary Parasitology*, 212(1-2):54-61. doi:10.1016/j.vetpar.2015.06.002
- Pampiglione S, Trentini M, Fioravanti ML, Onore G, Rivasi F (2002) On a new species of sand flea from Ecuador and tungiasis, a problem of public health in many developing countries. *Annali di igiene: medicina preventiva e di comunita*, 15(5):747-752
- Pampiglione S, Fioravanti ML, Gustinelli A, Onore G, Rivasi F, Trentini M (2005) Anatomy of *Tunga trimamillata* Pampiglione et al., 2002 (Insecta, Siphonaptera, Tungidae) and developmental phases of the gravid female. *Parasite*, 12:241-250. doi:10.1051/parasite/2005123241
- Pampiglione S, Fioravanti ML, Gustinelli A, Onore G, Mantovani B, Luchetti AR, Trentini M (2009) Sand flea (*Tunga* spp.) infections in humans and domestic animals: state of the arts. *Medical and Veterinary Entomology*, 23:172-186. doi:10.1111/j.1365-2915.2009.00807.x
- Papajová I, Pipiková J, Papaj J, Čižmár A (2014) Parasitic contamination of urban and rural environments in the Slovak Republic: dog's excrements as a source. *Helminthologia*, 51(4):273-280. doi:10.2478/s11687-014-0241-8
- Paterson AM, Banks J (2001) Analytical approaches to measuring cospeciation of host and parasites: through a glass, darkly. *International Journal for Parasitology*, 31(9):1012-1022. doi:10.1016/S0020-7519(01)00199-0
- Paterson S, Vogwill T, Buckling A, Benmayor R, Spiers AJ, Thomson NR, Quail M, Smith F, Walker D, Libberton B, Fenton A, Hall N, Brockhurst MA (2010) Antagonistic coevolution accelerates molecular evolution. *Nature*, 464(7286):275-278. doi:10.1038/nature08798
- Patterson BD, Ballard JW, Wenzel RL (1998) Distributional evidence for cospeciation between neotropical bats and their bat fly ectoparasites. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 33:76-84. doi:10.1076/snfe.33.2.76.2152
- Patterson BD, Dick CW, Dittmar K (2008) Sex biases in parasitism of neotropical bats by bat flies (Diptera: Streblidae). *Journal of Tropical Ecology*, 24(04):387-396
- Pedersen AB, Antonovics J (2013) Anthelmintic treatment alters the parasite community in a wild mouse host. *Biology Letters*, 9(4). doi:10.1098/rsbl.2013.0205

- Petersen FT, Meier R, Kutty SN, Wiegmann BM (2007) The phylogeny and evolution of host choice in the Hippoboscoidea (Diptera) as reconstructed using four molecular markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(1):111-122. doi:10.1016/j.ympev.2007.04.023
- Petney TN, Andrews RH (1998) Multiparasite communities in animals and humans: frequency, structure and pathogenic significance. *International Journal for Parasitology*, 28(3):377-393. doi:10.1016/S0020-7519(97)00189-6
- Pilger D, Schwalfenberg S, Heukelbach J, Witt L, Mehlhorn H, Mencke N, Khakban A, Feldmeier H (2008) Investigations on the biology, epidemiology, pathology, and control of *Tunga penetrans* in Brazil: VII. The importance of animal reservoirs for human infestation. *Parasitology Research*, 102(5):875-880. doi:10.1007/s00436-007-0840-0
- Pocora I, Sevcik M, Uhrin M, Bashta AT, Pocora V (2013) Morphometric notes and nymphal stages description of mite species from the *Spinturnix myoti* group (Mesostigmata: Spinturnicidae) from Romania and Ukraine. *International Journal of Acarology*, 39:153-159. doi:10.1080/01647954.2012.757251
- Poinar G, Brown A (2012) The first fossil streblid bat fly, *Enischnomyia stegosoma* n. g., n. sp. (Diptera: Hippoboscoidea: Streblidae). *Systematic Parasitology*, 81(2):79-86. doi:10.1007/s11230-011-9339-2
- Poulin R (1995) "Adaptive" changes in the behaviour of parasitized animals: a critical review. *International Journal for Parasitology*, 25(12):1371-1383
- Poux C, Chevret P, Huchon D, De Jong WW, Douzery EJ (2006) Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Systematic Biology*, 55(2):228-244. doi:10.1080/10635150500481390
- Presley SJ (2011) Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions. *Oikos*, 120(6):832-841. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.19199.x
- Presley SJ, Willig MR (2008) Intraspecific patterns of ectoparasite abundances on Paraguayan bats: effects of host sex and body size. *Journal of Tropical Ecology*, 24(01):75-83
- Rabitsch W (2010) True Bugs (Hemiptera, Heteroptera). In: Roques A, Kenis M, Lees D, Lopez-Vaamonde C, Rabitsch W, Rasplus JY, Roy DB (Herausgeber).

- Alien terrestrial arthropods of Europe. 4. Auflage, *BioRisk*, 4(1):407-433. doi:10.3897/biorisk.4.44
- Racey PA, Hutson AM, Lina PHC (2012) Bat rabies, public health and European Bat conservation. *Zoonoses and Public Health*, 60:58-68. doi:10.1111/j.1863-2378.2012.01533.x
- Radovsky FJ (2006) The evolution of parasitism and the distribution of some dermanyssoid mites (Mesostigmata) on vertebrate hosts. In: Houck M (Herausgeber). *Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. Springer, Dordrecht, S. 186-217
- Ratovonjato J, Rajerison M, Rahelinirina S, Boyer S (2014) *Yersinia pestis* in *Pulex irritans* fleas during plague outbreak, Madagascar. *Emerging Infectious Diseases*, 20(8):1414-1415. doi:10.3201/eid2008.130629
- Reckardt K, Kerth G (2009) Does the mode of transmission between hosts affect the host choice strategies of parasites? Implications from a field study on bat fly and wing mite infestation of bechstein's bats. *Oikos*, 118(2):183-190. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.16950.x
- Richter J, Hauck T, Vogelsang R, Widlok T, Le Tensorer JM, Schmid P (2012) "Contextual areas" of early *Homo sapiens* and their significance for human dispersal from Africa into Eurasia between 200 ka and 70 ka. *Quaternary International*, 274:5-24. doi:10.1016/j.quaint.2012.04.017
- Richtlinie 2003/99/EG Des Europäischen Parlaments und des Rates vom 17. November 2003 zur Überwachung von Zoonosen und Zoonoseerregern und zur Änderung der Entscheidung 90/424/EWG des Rates sowie zur Aufhebung der Richtlinie 92/117/EWG des Rates. ABl. Nr. L 325 vom 12.12.2003, S 31. 2003L0099. (2003)
- RKI. Robert Koch-Institut. www.rki.de. [Download am 15.10.2014]
- Robert Koch-Institut (2014) *Epidemiologisches Bulletin*. 15:121-136
- Rupp D, Zahn A, Ludwig P (2004) Actual records of bat ectoparasites in Bavaria (Germany). *Spixiana*, 27:185-90
- Ruthe H (1961) Fussleiden der Elefanten. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, 10:474-514

- Sachse MM, Guldbakke KK, Khachemoune A (2006) *Tunga penetrans*: a stowaway from around the world. *Journal of the European Academy of Dermatology and Venereology*, 21(1):11-16. doi:10.1111/j.1468-3083.2006.01888.x
- Salb AL, Barkema HW, Elkin BT, Thompson RCA, Whiteside DP, Black SR, Dubey JP, Kutz SJ (2008) Dogs as sources and sentinels of parasites in humans and wildlife, Northern Canada. *Emerging Infectious Diseases*, 14:60-63. doi:10.3201/eid1401.071113
- Salkeld DJ, Trivedi M, Schwarzkopf L (2008) Parasite loads are higher in the tropics: temperate to tropical variation in a single host-parasite system. *Ecography*, 31(4):538-544. doi:10.1111/j.2008.0906-7590.05414.x
- Schaer J, Perkins SL, Decher J, Leendertz FH, Fahr J, Weber N, Matuschewski K (2013) High diversity of West African bat malaria parasites and a tight link with rodent *Plasmodium* taxa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(43):17415-17419. doi:10.1073/pnas.13110161
- Schatz J et al. (2014) Enhanced passive bat rabies surveillance in indigenous bat species from Germany - A retrospective study. *PLoS Neglected Tropical Diseases*. doi:10.1371/journal.pntd.0002835
- Schmidt KA, Ostfeld RS (2001) Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. *Ecology*, 82(3):609-619. doi:10.1890/0012-9658(2001)082[0609:BATDEI]2.0.CO;2
- Schnieder T, Laabs EM, Welz C (2011) Larval development of *Toxocara canis* in dogs. *Veterinary Parasitology*, 175(3):193-20. doi:10.1016/j.vetpar.2010.10.027
- Sharifi M, Taghinezhad N, Mozafari F, Vaissi S (2013) Variation in ectoparasite load in the Mehely's horseshoe bat, *Rhinolophus mehelyi* (Chiroptera: Rhinolophidae) in a nursery colony in Western Iran. *Acta Parasitologica*, 58(2):180-184. doi:10.2478/s11686-013-0122-1
- Shaw JH, Machado-Neto J, Carter TS (1987) Behavior of free-living anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *Biotropica*, 19:255-259
- Simmons NB (2005) An Eocene big bang for bats. *Science*, 307(5709):527-528. doi:10.1126/science.1108871
- Siqueiros-Cendón T, Arévalo-Gallegos S, Iglesias-Figueroa BF, García-Montoya IA, Salazar-Martínez J, Rascón-Cruz Q (2014) Immunomodulatory effects of

- lactoferrin. *Acta Pharmacologica Sinica*, 35(5):557-566. doi:10.1038/aps.2013.200
- Smith I, Wang LF (2013) Bats and their virome: an important source of emerging viruses capable of infecting humans. *Current Opinion in Virology*, 3(1), 84-91. doi:10.1016/j.coviro.2012.11.006
- Springorum AC (2013) Eine kurze Abhandlung über die lange Geschichte der Tierhygiene. *Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift*, 126, 3/4, 90-95. doi:10.2376/0005-9366-126-90
- Stadelmann B, Jacobs DS, Schoeman C, Ruedi M (2004) Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome b sequences. *Acta Chiropterologica*, 6:177-92. doi:10.3161/001.006.0201
- Steinmann P, Cringoli G, Bruschi F, Matthys B, Lohourignon LK, Castagna, Maurelli MP, Morgoglione ME, Utzinger J, Rinaldi L (2012) FLOTAC for the diagnosis of *Hymenolepis* spp. infection: proof-of-concept and comparing diagnostic accuracy with other methods. *Parasitology Research*, 111:749-54. doi:10.1007/s00436-012-2895-9
- Stevenson AF (2004) Market development reports, pet food report. GAIN Report-BR4602Brazil: 11
- Stoye M (1973) Untersuchungen über die Möglichkeit pränataler und galaktogener Infektionen mit *Ancylostoma caninum* Ercolani 1859 (Ancylostomidae) beim Hund. *Zentralblatt für Veterinärmedizin Reihe B*, 20:1-39. doi:10.1111/j.1439-0450.1973.tb01098.x
- Szabó MPJ, Olegário MMM, Santos ALQ (2007) Tick fauna from two locations in the Brazilian savannah. *Experimental and Applied Acarology*, 43(1):73-84. doi:10.1007/s10493-007-9096-8
- Szabó MPJ, De Souza L, Olegário MMM, Ferreira F, De Albuquerque Pajuaba Neto A (2010) Ticks (Acari: Ixodidae) on dogs from Uberlândia, Minas Gerais, Brazil. *Transboundary and Emerging Diseases*, 57:72-74. doi:10.1111/j.1865-1682.2010.01111.x
- Tatarnic NJ, Cassis G, Siva-Jothy MT (2014) Traumatic insemination in terrestrial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 59(1):245-261. doi:10.1146/annurev-ento-011613-162111

- Taylor LH, Latham SM, Woolhouse MEJ (2001) Risk factors for human disease emergence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, 356(1411):983-989. doi:10.1098/rstb.2001.0888
- Team WER (2014) Ebola virus disease in West Africa-the first 9 months of the epidemic and forward projections. *The New England Journal of Medicine*, 371(16):1481-95. doi:10.1056/NEJMoa1411100
- Teeling EC, Springer MS, Madsen O, Bats P, O'Brien J, Murphy WJ (2005) A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*, 307:580-584. doi:10.1126/science.1105113
- Tellier A, Moreno-Gómez S, Stephan W (2014) Speed of adaptation and genomic footprints of host-parasite coevolution under arms race and trench warfare dynamics. *Evolution*, 68(8):2211-2224. doi:10.1111/evo.12427
- Tenter AM (2006a) Evolution des Parasitismus. In: Hiepe T, Lucius R, Gottstein B (Herausgeber). *Allgemeine Parasitologie*. MVS Medizinverlag, Stuttgart, S. 53-79
- Tenter AM (2006b) *Allgemeine Parasitologie*. In: Schnieder T (Herausgeber). *Veterinärmedizinische Parasitologie*. Parey, Hannover, S. 1-72
- Tian ZZ, Jin DC (2012) Study on the genus *Macronyssus* (Acari: Macronyssidae) with description of a new species, redescription of a known species from the genus *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) and a key to the species in China. *International Journal of Acarology*, 38:179-90. doi:10.1080/01647954.2011.633559
- Toft JD, Eberhard ML (1998) Parasitic diseases. In: Bennett BT, Abee CR, Henrickson R (Herausgeber). *Nonhuman primates in biomedical research*. Academic Press, San Diego, S. 111-205
- Tomley FM, Shirley MW (2009) Livestock infectious diseases and zoonoses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364:2637-2642. doi:10.1098/rstb.2009.0133
- Tong S et al. (2013) New world bats harbor diverse influenza A viruses. *PLoS Pathogens*, 9(10):e1003657. doi:10.1371/journal.ppat.1003657
- Traub RJ, Robertson ID, Irwin PJ, Mencke N, Thompson R (2005) Canine gastrointestinal parasitic zoonoses in India. *Trends in Parasitology*, 21:42-48. doi:10.1016/j.pt.2004.10.011

- Traversa D (2013) Fleas infesting pets in the era of emerging extra-intestinal nematodes. *Parasites and Vectors*, 6(59). doi:10.1186/1756-3305-6-59
- Ugbomoiko US, Ofoezie IE, Heukelbach J (2007) Tungiasis: high prevalence, parasite load, and morbidity in a rural community in Lagos State, Nigeria. *International Journal of Dermatology*, 46(5):475-481. doi:10.1111/j.1365-4632.2007.03245.x
- Ugbomoiko US, Ariza L, Heukelbach J (2008a) Parasites of importance for human health in Nigerian dogs: high prevalence and limited knowledge of pet owners. *BMC Veterinary Research*, 4:1-9. doi:10.1186/1746-6148-4-49
- Ugbomoiko US, Ariza L, Heukelbach J (2008b) Pigs are the most important animal reservoir for *Tunga penetrans* (jigger flea) in rural Nigeria. *Tropical Doctor*, 38(4):226-227. doi:10.1258/td.2007.07035
- Uhrin M, Kanuch P, Kristofik J, Paule L (2010) Phenotypic plasticity in the greater mouse-eared bat in extremely different roost conditions. *Acta Theriologica*, 55:153-64. doi:10.4098/j.at.0001-7051.073.2009
- Ulrich R, Imholt C, Krüger DH, Krautkrämer E, Scheibe T, Eßbauer S, Pfeffer M (2013) Hantaviren in Deutschland: Gefahren für Zoo-, Heim-, Haus- und Nutztier? *Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift*, 126(11/12):51-526. doi:10.2376/0005-9366-126-514
- Välimäki P, Madslie K, Malmsten J, Härkönen L, Härkönen S, Kaitala A, Kortet R, Laaksonen S, Mehl R, Redford L, Ylönen H, Ytrehus B (2010) Fennoscandian distribution of an important parasite of cervids, the deer ked (*Lipoptena cervi*), revisited. *Parasitology Research*, 107(1):117-125. doi:10.1007/s00436-010-1845-7
- Vanderstraete M, Gouignard N, Cailliau K, Morel M, Hahnel S, Leutner S, Beckmann S, Grevelding CG (2014) Venus kinase receptors control reproduction in the platyhelminth parasite *Schistosoma mansoni*. *PloS Pathogens*, 10(5):e1004138. doi:10.1371/journal.ppat.1004138
- Vilela JF, Mello B, Voloch CM, Schrago CG (2014) Sigmodontine rodents diversified in South America prior to the complete rise of the Panamanian Isthmus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 52(3):249-256. doi:10.1111/jzs.12057

- Volleth M, Eick G (2012) Chromosome evolution in bats as revealed by FISH: The ongoing search for the ancestral chiropteran karyotype. *Cytogenetic and Genome Research*, 137:165-73. doi:10.1159/000338929
- Wehrend A (2007) Neonatologie beim Hund: Von der Geburt bis zum Absetzen. Schlütersche Verlagsgesellschaft, Hannover. 224 S
- Wells K, Beaucournu JC, Durden LA, Petney TN, Lakim MB, O'Hara RB (2012) Ectoparasite infestation patterns of domestic dogs in suburban and rural areas in Borneo. *Parasitology Research*, 111(2):909-919. doi:10.1007/s00436-012-2917-7
- Wenzel RL (1976) The streblid batflies of Venezuela. *Brigham Young University Science Bulletin*, Utah, 177 S
- Wenzel RL, Tipton VJ (1966) Appendix. Classified list of hosts and parasites. In: Wenzel RL, Tipton VJ (Herausgeber). *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Chicago, Illinois, S. 797-824
- Whiting MF, Whiting AS, Hastriter MW, Dittmar K (2008) A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera): origins and host associations. *Cladistics*, 24(5):677-707. doi:10.1111/j.1096-0031.2008.00211.x
- Widmer C, Azevedo CC (2011) Tungiasis in a free-ranging jaguar (*Panthera onca*) population in Brazil. *Parasitology Research*, 110:1311-1314. doi:10.1007/s00436-011-2625-8
- Wikel SK, Alarcon-Chaidez FJ (2001) Progress toward molecular characterization of ectoparasite modulation of host immunity. *Veterinary Parasitology*, 101(3):275-287. doi:10.1016/S0304-4017(01)00556-8
- Wilcke T, Heukelbach J, Moura RCS, Kerr-Pontes LRS, Feldmeier H (2002) High prevalence of tungiasis in a poor neighbourhood in Fortaleza, Northeast Brazil. *Acta Tropica*, 83(3):255-258. doi:10.1016/S0001-706X(02)00133-X
- Willig MR, Selcer KW (1989) Bat species density gradients in the New World: a statistical assessment. *Journal of Biogeography*, 16(2):189-195. doi:10.2307/2845093
- Witsenburg F, Clément L, López-Baucells A, Palmeirim J, Pavlinić I, Scaravelli D, Ševčík M, Dutoit L, Salamin N, Goudet J, Christe P (2015) How a haemosporidian parasite of bats gets around: the genetic structure of a parasite, vector and host compared. *Molecular Ecology*, 24(4):926-940. doi:10.1111/mec.13071

- Wolfe ND, Dunavan CP, Diamond J (2007) Origins of major human infectious diseases. *Nature*, 447:279-283. doi:10.1038/nature05775
- Woolhouse MEJ, Gowtage-Sequeira S (2006) Host range and emerging and reemerging pathogens. In: Workshop summary, forum on microbial threats board on global health. Ending the war metaphor. The changing agenda for unraveling the host-microbe relationship. The National Academy Press, Washington, S. 192-206
- Woolhouse M, Gaunt E (2007) Ecological origins of novel human pathogens. *Critical Reviews in Microbiology*, 33:231-242. doi:10.1080/10408410701647560
- Woolhouse MEJ, Webster JP, Domingo E, Charlesworth B, Levin BR (2002) Biological and biomedical implications of the co-evolution of pathogens and their hosts. *Nature Genetics*, 32(4):569-577. doi:10.1038/ng1202-569
- World Bank (2014a) <http://data.worldbank.org/indicator/SH.XPD.TOTL.ZS/countries/EU-ZJ-ZG?display=graph>. [Download am: 17.07.2014]
- World Bank (2014b) <http://data.worldbank.org/indicator/SH.XPD.PCAP/countries/1W-ZJ-EU-ZG?display=graph>. [Download am: 17.07.2014]
- WHO. World Health Organization. Health statistic and information systems. Cause specific mortality. www.who.int. [Download am 13.08.2015]
- WHO (2013) World Health Organization. World Malaria Report 2013. WHO Press, Switzerland
- Yao Y, Cai W, Xu X, Shih C, Engel MS, Zheng X, Zao Y, Ren D (2014) Blood-feeding true bugs in the early Cretaceous. *Current Biology*, 24(15):1786-1792. doi:10.1016/j.cub.2014.06.045
- Yu X, Tesh RB (2014) The role of mites in the transmission and maintenance of Hantaan Virus (*Hantavirus: Bunyaviridae*). *The Journal of Infectious Diseases*, 211(6). doi:10.1093/infdis/jiu336
- Zahn A, Rupp D (2004) Ectoparasite load in European vespertilionid bats. *Journal of Zoology*, 262:383-391. doi:10.1017/S0952836903004722
- Zander CD (1997) Parasit-Wirt-Beziehungen. Springer, Berlin, Heidelberg, 184 S
- Zanzani SA, Gazzonis AL, Scarpa P, Berrilli F, Manfredi MT (2014) Intestinal parasites of owned dogs and cats from metropolitan and micropolitan areas: prevalence, zoonotic risks, and pet owner awareness in Northern Italy. *BioMed Research International*. doi.org/10.1155/2014/696508

Zinsstag J, Schelling E, Roth F, Bonfoh B, De Savigny D, Tanner M (2007) Human benefits of animal interventions for zoonosis control. *Emerging Infectious Diseases*, 13(4):527-531. doi:10.3201/eid1304.060381

6 Anhang

Publikationen, Lebenslauf

Anlage 1

Erklärung über Anteile der Autoren/Autorinnen an den einzelnen Kapiteln der Promotionsarbeit

Titel der Publikation/ des Manuskripts:

Frank R, Melaun C, Martins MM, Santos ALQ, Heukelbach J, Klimpel S (2012) *Tunga penetrans* and further parasites in the Giant Anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) from Minas Gerais, Brazil. Parasitology Research, 111(5):1907-1912

Was hat der/die Promovierende bzw. was haben die Co-Aut[ren/Autorinnen beigetragen#

Name des/der jeweiligen
Autors/Autoren/Autorin*

(1) Entwicklung und Planung

Frank: 50%; Melaun: 0%; Martins: 0%; Santos: 0%; Heukelbach: 5%, Klimpel: 45%

(2) Durchführung der einzelnen
Untersuchungen/ Experimente

Parasitologische Analyse (Frank); Molekularbiologische Aufarbeitung (Frank, Melaun)

(3) Erstellung der Daten-sammlung und
Abbildungen

Datensammlung (Frank, Martins, Santos); Abbildung (Frank); Tabellen (Frank)

(4) Analyse/Interpretation der Daten

Artidentifizierung (Frank); Sequenzanalyse (Frank, Melaun); Interpretation (Frank, Klimpel)

(5) übergeordnete Einleitung/
Ergebnisse/Diskussion

Frank: 50%; Melaun: 5%; Martins: 5%; Santos: 5%; Heukelbach: 5%, Klimpel: 30%

#Bei 2, 3 und 4 bitte kurze inhaltliche Angaben der jeweiligen Anteile, bei 1 und 5 reichen prozentuale Angaben

*Mehrfacheintragungen möglich

Als Autoren/Autorinnen werden solche Personen bezeichnet, die an der Arbeit in Bezug auf die genannten Punkte in einer Weise mitgewirkt haben, dass sie für die ausgewiesenen Passagen (mit) verantwortlich sind. Personen, die an der Arbeit mitgewirkt haben, jedoch nicht in diese Kategorie fallen, sollten in der Danksagung Erwähnung finden.

Datum/Ort

10.09.2015/Frankfurt am Main

Datum 10.09.2015

zustimmende Bestätigung der vorgenannten Angaben

Unterschrift Promovend/Promovendin

Unterschrift Betreuer/Betreuerin

Tunga penetrans and further parasites in the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) from Minas Gerais, Brazil

Raphael Frank · Christian Melaun ·
Maria Marlene Martins · André Luiz Quagliatto Santos ·
Jörg Heukelbach · Sven Klimpel

Received: 20 June 2012 / Accepted: 27 June 2012
© Springer-Verlag 2012

Abstract The Brazilian savannah-like area, the Cerrado region, covers large areas of the country and provides a habitat for a multitude of different animal species. The giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) is geographically widespread and one of the typical inhabitants of the Cerrado. They are listed as vulnerable by the International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. A population loss of at least 30 % over the past 10 years has been estimated based on local extinctions, habitat loss and deaths caused by fires, roadkills and hunting. Little is known about ecological and in particular parasitic conditions of this highly specialised insectivore species. During September and November 2010 we examined three roadkilled giant anteater

for the presence of metazoan ecto- and endoparasites. Besides the cestode species *Oochoristica tetragonocephala* and the tick species *Amblyomma nodosum*, we found for the first time the flea *Tunga penetrans*. Beside morphological flea species identification, we compared a fragment of the 16S rRNA gene of eggs, a molecular method utilised for the first time in this combination. The identification of *T. penetrans* in *M. tridactyla* represents a new host record and expands the host and distribution range of the zoonotic flea species.

Introduction

The Brazilian savannah-like area, the Cerrado region, constitutes the second largest biome in Brazil after the Amazon region and covers more than 20 % of the country (Klink and Machado 2005). The Cerrado contains a high number of plant and animal species (Da Silva and Bates 2002). Fishes and birds are the most diverse classes with 1,200 and 837 known species, followed by mammals with a total number of 199 species (Klink and Machado 2005). Despite species abundance and richness, only a little part of the Cerrado is unaffected or declared as protected area (Mittermeier 2000).

The giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*), a member of the order Xenarthra (Family Myrmecophagidae), is widespread geographically and one of the typical inhabitants of the Cerrado. In 2010, the giant anteater was listed by the International Union for Conservation and Nature and Natural Resources (IUCN) as a vulnerable species (<http://www.iucnredlist.org>). A population loss of at least 30 % over the past 10 years has been estimated based on local extinctions, habitat loss and deaths caused by fires, roadkills and hunting (IUCN). Size of populations varies in distribution area from meanwhile extinct to high population density,

R. Frank · C. Melaun · S. Klimpel (✉)
Medical Biodiversity and Parasitology,
Biodiversity and Climate Research Centre (BiK-F),
Senckenberganlage 25,
60325 Frankfurt am Main, Germany
e-mail: sven.klimpel@senckenberg.de

R. Frank · C. Melaun · S. Klimpel
Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung (SGN),
Senckenberganlage 25,
60325 Frankfurt am Main, Germany

R. Frank · C. Melaun · S. Klimpel
Institute for Ecology, Evolution and Diversity,
Goethe University (GO),
Senckenberganlage 25,
60325 Frankfurt am Main, Germany

M. M. Martins · A. L. Q. Santos
Faculdade de Medicina Veterinária,
Universidade Federal de Uberlândia,
Uberlândia, Minas Gerais, Brazil

J. Heukelbach
Departamento de Saúde Comunitária, Faculdade de Medicina,
Universidade Federal do Ceará,
Fortaleza, Brazil

while the number of individuals decreases in the Cerrado (Möcklinghoff 2011). Little is known about ecological and in particular parasitic conditions of this highly specialised insectivore species (e.g. Redford 1985; Shaw et al. 1987; Costa et al. 2005).

The parasite fauna of free-living giant anteater includes mites, ticks, cestodes and nematodes, but so far, no scientific records exist of an infection with the zoonotic flea species *Tunga penetrans* (Meggitt 1934; Hughes 1940; Fonseca 1954; Szabo et al. 2007; Briceno et al. 2009). In captivity various metazoan and protozoan parasite species as well as different bacteria have been recorded, some of them with human pathogenic potential (Diniz et al. 1995; Coke et al. 2002; Mutlow et al. 2006). Infections with influenza virus similar to human-infecting strains were also observed (Nofs et al. 2009).

The genus *Tunga* (Siphonaptera, Tungidae) contains 11 known species naturally distributed in South and Middle America, China and Japan (Hinz 1996; Pampiglione et al. 2005; De Avelar et al. 2012) and is divided into two subgenera: the subgenus *Tunga* with species distribution in Africa and South and Middle America and subgenus *Brevi-digita* with distribution in China and Japan (Hinz 1996). According to taxonomic works, the family Tungidae forms the most basal lineage of fleas (Resh and Carde 2009). Host spectrum includes humans, rodents, several ungulates, anteaters, jaguars and domestic animals (e.g. dogs, cats, pigs, cattle; e.g. Wagner 1932; Hinz 1996; Pampiglione et al. 2009; Klimpel et al. 2005, 2010; Widmer et al. 2011). Six species are known to occur in Brazil (Widmer et al. 2011; De Avelar et al. 2012); among these, the two human pathogenic species *T. penetrans* and *Tunga trimamillata* (Heukelbach et al. 2005). The original distribution of *T. penetrans* is Latin America, but the species was introduced by anthropogenic influence several times to Western Africa in the last centuries (Heukelbach 2005). It is believed that *T. penetrans* spread over sub-Saharan Africa within few years after unnoticed introduction to Angola in 1872 (Hesse 1899; Gordon 1941). Referred to their human pathogenic potential, *T. penetrans* and *T. trimamillata* are the most investigated species, reflected in available information of molecular data (GenBank). Several molecular genetic studies dealing with species identification and differentiation were carried out recently (Luchetti et al. 2005a, b; Nagy et al. 2007). Giant anteaters have not yet been described scientifically as hosts for *T. penetrans*. The identification of *T. penetrans* in *M. tridactyla* represents a new host record and expands the host and distribution range of the zoonotic flea species.

Material and methods

During September and November 2010, we examined three roadkilled giant anteater for the presence of metazoan ecto-

and endoparasites. The origin of animals spread at most 50 km round Uberlandia, a city of about 600,000 inhabitants in Minas Gerais state, Brazil. Two of the animals were stored deep-frozen, and one specimen was examined immediately after roadkilling. Deep-frozen animals were stored at room temperature for defrosting the day before examination. The sex, total weight (in kilograms) and size (in centimetres) were determined for all animals, as well as severe injuries. In a next step, fur and skin were examined for the presence of ectoparasites. Particular attention was given to the presence of embedded female *Tunga* fleas and deposited eggs on the footpads. Then, the abdominal cavity was opened for determination of intestinal parasites. All parasites were stored immediately after preparation in sodium chloride solution (0.9 %) and placed in ethanol (100 %) for permanent storage. Abdominal and thoracic organs were removed and analysed under binocular microscope (Wild M3). Examinations were performed from September to November 2010 in the veterinary hospital of the Federal University of Uberlândia, a collecting point of The Brazilian Institute of Environment and Renewable Natural Resources (IBAMA). Measurement of embedded female adult fleas and deposited eggs was done by taking pictures with a binocular microscope (Olympus SZX7; camera Olympus SC30) and adjacent measurement with program cellSens Entry. Cestoda were identified after Meggitt (1934), Hughes (1940) and Khalil et al. (1994), and ticks after Jones et al. (1972). *Tunga* species determination was carried out by using morphological differences of adult fleas and comparison of the egg size within the species as described by Linardi and Guimaraes (2000), Nagy et al. (2007) and Pampiglione et al. (2009).

In addition, DNA from two single *Tunga* eggs was extracted. Eggs were placed in 750 µl lysis buffer, digested with 20 µl proteinase K (20 µg/µl) and incubated overnight, followed by a standard phenol/chloroform extraction (Sambrook and Russell 2001). Quality and yield of DNA were analysed by ethidium bromide staining and agarose gel electrophoresis. PCR amplification of a 16S rRNA gene segment was performed using primers according to Luchetti et al. (2005a, b). The PCR reaction mixture contained 10 pmol of each primer; 0.2 nM of each dNTP, PCR buffer, BSA and MgCl₂; 1 U *Taq* polymerase and varying concentrations of DNA in a total volume of 30 µl. Cycle parameters were the following: 40 cycles of 94 °C, 60 s; 50 °C, 60 s and 72 °C, 60 s, with final ramping to 4 °C. Obtained PCR products were sequenced on an ABI 3730 DNA Analyser and the sequences analysed using BioEdit (Hall 1999) and MEGA 4 (Tamura et al. 2007). This resulted in fragment lengths of 507 bp after cutting the primer sequences. Both obtained sequences were stored in the genbank under accession numbers HE802984 and HE802985.

Results

Morphometric and parasitological data of the examined animals are shown in Tables 1 and 2. A total of three parasite species could be identified: one flea species (*T. penetrans*), one tick species (*Amblyomma nodosum*) and one cestode species (*Oochoristica tetragonocephala*; Table 2, Fig. 1). Morphological species identification of adult fleas verified the investigated fleas clearly as *T. penetrans*. All isolated specimens showed nearly similar size and morphological analogy so that species affiliation was clear. Two investigated giant anteaters were parasitized by *T. penetrans*. One specimen was infested with three fleas, the other one was parasitized by seven *T. penetrans* fleas. Localization of infestation was exclusively on the sole of foot and interdigital areas despite thick horn layers (necessary to open termitarium). Our investigation revealed that *T. penetrans* infection and hypertrophic females caused considerable health damage in the giant anteaters (Fig. 1). Especially lesions of remaining females which die after oviposition in the skin generated serious injuries.

Exemplary measurement of one penetrated and hypertrophic specimen showed maximum size of 4.6 mm (width) and 4.08 mm (height). In lateral view the head and thorax were visible. Measurement of 33 eggs of *T. penetrans* revealed a minimum length of 0.557 mm and a maximum length of 0.577 mm. Mean length was 0.567 mm. Blasting the obtained sequences of the eggs in the EMBL-EBI genbank (<http://www.ebi.ac.uk>) showed a match with already existing *T. penetrans* sequences, though those obtained in the present study are longer than the ones already deposited. Within the overlapping part of the sequences, our sequences show 100 % coverage with one haplotype from Pelileo, Ecuador (AF551756) and one substitution compared with another specimen from this locality and one from Santa Isabel, Ecuador (AY425838 and AF551757).

Discussion

In the present study, we describe the first scientific verification of *T. penetrans* in *M. tridactyla*. Beside *T. penetrans* we identified two further parasite species, the ectoparasite *A. nodosum* (ticks) and the endoparasite tapeworm *O.*

Table 1 Morphometric data of the examined giant anteater (*M. tridactyla*)

Species (n total)	Number of males	Number of females	Weight (kg)	Head-torso length (cm)	Total length (cm)
<i>M. tridactyla</i> (3)	2	1	16.5–19.5	39–101	59–178

Table 2 Parasitological data of the isolated parasite species of the examined giant anteater (*M. tridactyla*)

Host species (n)	Parasite species	Stage	P (%)	I	mI	A
<i>M. tridactyla</i> (3)	<i>A. nodosum</i>	Adult	34.0	58	58	19.3
	<i>T. penetrans</i>	Adult	67.0	3–7	5	3.3
	<i>O. tetragonocephala</i>	Adult	67.0	1	1	0.6

P prevalence (in percent), I intensity, mI mean intensity, A mean abundance of intestinal helminths and ectoparasites identified

tetragonocephala (Cestoda), which were documented in this host previously (Meggitt 1934; Bechara et al. 2002; Szabo et al. 2007). Only few studies about the parasites of *M. tridactyla* are available, especially in Brazil and Minas Gerais state. Considering the natural behaviour of *M. tridactyla*, interspecific transmission of parasites is hardly considered as a result of dispersion between individuals. As solitary living species, contact between conspecifics is reduced to courtship and mating, dam-child linking or casual encounters (Shaw et al. 1987). Transmission of parasites rather takes place via intraspecific transmission.

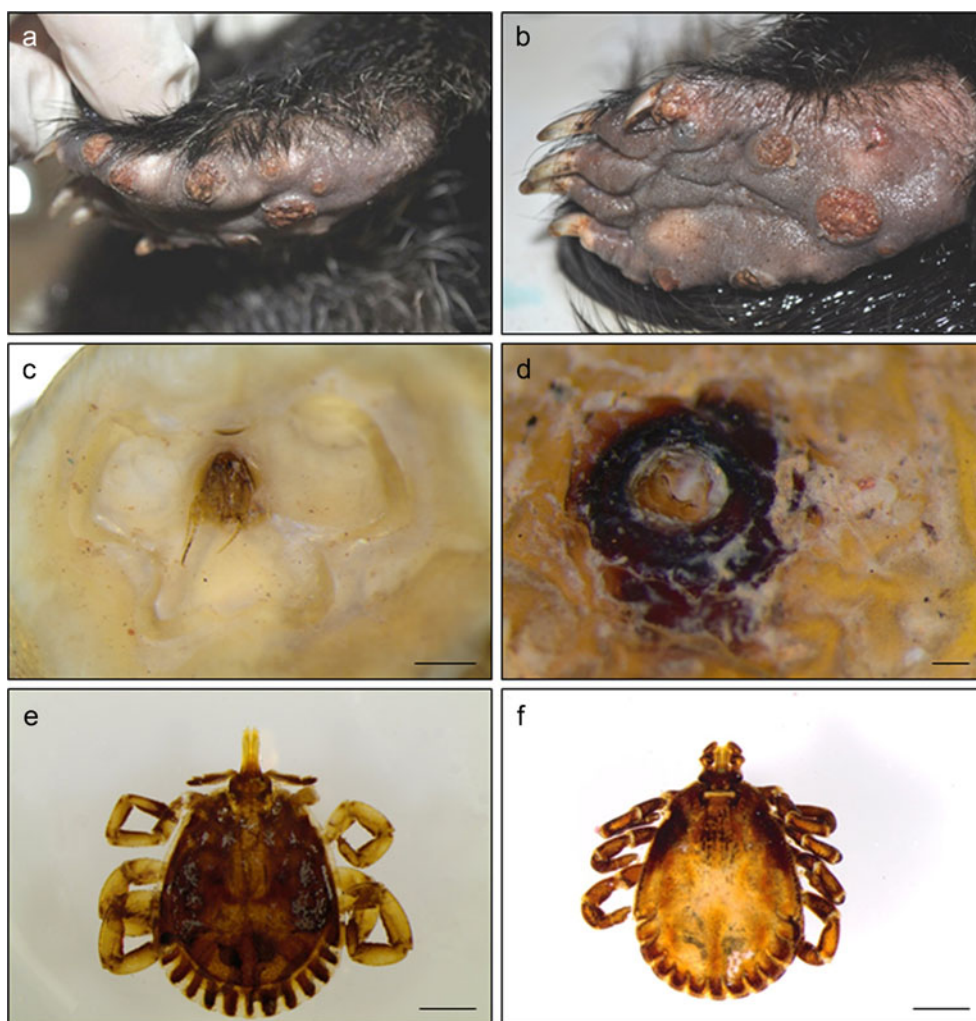
The tapeworm *O. tetragonocephala* is known to infect *M. tridactyla* (Meggitt 1934). Natural infected hosts of genus *Oochoristica* range from snakes and lizards (Squamata) to Carnivora, Marsupialia, Insectivora, Primates, Prosimiae, Rodentia and Edentata (Meggitt 1934; Hughes 1940). In literature notes hardly mentioned are dealing with development of species of genus *Oochoristica*. Most cestode species need an intermediate host in their life cycle (Mehlhorn and Piekarski 2002). Recording to highly specialised nutrition of *M. tridactyla*, ingested ants are highly probable and termites serve as intermediate hosts of *O. tetragonocephala*.

Our observations revealed only *A. nodosum* and *T. penetrans* as ectoparasites. In fact, ectoparasite species are mainly ticks of the genus *Amblyomma* (e.g. the both species *A. nodosum* and *A. parvum*, Bechara et al. 2002; Szabo et al. 2007). The genus *Amblyomma* consists of more than 100 species with a variety of host species such as amphibians, mammals, reptiles and birds, while host preference can change during development. They are distributed over several countries in South and Central America (Jones et al. 1972), with 33 species described for Brazil (Oliver 1989; Bechara et al. 2002). References note adults of *A. nodosum* parasitizing exclusively on both species of anteaters, *Tamandua tetradactyla* and *M. tridactyla* (Jones et al. 1972; Pereira et al. 2000; Bechara et al. 2000; Bechara et al. 2002). Jones et al. (1972) noted birds as hosts of *A. nodosum* without specifying the stage. Labruna et al. (2007) isolated successfully nymphs from Passeriformes in Brazil. They postulated a correlation between infections of ground orientated avian hosts and geobiontic *M. tridactyla*.

Comparison of scientific pictures and morphological structures with mentioned literature and keys of identification verified the fleas as *T. penetrans* (e.g. Nagy et al. 2007).

Fig. 1 *T. penetrans* and *A. nodosum* in *M. tridactyla*. **a, b** Clinical appearance of tungiasis on **a** fore and **b** hind foot.

Previous infections, caused by meanwhile dead hypertrophic females, led to highly inflamed lesions. Puncture spread over entire foot area. **c, d** Isolated *T. penetrans*, hypertrophic female, light micrographs. **c** Anterior view (scale bar 500 μ m); **d** posterior view (scale bar 200 μ m). **e, f** *A. nodosum*, adult, light micrographs. **e** Male (scale bar 1 mm); **f** female (scale bar 1 mm)



Therefore the isolation of female *T. penetrans* in *M. tridactyla* was the first host record. As gravid females of *Tunga travassosi* and *T. penetrans* are similar regarding shape of abdomen and visibility of head and thorax, we distinguished these two species in particular (Pinto and Dreyfus 1927; Pampiglione et al. 2009). *Tunga caecata* has similar size and shape of hypertrophic females (Pampiglione et al. 2009), but misses visible head and thorax as well as host specification on rodents, likely arisen from co-evolution, and leads to the exclusion of *T. caecata* as potential parasite (Hinz 1996). All of the worldwide described species of the genus show clear differences in size and shape of abdomen (Pampiglione et al. 2005, 2009; De Avelar et al. 2012).

So far four other *Tunga* species are known to occur in Brazil (Widmer et al. 2011; De Avelar et al. 2012). Because of the above-mentioned morphological differences, the isolated specimens were clearly distinguishable from these four species and could be determined as *T. penetrans*. However recent studies revealed new *Tunga* species in South America (Pampiglione et al. 2002; De Avelar et al. 2012). Therefore

it should be quite possible to identify new species in similar studies. Interestingly *Tunga bondari* is a parasite of *T. tetradactyla* (superorder Xenarthra; Hinz 1996; Pampiglione et al. 2009). Very little is known about *T. bondari*. Own results of width and height of gravid females were marginal below data of mentioned publications. Based on size variance due to hypertrophy and low sample size, results can exhibit merely orientation values. Further research dealing with size variance during hypertrophy is necessary to make reliable proposition at this point.

Results of length measurement of eggs indicated additional isolated fleas as *T. penetrans* because of the specific egg size. The number of eggs found differs broadly from the ones mentioned in other studies where live animals were examined with living fleas (Nagy et al. 2007). Eggs in our study were smaller as compared to above-mentioned authors who identified an average egg size of 0.600 \times 0.320 mm. As the eggs were dehydrated and egg size may change during development, these results should be considered as orientation values. The extensive inflammations in the feet area

(Fig. 1a, b) in the investigated giant anteaters suggest a considerable health impact of *T. penetrans*. As mentioned before giant anteaters break up termitariums with the forefoot to tap their main food. Tungiasis probably prevents or at least hinders this natural behaviour. Remaining open wounds enabled several pathogens to infest the flea-ridden anteater. Soles of feet are main infection sites (Fig. 1). Digging of giant anteaters, to reach preferred food aggravates, prolongates the healing process. As a consequence, the anteaters could avoid food sources to less suitable. As mentioned before, giant anteaters are solitary living and therefore intraspecific transmission of *T. penetrans* in natural habitat is unlikely. Rather, other competent host species take a much more important role in transmission such as stray dogs, cats, ungulates, rats and jaguars (Heukelbach 2005; Widmer et al. 2011). In addition, expelled eggs around areas where anteaters usually prevail such as termitariums may survive in the environment for a long time and could infest other animals.

This is the first time that DNA was extracted and amplified from single *Tunga* flea eggs and used for molecular species identification via comparison of an 16S rRNA fragment. Use of mentioned molecular method enables species identification of *T. penetrans* in case of missing adults or when morphological identification is not possible or ambiguous. Besides the recent description of new *Tunga* species, our results show that the list of potential hosts for the species *T. penetrans* will most likely increase when more mammal species were investigated in the future.

Acknowledgments We thank Liana Ariza from Universidade Federal do Ceará (Brazil) for the logistic support. Furthermore we like to thank Lina Kurzrock, Biodiversity and Climate Research Centre, Frankfurt, to realize molecular species identification. Jörg Heukelbach is research fellow from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/Brazil). This study was supported by a “Projeto Universal” grant from CNPq. The present study was financially supported by the research funding programme “LOEWE—Landes-Offensive zur Entwicklung Wissenschaftlich-ökonomischer Exzellenz” of Hesse’s Ministry of Higher Education, Research, and the Arts.

Declaration We declare that the conducted study complies with the Brazilian laws.

References

- Bechara GH, Szabo MPJ, Duarte JMB, Matushima ER, Pereira MC, Rechav Y, Keirans JE, Fielden LJ (2000) Ticks associated with wild animals in the Nhecolândia Pantanal. *Ann N Y Acad Sci* 916:289–297. doi:10.1603/0022-2585-37.6.979
- Bechara GH, Szabo MPJ, Almeida Filho WV, Bechara JN, Pereira RJG, Garcia JE, Pereira MC (2002) Ticks associated with armadillo (*Euphractus sexinctus*) and anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) of Emas National Park, State of Goiás, Brazil. *Ann N Y Acad Sci* 969:290–293. doi:10.1111/j.1749-6632.2002.tb04394.x
- Briceno AM, Chiachio N, Lugo G, Rodríguez C, García F, Mayoral CT, Valenti MR (2009) Miosititis parasitaria asociada a la infestación por Trichinella en Myrmecophaga Trydactyla: registro de un caso en Venezuela. *Neotrop Helminthol* 3:111–114
- Coke RL, Carpenter JW, Aboellail T, Armbrust L, Isaza R (2002) Dilated cardiomyopathy and amebic gastritis in a Giant Anteater (*Myrmecophaga tridactyla*). *J Zoo Wildl Med* 33:272–279
- Costa LP, Leite YLR, Mendes SL, Ditchfield AD (2005) Mammal conservation in Brazil. *Conserv Biol* 19:672–679. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00666.x
- da Fonseca F (1954) Notas de Acarologia XXXVI Aquisicoes novas para a fauna brasileira de Acaros hematofagos (Acari, Macronyssidae). *Rev Brasil Ent* 1:79–92
- Da Silva JMC, Bates JM (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical Savanna hotspot. *Bioscience* 52:225–234. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0225:BPACIT]2.0.CO;2
- De Avelar DM, Linhares AX, Linardi PM (2012) A new species of *Tunga* (Siphonaptera: Tungidae) from Brazil with a key to the adult species and neosomes. *J Med Entomol* 49:23–28. doi:10.1603/ME11111
- Diniz LSM, Costa EO, Oliveira PMA (1995) Clinical disorders observed in anteaters (Myrmecophagidae, Edentata) in captivity. *Vet Res Commun* 19:409–415. doi:10.1007/BF01839320
- Gordon RM (1941) The jigger flea. *Lancet* 2:47–49
- Hall (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp* 41:95–98
- Hesse P (1899) Die Ausbreitung des Sandfloh in Afrika. *Geogr Z* 5:522–530
- Heukelbach J (2005) Tungiasis. *Rev Inst Med Trop S Paulo* 47:307–313. doi:10.1590/S0036-46652005000600001
- Heukelbach J, Wilcke T, Harms G, Feldmeier H (2005) Seasonal variation of tungiasis in an endemic community. *Am J Trop Med Hyg* 72:145–149
- Hinz E (1996) Zur Verbreitung und Ausbreitung der Gattung *Tunga* (Siphonaptera: Pulicidae) unter besonderer Berücksichtigung von *T. penetrans*. *Mitt Österr Ges Tropenmed Parasitol* 18:173–182
- Hughes RC (1940) The genus *Oochoristica* Luhe 1898. *Am Midl Nat* 23:368–381
- Jones EK, Clifford CM, Keirans JE, Kohls GM (1972) The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to the species of *Amblyomma* in the Western hemisphere. *Brigham Young Univ Sci Bull* XVII:1–40
- Khalil LF, Jones A, Bray RA (1994) Keys to the Cestode parasites of vertebrates. CAB International, Wallingford
- Klimpel S, Mehlhorn H, Heukelbach J, Feldmeier H, Mencke N (2005) Field trial of the efficacy of a combination of imidacloprid and permethrin against *Tunga penetrans* (sand flea, jigger flea) in dogs in Brazil. *Parasitol Res* 97:S113–S120. doi:10.1007/s00436-005-1454-z
- Klimpel S, Heukelbach J, Pothmann D, Rückert S (2010) Gastrointestinal and ectoparasites from urban stray dogs in Fortaleza (Brazil): high infection risk for humans? *Parasitol Res* 107:713–719. doi:10.1007/s00436-010-1926-7
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conserv Biol* 19:707–713. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x
- Labruna MB, Sanfilippo LF, Demetrio C, Menezes AC, Pinter A, Guglielmone AA, Silveira LF (2007) Ticks collected on birds in the state of São Paulo, Brazil. *Exp Appl Acarol* 43:147–160. doi:10.1007/s10493-007-9106-x
- Linardi PM, Guimaraes LR (2000) Sifonapteros do Brasil. FAPESP, Sao Paulo
- Luchetti A, Mantovani B, Trentini M (2005a) Rapid identification of non-neosomic *Tunga penetrans* and *Tunga trimacillata* (Insecta

- Siphonaptera) specimens through PCR-RFLP method. *B Insectol* 58:15–18
- Luchetti A, Mantovani B, Pampiglione S, Trentini M (2005b) Molecular characterisation of *Tunga trimamillata* and *T. penetrans* (Insecta, Siphonaptera, Tungidae): taxonomy and genetic variability. *Parasite* 12:123–129
- Meggitt FJ (1934) On some tapeworms from the bullsnake (*Pityopsis sayi*), with remarks on the species of the genus *Oochoristica* (Cestoda). *J Parasitol* 20:181–189
- Mehlhorn H, Piekarski G (2002) Grundriß der Parasitologie. Spektrum, Heidelberg
- Mittermeier RA, Myers N, Mittermeier CG (2000) Hotspots: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Conservation International, Washington
- Möcklinghoff L (2011) Der Große Ameisenbär. Dissertation, Zoologische Forschungsmuseum A. Koenig, University Bonn
- Mutlow AG, Dryden MW, Payne PA (2006) Flea (*Pulex simulans*) infestation in captive Giant Anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *J Zoo Wildl Med* 37:427–429
- Nagy N, Abari E, D'Haese J, Calheiros CM, Heukelbach J, Mencke N, Feldmeier H, Mehlhorn H (2007) Investigations on the life cycle and morphology of *Tunga penetrans* in Brazil. *Parasitol Res* 101:233–242. doi:10.1007/s00436-007-0683-8
- Nofs S, Abd-Eldaim M, Thomas KV, Toplon D, Rouse D, Kennedy M (2009) Influenza virus A (H1N1) in Giant Anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *Emerg Infect Dis* 15:1081–1083. doi:10.3201/eid1507.081574
- Oliver JH (1989) Biology and systematics of ticks (Acari: Ixodida). *Annu Rev Ecol Syst* 20:397–430
- Pampiglione S, Trentini M, Fioravanti ML, Onore G, Rivasi F (2002) A new species of *Tunga* (Insecta, Siphonaptera) from Ecuador. *Parassitologia* 44:127
- Pampiglione S, Fioravanti ML, Gustinelli A, Onore G, Rivasi F, Trentini M (2005) Anatomy of *Tunga trimamillata* Pampiglione et al., 2002 (Insecta, Siphonaptera, Tungidae) and developmental phases of the gravid female. *Parasite* 12:241–250
- Pampiglione S, Fioravanti ML, Gustinelli A, Onore G, Mantovani B, Luchetti AR, Trentini M (2009) Sand flea (*Tunga* spp.) infections in humans and domestic animals: state of the arts. *Med Vet Entomol* 23:172–186. doi:10.1111/j.1365-2915.2009.00807.x
- Pereira M, Szabo MPJ, Bechara GH, Matushima ER, Duarte JMB, Rechav Y, Fielden L, Keirans JE (2000) Ticks (Acari: Ixodidae) associated with wild animals in the Pantanal region of Brazil. *J Med Entomol* 37:979–983. doi:10.1603/0022-2585-37.6.979
- Pinto C, Dreyfus A (1927) *Tunga travassosi* n. sp. parasita de *Tatusia novemcinctus* do Brasil. *Bol Biol* 9:174–178
- Redford KH (1985) Feeding and food preference in captive and wild Giant anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *J Zool* 205:559–572. doi:10.1111/j.1469-7998.1985.tb03544.x
- Resh VH, Carde RT (2009) Encyclopedia of insects. Academic, Burlington
- Sambrook J, Russell DW (2001) Molecular cloning: a laboratory manual, 3rd edn. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor
- Shaw JH, Machado-Neto J, Carter TS (1987) Behavior of free-living anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *Biotropica* 19:255–259
- Szabo MPJ, Olegario MMM, Santos ALQ (2007) Tick fauna from two locations in the Brazilian savannah. *Exp Appl Acarol* 43(1):73–84. doi:10.1007/s10493-007-9096-8
- Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S (2007) MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol Biol Evol* 24:1596–1599. doi:10.1093/molbev/msm092
- Wagner J (1932) *Tunga bondari*, eine neue Art der Sandflöhe. *Novit Zool* 38:248–249
- Widmer C, Azevedo CC (2011) Tungiasis in a free-ranging jaguar (*Panthera onca*) population in Brazil. *Parasitol Res* 110:1311–1314. doi:10.1007/s00436-011-2625-8

Anlage 1

Erklärung über Anteile der Autoren/Autorinnen an den einzelnen Kapiteln der Promotionsarbeit

Titel der Publikation/ des Manuskripts:

Heukelbach J, Frank R, Ariza L, de Sousa Lopes I, de Assis e Silva A, Borges AC, Limongi JE, de Alencar CHM, Klimpel S (2012) High prevalence of intestinal infections and ectoparasites in dogs, Minas Gerais State (Southeast Brazil). Parasitology Research, 111(5):1913-1921

Was hat der/die Promovierende bzw. was haben die Co-Aut[ren/Autorinnen beigetragen# Name des/der jeweiligen
Autors/Autoren/Autorin*

(1) Entwicklung und Planung

Heukelbach: 5%; Frank: 50%; Ariza 5%; de Sousa Lopes 0%; de Assis e Silva: 0%; Borges: 0%, Limongi: 0%, de Alencar: 0%; Klimpel: 40%;

(2) Durchführung der einzelnen
Untersuchungen/ Experimente

Parasitologische Analyse (Frank); Statistische Analysen (Heukelbach, Frank)

(3) Erstellung der Daten-sammlung und
Abbildungen

Datensammlung (Heukelbach, Frank); Abbildung (Heukelbach, Frank, de Alencar); Tabellen (Frank)

(4) Analyse/Interpretation der Daten

Artidentifizierung (Frank); Interpretation (Heukelbach, Frank, Klimpel)

(5) übergeordnete Einleitung/
Ergebnisse/Diskussion

Heukelbach: 10%; Frank: 50%; Ariza 0%; de Sousa Lopes 5%; de Assis e Silva: 5%; Borges: 5%, Limongi: 5%, de Alencar: 5%; Klimpel: 15%

#Bei 2, 3 und 4 bitte kurze inhaltliche Angaben der jeweiligen Anteile, bei 1 und 5 reichen prozentuale Angaben

*Mehrfacheintragungen möglich

Als Autoren/Autorinnen werden solche Personen bezeichnet, die an der Arbeit in Bezug auf die genannten Punkte in einer Weise mitgewirkt haben, dass sie für die ausgewiesenen Passagen (mit) verantwortlich sind. Personen, die an der Arbeit mitgewirkt haben, jedoch nicht in diese Kategorie fallen, sollten in der Danksagung Erwähnung finden.

Datum/Ort

10.09.2015/Frankfurt am Main

Datum 10.09.2015

zustimmende Bestätigung der vorgenannten Angaben

Unterschrift Promovend/Promovendin

Unterschrift Betreuer/Betreuerin

High prevalence of intestinal infections and ectoparasites in dogs, Minas Gerais State (southeast Brazil)

Jörg Heukelbach · Raphael Frank · Liana Ariza ·
Íris de Sousa Lopes · Alcides de Assis e Silva ·
Ana Cláudia Borges · Jean Ezequiel Limongi ·
Carlos Henrique Morais de Alencar · Sven Klimpel

Received: 19 June 2012 / Accepted: 27 June 2012
© Springer-Verlag 2012

Abstract In the present study, 155 dogs euthanized by the Zoonotic Disease Unit of Uberlândia in Minas Gerais State (Southeast Brazil) were autopsied. Ectoparasites were collected, and the intestinal content of dogs was systematically examined for the presence of helminthic parasites. In total, we isolated 5,155 metazoan parasites of eight species (three intestinal helminth species, five ectoparasite species). The cestode *Dipylidium caninum* was present in 57 dogs (36.8 %), the nematodes *Ancylostoma caninum* in 30 (19.4 %) and *Toxocara canis* in 24 (15.5 %), respectively. Among the ectoparasites, 139 (89.7 %) dogs were infested with *Rhipicephalus sanguineus*, 115 (74.2 %) with *Ctenocephalides felis*, 5 (3.2 %) with *Tunga penetrans* and one specimen (0.7 %) with *Amblyomma cajennense*, while

myiasis was found in one dog (0.7 %). In logistic regression analysis, young age (adjusted odds ratio 5.74; 95 % confidence interval 1.18–27.85) and male sex (3.60; 1.24–10.40) were significantly associated with toxocarosis, and crossbreed dogs (8.20; 1.52–44.31), with dipylidiasis. Male (2.23; 1.12–4.43) and crossbreed dogs (5.17; 1.17–22.83) had also a significant higher number of concomitant parasitoses. Spatial distribution of dogs by neighbourhood identified high-risk areas. Our systematic study shows that dogs in Uberlândia carry a high number of parasites which may cause zoonotic diseases in humans; therefore, further specific evidence-based intervention measures are needed.

J. Heukelbach · L. Ariza · C. H. M. de Alencar
Department of Community Health, School of Medicine,
Federal University of Ceará,
Fortaleza, Ceará, Brazil

J. Heukelbach
Anton Breinl Centre for Tropical Medicine and Public Health,
School of Public Health, Tropical Medicine and Rehabilitation
Sciences, James Cook University,
Townsville, Queensland, Australia

R. Frank · S. Klimpel (✉)
Biodiversity and Climate Research Centre (BiK-F),
Medical Biodiversity and Parasitology, Senckenberg Gesellschaft
für Naturforschung (SGN), Institute for Ecology,
Evolution and Diversity, Goethe-University (GO),
Frankfurt am Main, Germany
e-mail: sven.klimpel@senckenberg.de

Í. de Sousa Lopes · A. de Assis e Silva · A. C. Borges ·
J. E. Limongi
Department of Public Health,
Centre of Control of Zoonotic Disease,
Uberlândia, Minas Gerais, Brazil

Introduction

As dogs are living close to humans, they serve as an important reservoir for a series of zoonotic diseases of public health importance. Usually, in stray dogs, prevalence and parasite load of parasitic diseases are high, such as toxocarosis, leading to visceral larva migrans in humans, ancylostomiasis causing cutaneous larva migrans, and leishmaniasis (Ramos-E-Silva and de Moura Castro Jacques 2002; Blazius et al. 2005; Ugbomoiko et al. 2008; Heukelbach and Hengge 2009). In addition, dogs may harbour a variety of ectoparasites serving as vectors or transmitter for a range of bacterial and parasitic diseases. More than 250 zoonoses have been described worldwide, caused by a wide variety of pathogens (Glaser et al. 2000; Moriello 2003). The vast majority of zoonotic reservoir species are mammals, and most are domestic livestock, carnivores and rodents (e.g. Moriello 2003; Pedersen et al. 2005; Traub et al. 2005; Klimpel et al. 2007a, b, 2010). In this case, dogs play a pivotal role as definitive or reservoir hosts for many zoonotic parasites, especially in low income countries and also socio-economically disadvantaged

communities in middle and high income countries (Traub et al. 2002, 2005; Salb et al. 2008; Klimpel et al. 2010).

The Brazilian dog population has been estimated to amount 28 million, with about 80 % stray dogs (Stevenson 2004). This high number of stray dogs has been attributed to climate conditions and the availability of garbage and food scattered in the streets (e.g. Katagiri and Oliveira-Sequeira 2008). In contrast to this zoonotic potential, there are only few systematic studies available on the prevalence of intestinal helminths and ectoparasites in Brazilian dogs (Klimpel et al. 2010). A recent study in northeast Brazil has shown that *Ancylostoma caninum*, *Dipylidium caninum*, *Rhipicephalus sanguineus*, *Heterodoxus spiniger* and *Ctenocephalides canis* were highly prevalent in dogs euthanized and autopsied at the zoonotic control unit of the city (Klimpel et al. 2010). Here, we present more comprehensive data from a distinct region in Southeast Brazil. The results show that parasitic diseases with zoonotic potential were common, but that the parasite fauna was different from northeast Brazil.

Material and methods

Study area

The present study was carried out in Uberlândia City, located in Brazil's savannah region in Minas Gerais State. The city has a population of about 600,000 inhabitants. The climate is predominantly subtropical with two well-defined seasons, a dry winter (May through September) and a rainy summer (October through April). The mean annual temperature and precipitation are 22 °C and 1.650 mm, respectively. Stray dogs are very common in the city, and the Centre of Control of Zoonotic Disease, run by the city council of Uberlândia, is performing activities to control zoonotic diseases, such as regular capture of stray dogs, anti-rabies mass vaccination and diagnosis of visceral leishmaniasis. The present study was done at the Centre of Control of Zoonotic Diseases where the captured dogs are accommodated and euthanized within 2 days if they are not claimed or adopted or if infected with *Leishmania* spp. or other agents causing incurable diseases.

Examination for parasites

During October and November 2010, we examined a total of 155 dogs scheduled for euthanization at routine services. Weight, sex, head-torso length, tail length, approximate age (comparison of dentition), race and condition of nutrition of dogs were recorded. The dogs were systematically examined for ectoparasites and intestinal helminths by analysing the body surface and intestinal content. Ectoparasites (fleas,

lice, maggots, ticks) were looked for by examination of ears, coats, skin, nostrils, interdigital spaces and perianal regions. If present, wounds were rinsed with sodium chloride solution (0.9 %), and present maggots were collected. For species determination, chitinous ectoparasites were macerated in 10 % potassium hydroxide (KOH) solution over 12 h or heated for 1 h in the solution, dehydrated and mounted in Canada balsam. Tissue of inflamed or abnormal changed skin areas was scraped off, dispersed in petri dish with sodium chloride solution (0.9 %) and later checked for mites under the binocular microscope (wild, type M3).

In a next step, the body cavities were opened, and the entire intestinal tract was removed. The intestinal tract was separated from surrounding fat tissue and placed in plastic dishes containing physiological saline solution. Subsequently, the intestine was opened by a longitudinal cut and examined for intestinal helminthes (Fig. 1). Isolated parasites were stored in a first step in physiological saline solution and, after examination, were fixed in 4 % borax-buffered formalin and preserved in 70 % ethanol/5 % glycerine. For identification, nematodes were dehydrated in a graduated ethanol series and transferred to 100 % glycerine (Riemann 1988). Cestodes were stained with acetic carmine (Mayer-Schuberg's staining solution), dehydrated, cleared with eugenol or creosote and mounted in Canada balsam (Palm 2004).

Data entry and analysis

Data were entered into an excel spreadsheet and analysed using Stata version 11 (Stata Corporation, College Station, USA). Categorical data were compared by Fisher's exact test. Logistic regression analysis was performed including sex, age, dog breed, weight, area of capture (urban vs. rural/semi-urban) and stray dog (yes/no). Descriptive thematic maps of the prevalence of positive dogs were produced with ArcGis 9.3 software (Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA) (Figs. 3, 4 and 5).



Fig. 1 Typical abundant nematode parasite species (*T. canis*) in the intestine of an analysed dog, scale bar 3 cm

Results

Of the total of 155 dogs examined, 85 (54.8 %) were males, and 70 (45.2 %), females. Most dogs were adults of >6 months ($n=146$; 94.2 %), crossbreed ($n=135$; 87.1 %) and lived in peri-urban/rural areas ($n=110$; 71 %). One hundred and thirty-two (85.2 %) were captured on the streets of Uberlândia by the Centre of Control of Zoonotic Diseases, and the remaining were donated to the Centre.

We isolated a total 5,155 parasites of eight species (three intestinal helminth species and five ectoparasite species). Details of prevalence and parasite load are presented in Table 1. The cucumber tapeworm *D. caninum* was present in 37.0 % of the investigated dogs, followed by the nematodes *A. caninum* and *Toxocara canis* (Fig. 1). The brown dog tick *R. sanguineus* and the dog flea *Ctenocephalides felis* were very frequent, whereas the sand flea *Tunga penetrans* and the Cayenne tick *Amblyomma cajennense* were found less commonly. Myiasis was found in one dog. Among those infected, 127 (84.6 %) harboured at least two parasite species. Only 5 (3.2 %) dogs were not infected with any parasite.

The prevalence and distribution of helminth parasites, stratified by age of dogs, is depicted in Fig. 2. In general, *T. canis* was the most common infection in puppies, decreasing with age. On the other hand, prevalence of *D. caninum* increased with age, peaking in the 1–5 years age group. *A. caninum* also showed increasing with age, but not as remarkable as *D. caninum* (Fig. 2).

Logistic regression analysis of factors associated with three or more parasites species and with specific parasite species is shown in Tables 2 and 3. Due to the low prevalence of tungiasis, myiasis and infestation with *A. cajennense*, these parasitic diseases were not included in multivariable analysis as a single species. Significant factors independently associated with a specific infection included young age and male sex in the case of toxocariasis. In

addition, crossbreed dogs had a significant higher chance of dipylidiasis. Male and crossbreed dogs had also a significant higher prevalence of parasitoses (Tables 2 and 3).

Descriptive spatial analysis identified some neighbourhoods with a higher prevalence, scattered throughout the municipality (Figs. 3, 4 and 5). These areas coincided with neighbourhoods of lower socio-economical status.

Discussion

Our study encountered a high frequency of parasites in dogs of a major city in Central Brazil. Most parasite species identified can cause zoonotic diseases and pose a risk for human health. The most common intestinal helminthiasis encountered was dipylidiasis, followed by ancylostomiasis and toxocariasis, while ectoparasites were also extremely common. Almost all dogs harboured at least one parasite species. Previous studies have shown that in northeastern, middle and southern parts of Brazil, most dogs were infected with the cestode *D. caninum*, the nematodes *T. canis*, *A. caninum*, *Dirofilaria immitis* (dog heartworm) and *Acanthocheilonema reconditum*, as well as the ectoparasites *C. canis* and *R. sanguineus* (Blazius et al. 2005; Dantas-Torres 2008a; Katagiri and Oliveira-Sequeira 2008; Klimpel et al. 2010).

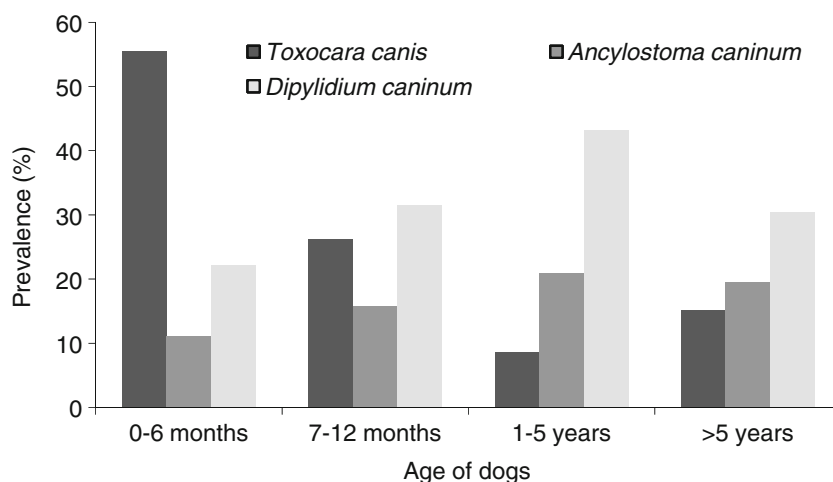
D. caninum is a tapeworm of worldwide distribution, transmitted by fleas, such as *C. canis* and *C. felis* that serve as intermediate hosts (Pugh 1987). The dogs ingest fleas infected with cysticercoid larvae, and the adult worms develop in the intestine. Accidental human infections occur mainly in children, after ingestion of fleas while playing with infected dogs (Dantas-Torres 2008b). In most cases, human infections are asymptomatic, but abdominal discomfort, diarrhoea and anal pruritus may occur. In Brazil, human cases have been described (Lemos and Oliveira 1985).

Table 1 Parasitological data of the isolated parasite species of the 155 examined dogs

	<i>n</i> Dogs/P (%)	Intensity	<i>mI</i> (SD)
Endoparasites			
<i>Dipylidium caninum</i> (C)	57/36.8	1–40	12.47 (10.3)
<i>Ancylostoma caninum</i> (N)	30/19.4	1–62	9 (12.6)
<i>Toxocara canis</i> (N)	24/15.5	1–51	7.54 (10.5)
Ectoparasites			
<i>Rhipicephalus sanguineus</i> (T)	139/89.7	1–139	14.63 (25.9)
<i>Amblyomma cajennense</i> (T)	1/0.7	1	1
<i>Ctenocephalides canis</i> (F)	115/74.2	1–350	16.87 (41.6)
<i>Tunga penetrans</i> (F)	5/3.2	1–3	1.8 (1.1)
Dogs infected with ectoparasites	148/95.4	–	–
Dogs infected with endoparasites	87/56.1	–	–
Dogs infected with any parasite species	150/96.8	–	–

n number of dogs with parasite species, *I*, *P* prevalence, *mI* mean intensity, *SD* standard deviation, *C* cestoda, *N* nematoda, *T* ticks, *F* fleas

Fig. 2 Prevalence of intestinal helminths in dogs, stratified by age group ($n=155$)



The prevalence of dipylidiasis in dogs varies considerably from one setting to another, even within the same country. The prevalence of 37.0 % found in our study was slightly lower than the prevalence of 46.0 % described in a recent study from Fortaleza, a capital city in northeast Brazil (Klimpel et al. 2010), and to 44.0 % in a South African study (Minnaar et al. 2002). The Brazilian study was also performed in dogs euthanized at the municipal zoonotic diseases control unit. On the other hand, some studies reported considerably higher prevalences, such as Dalimi et al. (2006) in Iran (38.5 %), Eguia-Aguilar et al. (2005) in Mexico (60 %) and Xhaxhiu et al. (2011) in Albania (66 %). In contrast, studies from south Brazil (Oliveira-Sequeira et al. 2002), Mexico (Rodriguez-Vivas et al. 2011), Venezuela (Ramirez-Barrios et al. 2004), Thailand (Inpankaew et al. 2007) and Nigeria (Ugbomoiko et al. 2008; Sowemimo 2009; Okoye et al. 2011) have identified lower prevalences, ranging from 0.7 to 9.1 %. The higher frequency of *D. caninum* observed in our study may be due to the fact that autopsies are a significantly more sensitive diagnostic method than faecal examinations (as performed in most other studies), but also indicates that the investigated stray dogs in Uberlândia and Fortaleza harboured a large number of infected fleas. Usually, faecal samples are collected from the rectum of animals or after spontaneous excretion,

which shows with the exception of *Ancylostoma* spp. negligible sensitivity. Thus, this method is not adequate to estimate the parasite fauna of dogs (Klimpel et al. 2010). In our study, the infection rate of intermediate hosts (fleas and lice) was not assessed due to logistic reasons, and thus the risk for human populations could not be assessed directly.

In humans, cutaneous larva migrans is a parasitic skin disease, caused by the penetration of cat and dog helminth larvae in the epidermis of humans (Heukelbach et al. 2004b; Heukelbach and Feldmeier 2008; Heukelbach and Hengge 2009), such as the nematode species *Amblyomma brasiliense* and *A. caninum*. Human infestation occurs via skin contact with soil contaminated by dog and cat faeces. Humans are accidental hosts, and the larvae cannot complete their life cycle. As a consequence, the larvae migrate in the epidermis causing the characteristic sign of a creeping eruption, with an extremely severe pruritus (Heukelbach et al. 2004b). Occasionally, larvae migrate in the lungs and cause eosinophilic pneumonia (Loeffler's syndrome) (Butland and Coulson 1985; Miraglia del Giudice et al. 2002).

Cutaneous larva migrans is the most common skin problem in tourists returning from tropical and subtropical areas (Caumes et al. 1995; Heukelbach et al. 2007). In an urban

Table 2 Logistic regression analysis of factors associated with ectoparasite infections in dogs ($n=155$)

	Adjusted odds ratio (95 % CI); p value		
	≥ 3 parasite infections	<i>Rhipicephalus sanguineus</i>	<i>Ctenocephalides canis</i>
Male sex	2.23 (1.12–4.43), $p=0.02$	1.21 (0.42–3.49), $p=0.73$	1.79 (0.82–3.93), $p=0.14$
Age of ≤ 6 months	2.30 (0.49–10.75), $p=0.29$	–	0.58 (0.10–3.29), $p=0.54$
Weight (kg)	1.00 (0.94–1.05), $p=0.85$	1.06 (0.97–1.17), $p=0.21$	0.94 (0.88–1.00), $p=0.04$
Rural or semi-urban area	1.23 (0.55–2.75), $p=0.62$	0.48 (0.11–2.04), $p=0.32$	1.04 (0.42–2.57), $p=0.93$
Stray dog	2.69 (0.89–8.12), $p=0.08$	1.01 (0.18–5.65), $p=0.99$	2.10 (0.71–6.25), $p=0.18$
Crossbreed	5.17 (1.17–22.83), $p=0.03$	4.02 (0.59–27.33), $p=0.16$	2.63 (0.77–9.04), $p=0.12$

CI confidence intervals, p probability

Table 3 Logistic regression analysis of factors associated with helminth infections in dogs ($n=155$) CI confidence intervals, p probability

	Adjusted odds ratio (95 % CI); p value		
	<i>Dipylidium caninum</i>	<i>Ancylostoma caninum</i>	<i>Toxocara canis</i>
Male sex	1.30 (0.66–2.59), $p=0.45$	1.58 (0.68–3.64), $p=0.29$	3.60 (1.24–10.40), $p=0.02$
Age ≤ 6 months	0.44 (0.08–2.34), $p=0.34$	0.65 (0.07–5.86), $p=0.70$	5.74 (1.18–27.85), $p=0.03$
Weight (kg)	1.02 (0.97–1.07), $p=0.53$	1.03 (0.96–1.09), $p=0.43$	0.93 (0.85–1.02), $p=0.14$
Rural or semiurban area	1.64 (0.70–3.76), $p=0.26$	2.29 (0.77–6.82), $p=0.14$	1.35 (0.43–4.20), $p=0.61$
Stray dog	0.74 (0.26–2.12), $p=0.57$	1.22 (0.30–4.88), $p=0.78$	1.42 (0.32–6.26), $p=0.64$
Crossbreed	8.20 (1.52–44.31), $p=0.01$	1.22 (0.30–4.88), $p=0.78$	1.33 (0.12–14.98), $p=0.82$

slum in northeast Brazil with a high dog population, a population-based study has shown a point prevalence of 3.1 % during rainy season (Heukelbach et al. 2004b). *A. caninum* infection was found in about one fifth of the dogs, but other hookworm species that may cause cutaneous larva migrans in humans, such as *A. brasiliense* or *Uncinaria stenocephala*, were not identified. In contrast, in the Fortaleza study, prevalence of *A. caninum* was 95.7 % and assigned *A. caninum* as eudominant parasite species in the

investigated dog population (Klimpel et al. 2010). The species forms a core species according to the system of Zander (1997). The present findings indicate also lower prevalence than in previous studies from India where 72.0 and 89.0 % were found (Traub et al. 2005), but clearly higher than in a study from south Brazil (5.5 %) (Oliveira-Sequeira et al. 2002). In a study from Nigeria, prevalence of ancylostomiasis was 37.5 % (Ugbomoiko et al. 2008). *T. canis* is a nematode of worldwide distribution, typically infecting

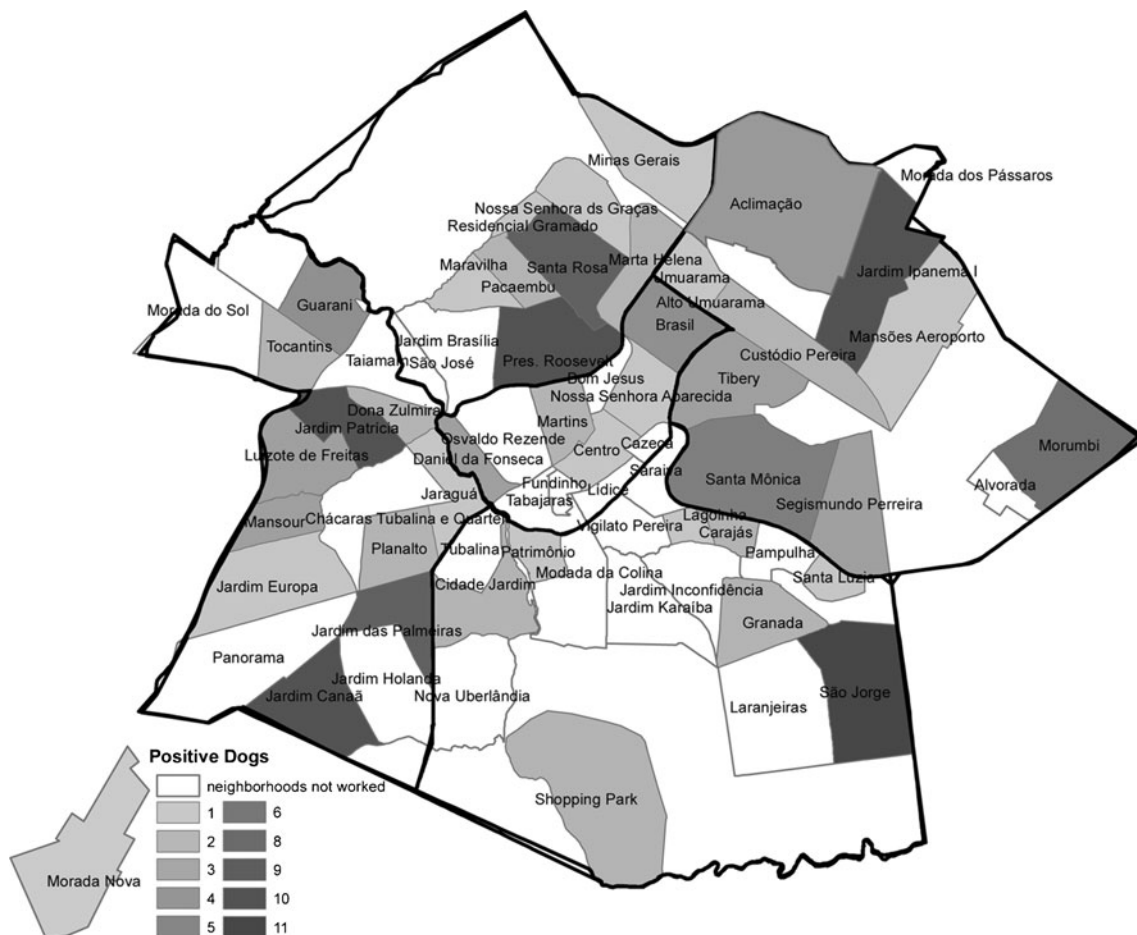


Fig. 3 Spatial distribution of infected dogs (ectoparasites and helminths) by neighbourhood. Different shades of grey indicate the number of infected dogs in the districts of the investigated area

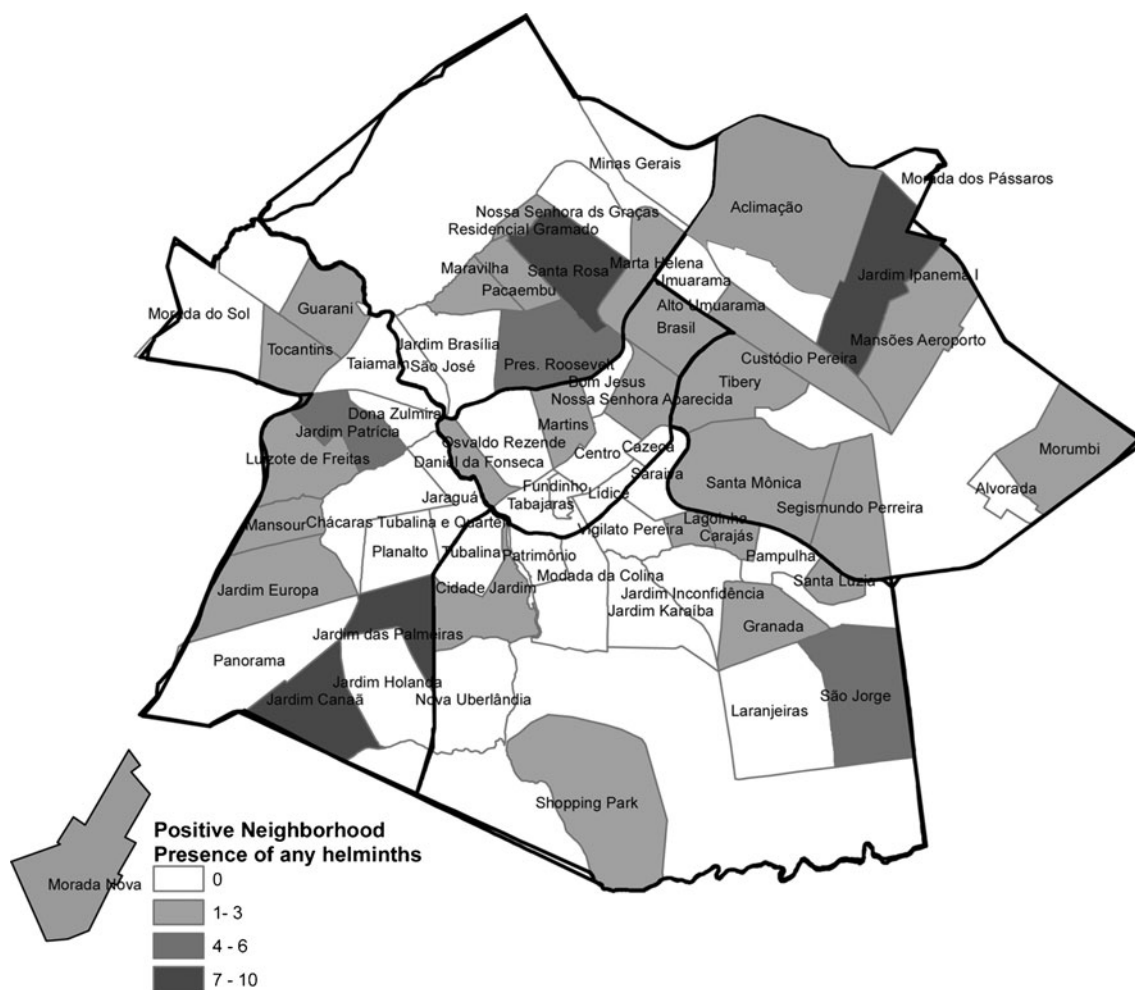


Fig. 4 Spatial distribution of dogs with helminths by neighbourhood. Different shades of grey indicate the number of infected dogs in the districts of the investigated area

dogs. Eggs are usually found in soil contaminated by animal faeces, in water or on the skin of infected animals. Human infections occur via accidental ingestion of eggs and cause visceral larva migrans. The syndrome is more common in toddlers and small children. After ingestion of eggs, the larvae migrate through various tissues and organs, including the liver and lungs. Severity of symptoms is defined by the number of larvae and the type of organs affected. In some occasions, parasitism of the central nervous system and the eyes may occur (ocular larva migrans), leading eventually to blindness. Public places, children playgrounds and sandboxes are often contaminated, imposing a risk for human infection (Anaruma Filho et al. 2002; Capuano and Rocha 2005). Seroprevalence of toxocariasis in Brazilian schoolchildren has been determined to be 24.0–39.0 % in São Paulo (Alderete et al. 2003). The decrease of the prevalence of toxocariasis with increasing age of the dog observed in our study has been described previously and attributed to the transmission pattern of toxocariasis in contrast to other helminths, such as hookworm infections (Ugbomoiko et

al. 2008). Transmission occurs via transplacental and transmammmary routes, and after repeated exposures, the dogs may develop acquired immunity (Eckert et al. 2008). Additional larva can reach muscle tissue via somatic migration or passive via blood flow and rest there for several years (Wehrend 2007). Gravidity and connected hormonal changes reactivate infectious larva, leading to autoinfection and lactogenic infection (Stoye 1973). This indicates the higher risk of contact with puppies for human infection. In the case of dypilidiasis, transmission only occurs via intermediate hosts and thus increases with age.

Fleas are blood-feeding ectoparasites causing allergic reactions and pruritus, but also serve as vectors for helminths, such as the cestodes *Hymenolepis diminuta*, *Hymenolepis nana* and *D. caninum*. These intestinal parasites accidentally infect humans, and the infections, thus, can be considered zoonotic diseases (e.g. Mehlhorn and Armstrong 2001). In our study, fleas were extremely common, but due to logistic reason, the infection status of the ectoparasites could not be assessed. *Rhipicephalus* ticks

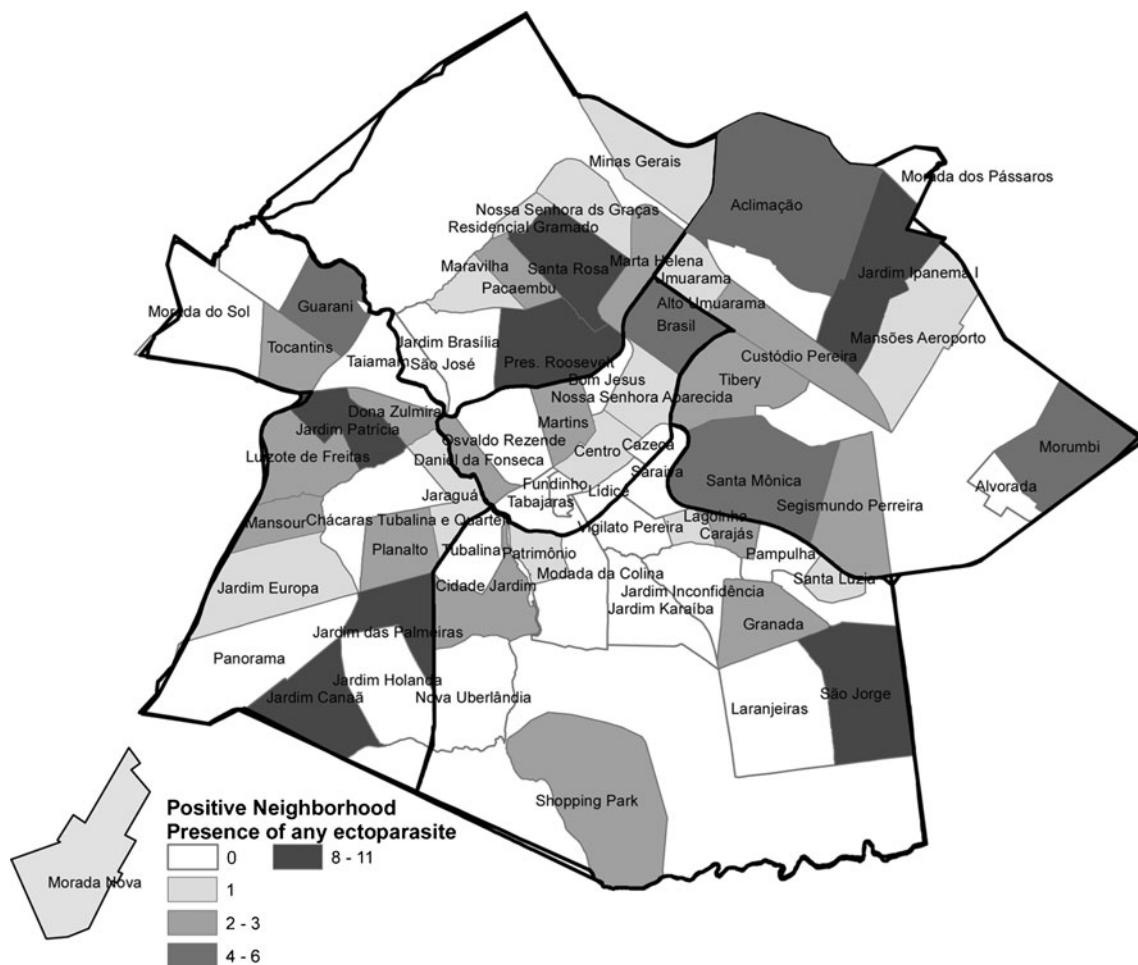


Fig. 5 Spatial distribution of dogs with ectoparasites by neighbourhood. Different shades of grey indicate the number of infected dogs in the districts of the investigated area

were also extremely common, whereas *A. cajennense* was found in only one dog, and no lice were detected.

Our results and results of prevalences from the study in Fortaleza by Klimpel et al. (2010) show agreement with a similar study carried out in Uberlândia (Szabó et al. 2010). Similar studies in Europe (Gilot et al. 1990) exhibited *R. sanguineus* as the dominant species in dog populations.

Several tick species, such as *Amblyomma* spp., *Ixodes* spp. and *R. sanguineus*, may transmit zoonotic agents, such as *Rickettsia rickettsii* (Pinter et al. 2008), *Borrelia burgdorferi* (Mantovani et al. 2007) and *Babesia* spp. (Duh et al. 2004; Keller et al. 2004; Matjila et al. 2004, 2005; Földvári et al. 2005). In Brazil, *R. sanguineus* is involved in the transmission of at least nine pathogens affecting dogs (Dantas-Torres 2008b). Similar to fleas, ticks were not further examined for their infection status. The zoonotic potential of the ectoparasites for the transmission of these diseases in dogs and humans clearly needs to be determined in future studies.

O'Dwyer et al. (2001) carried out a study in several rural areas of Brazil and encountered a prevalence of *A.*

cajennense in dogs of up to 43.0 %. On the other hand, the study of Szabó et al. (2010) from Uberlândia, in a similar setting, confirmed prevalence of *A. cajennense* below 0.5 % from urban dogs.

T. penetrans is another blood-feeding flea occurring in Latin America, the Caribbean and sub-Saharan Africa. The female fleas penetrate permanently into the skin of their hosts, which include a variety of mammal species and humans. Mainly in slums of endemic regions, prevalence, parasite load and morbidity are high. For example, in a study in northeast Brazil, the prevalence in humans was 33.0 % in an urban slum built on a sand dune and 50.0 % in a resource-poor rural community (Wilcke et al. 2002; Heukelbach et al. 2005). Tungiasis is a zoonotic disease, and in these areas, dogs, cats but also rats are commonly infested (Heukelbach et al. 2004a; Ugbomoiko et al. 2008). In our study, prevalence of tungiasis was relatively low. This may be explained by environmental conditions and the fact that most dogs were captured in rural areas where *T. penetrans* does not encounter ideal conditions for proliferation due to the need of development of premature off-host stages.

Heukelbach et al. (2004a) attributed sandy soils, close contact to potential vectors (e.g. dogs and cats) and general human behaviour to favour transmission of *T. penetrans*. Our urban sampling area composed of urban area with comparatively high living standard.

In comparison to a similar study taken in Fortaleza (Klimpel et al. 2010), partial analogy of parasite species composition is noted. The intestinal parasites *D. caninum*, *A. caninum* and *T. canis* were found in both studies. Distribution of *D. caninum* spreads worldwide and is a common intestinal parasite of dogs and cats (Eckert et al. 2008). Prevalences of 45.7 % (Klimpel et al. 2010) and 36.8 % (own data) of *D. caninum* indicate the species as eudominant (Zander 1997). In both studies, prevalences of suitable intermediate hosts (*C. felis* and *C. canis* in Uberlândia, *C. felis* and *H. spiniger* in Fortaleza) were eudominant, whereby infection of *D. caninum* was in principle possible.

In conclusion, our study shows that parasites were extremely common in the euthanized animals. Parasite fauna was different to previous studies performed in other areas of Brazil. Inspection of euthanized animals can be used as an indicator of endemic zoonotic diseases and to assess the potential risk for human disease. Analysis of spatial distribution of infected dogs helps in the planning of specific intervention measures.

Acknowledgments We thank the Centro de Control de Zoonoses/Uberlândia and the Universidade Federal do Ceará/Fortaleza for the help and support. JH is research fellow from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/Brazil). LA received a scholarship from FUNCAP/Brazil (Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico). This study was supported by a “Projeto Universal” grant from CNPq. The present study was financially supported by the research funding programme “Landes-Offensive zur Entwicklung Wissenschaftlich-ökonomischer Exzellenz” (LOEWE) of Hesse’s Ministry of Higher Education, Research and the Arts.

Declaration

We declare that the conducted study comply with the Brazilian laws.

References

- Alderete J, Jacob C, Pastorino AC, Elefant GR, Castro APM, Fomin ABF, Chieffi PP (2003) Prevalence of *Toxocara* infection in schoolchildren from the Butantã region, São Paulo, Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 98:593–597. doi:10.1590/S0074-02762003000500002
- Anaruma Filho F, Chieffi PP, Correa CRS, Camargo ED, Silveira EP, Aranha JJB, Ribeiro MCSA (2002) Human toxocarosis: a seroepidemiological survey in the municipality of Campinas (SP), Brazil. *Rev Inst Med Trop Sao Paulo* 44:303–307. doi:10.1590/S0036-46652002000600002
- Blazius RD, Emerick S, Prophiro JS, Romão PRT, Silva OS (2005) Occurrence of protozoa and helminths in faecal samples of stray dogs from Itapema City, Santa Catarina. *Rev Soc Bras Med Trop* 38:73–74. doi:10.1590/S0037-86822005000100018
- Butland R, Coulson I (1985) Pulmonary eosinophilia associated with cutaneous larva migrans. *Thorax* 40:76–77
- Capuano DM, Rocha GM (2005) Environmental contamination by *Toxocara* sp. eggs in Ribeirão Preto, São Paulo State, Brazil. *Rev Inst Med Trop Sao Paulo* 47:223–226
- Caumes E, Carrière J, Guernonprez G, Bricaire F, Danis M, Gentilini M (1995) Dermatoses associated with travel to tropical countries: a prospective study of the diagnosis and management of 269 patients presenting to a tropical disease unit. *Clin Infect Dis* 20:542–548. doi:10.1093/clinids/20.3.542
- Dalimi A, Sattari A, Motamedi G (2006) A study on intestinal helminths of dogs, foxes and jackals in the western part of Iran. *Vet Parasitol* 142:129–133. doi:10.1016/j.vetpar.2006.06.024
- Dantas-Torres F (2008a) The brown dog tick, *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) (Acari: Ixodidae): From taxonomy to control. *Vet Parasitol* 152:173–185. doi:10.1016/j.vetpar.2007.12.030
- Dantas-Torres F (2008b) Canine vector-borne diseases in Brazil. *Parasit Vectors* 1:1–17
- Duh D, Tozon N, Petrovec M, Strasek K, Avsic-Zupanc T (2004) Canine babesiosis in Slovenia: molecular evidence of *Babesia canis canis* and *Babesia canis vogeli*. *Vet Res* 35:363–368. doi:10.1051/vetres:2004018
- Eckert J, Friedhoff KT, Zahner H, Deplazes P (2008) *Lehrbuch der Parasitologie für die Tiermedizin*. Enke, Stuttgart
- Eguia-Aguilar P, Cruz-Reyes A, Martinez-Maya JJ (2005) Ecological analysis and description of the intestinal helminths present in dogs in Mexico City. *Vet Parasitol* 127:139–146. doi:10.1016/j.vetpar.2004.10.004
- Földvári G, Hell E, Farkas R (2005) *Babesia canis canis* in dogs from Hungary: detection by PCR and sequencing. *Vet Parasitol* 127:221–226. doi:10.1016/j.vetpar.2004.10.016
- Gilot B, Laforge M, Pichot J, Raoult D (1990) Relationships between the *Rhipicephalus sanguineus* complex ecology and Mediterranean spotted fever epidemiology in France. *Eur J Epidemiol* 6:357–362. doi:10.1007/BF00151708
- Glaser C, Lewis P, Wong S (2000) Pet-, animal-, and vector-borne infections. *Pediatr Rev* 21:219–232. doi:10.1542/pir.21-7-219
- Heukelbach J, Costa A, Wilcke T, Mencke N, Feldmeier H (2004a) The animal reservoir of *Tunga penetrans* in severely affected communities of north-east Brazil. *Med Vet Entomol* 18:329–335. doi:10.1111/j.0269-283X.2004.00532.x
- Heukelbach J, Feldmeier H (2008) Epidemiological and clinical characteristics of hookworm-related cutaneous larva migrans. *Lancet Infect Dis* 8:302–309. doi:10.1016/S1473-3099(08)70098-7
- Heukelbach J, Gomide M, Araújo F Jr, Pinto NSR, Santana RD, Brito JRM, Feldmeier H (2007) Cutaneous larva migrans and tungiasis in international travelers exiting Brazil: an airport survey. *J Travel Med* 14:374–380. doi:10.1111/j.1708-8305.2007.00156.x
- Heukelbach J, Hengge UR (2009) Bed bugs, leeches and hookworm larvae in the skin. *Clin Dermatol* 27:285–290. doi:10.1016/j.clindermatol.2008.10.008
- Heukelbach J, Wilcke T, Feldmeier H (2004b) Cutaneous larva migrans (creeping eruption) in an urban slum in Brazil. *Int J Dermatol* 43:511–515. doi:10.1111/j.1365-4632.2004.02152.x
- Heukelbach J, Wilcke T, Winter B, Feldmeier H (2005) Epidemiology and morbidity of scabies and pediculosis capitis in resource-poor communities in Brazil. *Br J Dermatol* 153:150–156. doi:10.1111/j.1365-2133.2005.06591.x
- Inpankaew T, Traub R, Thompson RC, Sukthana Y (2007) Canine parasitic zoonoses in Bangkok temples. *Southeast Asian J Trop Med Public Health* 38:247–255
- Katagiri S, Oliveira-Sequeira TC (2008) Prevalence of dog intestinal parasites and risk perception of zoonotic infection by dog owners in São Paulo State, Brazil. *Zoonoses Public Health* 55:406–413. doi:10.1111/j.1863-2378.2008.01163.x
- Keller N, Jacobson LS, Nel M, Clerq M, Thompson PN, Schoeman JP (2004) Prevalence and risk factors of hypoglycemia in virulent canine babesiosis. *J Vet Intern Med* 18:265–270. doi:10.1111/j.1939-1676.2004.tb02544.x

- Klimpel S, Förster M, Schmahl G (2007a) Parasite fauna of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in an urban region of Germany: reservoir host of zoonotic metazoan parasites? *Parasitol Res* 102:69–75. doi:10.1007/s00436-007-0725-2
- Klimpel S, Förster M, Schmahl G (2007b) Parasites of two abundant sympatric rodent species in relation to host phylogeny and ecology. *Parasitol Res* 100:867–875. doi:10.1007/s00436-006-0368-8
- Klimpel S, Heukelbach J, Pothmann D, Rückert S (2010) Gastrointestinal and ectoparasites from urban stray dogs in Fortaleza (Brazil): high infection risk for humans? *Parasitol Res* 107:713–719. doi:10.1007/s00436-010-1926-7
- Lemos CH, Oliveira CR (1985) Infestação humana pelo *Dipylidium caninum* [Human infection with *Dipylidium caninum*]. *Rev Soc Bras Med Trop* 18:267–268
- Mantovani E, Costa I, Gauditano G, Bonoldi V, Higuchi M, Yoshinari N (2007) Description of Lyme disease-like syndrome in Brazil: is it a new tick borne disease or Lyme disease variation? *Braz J Med Biol Res* 40:443–456. doi:10.1590/S0100-879X2006005000082
- Matjila P, Penzhorn B, Bekker C, Nijhof A, Jongejan F (2004) Confirmation of occurrence of *Babesia canis vogeli* in domestic dogs in South Africa. *Vet Parasitol* 122:119–125. doi:10.1016/j.vetpar.2004.03.019
- Matjila TP, Nijhof AM, Taoufik A, Houwers D, Teske E, Penzhorn BL, Lange T, Jongejan F (2005) Autochthonous canine babesiosis in The Netherlands. *Vet Parasitol* 131:23–29. doi:10.1016/j.vetpar.2005.04.020
- Mehlhorn H, Armstrong PM (2001) Encyclopedic reference of parasitology: diseases, treatment, therapy. Springer, Berlin, Heidelberg
- Minnaar WN, Kreczek RC, Fourie LJ (2002) Helminths in dogs from a peri-urban resource-limited community in Free State Province, South Africa. *Vet Parasitol* 107:343–349. doi:10.1016/S0304-4017(02)00155-3
- Miraglia del Giudice M, De Luca M, Capristo C (2002) Probiotics and atopic dermatitis. A new strategy in atopic dermatitis. *Dig Liver Dis* 34:68–71. doi:10.1016/S1590-8658(02)80169-4
- Moriello KA (2003) Zoonotic skin diseases of dogs and cats. *Anim Health Res Rev* 4:157–168. doi:10.1079/AHRR200355
- O'Dwyer LH, Massard CL, de Souza JC Pereira (2001) Hepatozoon canis infection associated with dog ticks of rural areas of Rio de Janeiro State, Brazil. *Vet Parasitol* 94:143–150. doi:10.1016/S0304-4017(00)00378-2
- Okoye IC, Obiezue NR, Okorie CE, Ofoezie IE (2011) Epidemiology of intestinal helminth parasites in stray dogs from markets in south-eastern Nigeria. *J Helminthol* 85:415–420. doi:10.1017/S0022149X10000738
- Oliveira-Sequeira T, Amarante A, Ferrari T, Nunes L (2002) Prevalence of intestinal parasites in dogs from São Paulo State, Brazil. *Vet Parasitol* 103:19–27. doi:10.1016/S0304-4017(01)00575-1
- Palm HW (2004) The trypanorhyncha diesing, 1863. PKSPL-IPB Press, Bogor
- Pedersen AB, Altizer S, Poss M, Cunningham AA, Nunn CL (2005) Patterns of host specificity and transmission among parasites of wild primates. *Int J Parasitol* 35:647–657. doi:10.1016/j.ijpara.2005.01.005
- Pinter A, Horta MC, Pacheco RC, Moraes-Filho J, Labruna MB (2008) Serosurvey of *Rickettsia* spp. in dogs and humans from an endemic area for Brazilian spotted fever in the State of São Paulo. *Brazil Cad Saude Publica* 24:247–252. doi:10.1590/S0102-311X2008000200003
- Pugh RE (1987) Effects on the development of *Dipylidium caninum* and on the host reaction to this parasite in the adult flea (*Ctenocephalides felis felis*). *Parasitol Res* 73:171–177. doi:10.1007/BF00536475
- Ramirez-Barrios RA, Barboza-Mena G, Munoz J, Angulo-Cubillan F, Hernandez E, Gonzalez F, Escalona F (2004) Prevalence of intestinal parasites in dogs under veterinary care in Maracaibo, Venezuela. *Vet Parasitol* 121:11–20. doi:10.1016/j.vetpar.2004.02.024
- Ramos-E-Silva M, De Moura Castro Jacques C (2002) Leishmaniasis and other dermatozoonoses in Brazil. *Clin Dermatol* 20:122–134
- Riemann F (1988) Nematoda. In: Higgins RP, Thiel H (eds) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 293–301
- Rodriguez-Vivas RI, Gutierrez-Ruiz E, Bolio-Gonzalez ME, Ruiz-Pina H, Ortega-Pacheco A, Reyes-Novelo E, Manrique-Saide P, Aranda-Cirerol F, Lugo-Perez JA (2011) An epidemiological study of intestinal parasites of dogs from Yucatan, Mexico, and their risk to public health. *Vector Borne Zoonotic Dis* 11:1141–1144. doi:10.1089/vbz.2010.0232
- Salb AL, Barkema HW, Elkin BT, Thompson RCA, Whiteside DP, Black SR, Dubey JP, Kutz SJ (2008) Dogs as sources and sentinels of parasites in humans and wildlife, northern Canada. *Emerg Infect Dis* 14:60–63. doi:10.3201/eid1401.071113
- Sowemimo OA (2009) The prevalence and intensity of gastrointestinal parasites of dogs in Ile-Ife, Nigeria. *J Helminthol* 83:27–31. doi:10.1017/S0022149X08067229
- Stevenson AF (2004) Market development reports, pet food report. GAIN Report—BR4602Brazil: 11
- Stoye M (1973) Untersuchungen über die möglichkeit pränataler und galaktogener infektionen mit *Ancylostoma caninum* Ercolani 1859 (Ancylostomidae) beim Hund. *Zbl Vet Med B* 20:1–39. doi:10.1111/j.1439-0450.1973.tb01098.x
- Szabó M, De Souza L, Olegário M, Ferreira F, De Albuquerque Pajuaba Neto A (2010) Ticks (Acari: Ixodidae) on dogs from Uberlândia, Minas Gerais, Brazil. *Transbound Emerg Dis* 57:72–74. doi:10.1111/j.1865-1682.2010.01111.x
- Traub RJ, Robertson ID, Irwin PJ, Mencke N, Thompson RCAA (2002) The role of dogs in transmission of gastrointestinal parasites in a remote tea-growing community in northeastern India. *Am J Trop Med Hyg* 67:539–545
- Traub RJ, Robertson ID, Irwin PJ, Mencke N, Thompson R (2005) Canine gastrointestinal parasitic zoonoses in India. *Trends Parasitol* 21:42–48. doi:10.1016/j.pt.2004.10.011
- Ugbomoiko US, Ariza L, Heukelbach J (2008) Parasites of importance for human health in Nigerian dogs: high prevalence and limited knowledge of pet owners. *BMC Vet Res* 4:1–9. doi:10.1186/1746-6148-4-49
- Wehrend A (2007) Neonatologie beim Hund: von der Geburt bis zum Absetzen. Schlütersche Verlagsgesellschaft, Hannover
- Wilcke T, Heukelbach J, Moura RCS, Kerr-Pontes LRS, Feldmeier H (2002) High prevalence of tungiasis in a poor neighbourhood in Fortaleza, Northeast Brazil. *Acta Trop* 83:255–258. doi:10.1016/S0001-706X(02)00133-X
- Xhaxhiu D, Kusi I, Rapti D, Kondi E, Postoli R, Rinaldi L, Dimitrova ZM, Visser M, Knaus M, Rehbein S (2011) Principal intestinal parasites of dogs in Tirana, Albania. *Parasitol Res* 108:341–353. doi:10.1007/s00436-010-2067-8
- Zander CD (1997) Parasit-Wirt-Beziehungen: Einführung in die ökologische Parasitologie. Springer, Berlin, Heidelberg

Anlage 1

Erklärung über Anteile der Autoren/Autorinnen an den einzelnen Kapiteln der Promotionsarbeit

Titel der Publikation/ des Manuskripts:

Frank R, Münster J, Schulze J, Liston A, Klimpel S (2014) Macroparasites of Microchiroptera: bat ectoparasites of Central and South America. In: Mehlhorn H, Klimpel S (Herausgeber). Bats (Chiroptera) as vectors of diseases and parasites. Volume 5. Springer, Heidelberg, S. 87-130

Was hat der/die Promovierende bzw. was haben die Co-Aut[ren/Autorinnen beigetragen# Name des/der jeweiligen
Autors/Autoren/Autorin*

(1) Entwicklung und Planung

Frank: 50%; Münster 0%; Schulze 5%; Liston: 0%; Klimpel: 45%

(2) Durchführung der einzelnen
Untersuchungen/ Experimente

Parasitologische Analyse (Frank)

(3) Erstellung der Daten-sammlung und
Abbildungen

Datensammlung (Frank, Münster, Schulze, Liston); Abbildung (Frank); Tabellen (Frank, Münster, Schulze, Klimpel)

(4) Analyse/Interpretation der Daten

Artidentifizierung (Frank); Interpretation (Frank, Klimpel)

(5) übergeordnete Einleitung/
Ergebnisse/Diskussion

Frank: 50%; Münster 5%; Schulze 0%; Liston: 10%; Klimpel: 35%

#Bei 2, 3 und 4 bitte kurze inhaltliche Angaben der jeweiligen Anteile, bei 1 und 5 reichen prozentuale Angaben

*Mehrfacheintragungen möglich

Als Autoren/Autorinnen werden solche Personen bezeichnet, die an der Arbeit in Bezug auf die genannten Punkte in einer Weise mitgewirkt haben, dass sie für die ausgewiesenen Passagen (mit) verantwortlich sind. Personen, die an der Arbeit mitgewirkt haben, jedoch nicht in diese Kategorie fallen, sollten in der Danksagung Erwähnung finden.

Datum/Ort

10.09.2015/Frankfurt am Main

Datum 10.09.2015

zustimmende Bestätigung der vorgenannten Angaben

Unterschrift Promovend/Promovendin

Unterschrift Betreuer/Betreuerin

Chapter 5

Macroparasites of Microchiroptera: Bat Ectoparasites of Central and South America

Raphael Frank, Julian Münster, Julia Schulze, Andrew Liston, and Sven Klimpel

Abstract The highest density of bat species in the world is reached in South and Central America. Representatives of nine families occur in this gigantic region between the southern part of the continental twin and the land bridge to North America. They display a high degree of ecological variance: exemplified by species with extensive or endemic distributions, specialist and generalist feeding habits, colonial and solitary roosting, and those that are migratory or permanently resident. However, they are all exposed to the deleterious effects of parasites. In terms of the number of species and higher taxa, the diversity of parasites considerably exceeds that of their hosts. A total of 172 bat species of 9 families as hosts and 273 ectoparasite species are summarised in this review. We included data from 20 South and Central American countries. Of foremost importance are Diptera of the families Nycteribiidae and Streblidae with 187 different species. For the last mentioned family, we recorded more than 61 % of the worldwide known species. Further, fleas (Siphonaptera) (8 species), bugs (Hemiptera) (4 species) and Arachnida of the orders Ixodida and Mesostigmata (74 species) are also represented. The large numbers of species, like *Basilisa carteri*, belong to the two families of Diptera, which parasitise only on bats. Together with their high degree of specialisation, it is an indication for their high rate of adaptation. Investigations on the parasite fauna of bats have been conducted in the named areas with different frequency and intensity. This chapter contains a reference list of the bats that have been scientifically studied in South and Central America so far, with respect to their associated parasites. We

R. Frank (✉) • J. Münster • J. Schulze • S. Klimpel (✉)
Biodiversity and Climate Research Centre (BiK-F), Medical Biodiversity and Parasitology;
Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung (SGN); Goethe-University (GO), Institute for
Ecology, Evolution and Diversity, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt am Main, Germany
e-mail: Raphael.Frank@senckenberg.de; klimpel@bio.uni-frankfurt.de

A. Liston
Senckenberg German Entomological Institute (SDEI), Eberswalder Str. 90, 15374
Muencheberg, Germany

also present the results of our own study on the ectoparasites of bats in Bolivia, where 16 parasite species from 10 different host species were identified.

Keywords Bat ectoparasites • Microchiroptera • Nycteribiidae • Streblidae

5.1 Introduction

Bats are the second largest group of mammals on earth. They are distributed worldwide but are most abundant in tropical habitats, and only absent in the polar regions. More than 1,000 species in 18 families are currently known (Simmons 2005). Species richness of bats reaches astonishing dimensions in South and Central America. For example, this diversity is reflected in an area of Guyana where significantly more than half of the mammal species are bats (Lim and Engstrom 2004). This dominance within the mammalian fauna is typical for lowland neotropical rainforests. Their marked ecological success is, amongst other factors, attributable to specialisation on particular sources of food, their social behaviour, as well as their capability of active flight (Patterson et al. 2008). These numerous bat species also serve as hosts for a multitude of parasites (Bertola et al. 2005). In recent years, the interest on works dealing with bats and their role as hosts to numerous parasitic organisms, including metazoan ecto- and endoparasites, has increased. Several studies have revealed that host specificity is high, even under the most unlikely conditions that occur in tropical bat communities (Dick 2007; Dick and Patterson 2007). Because the hosts are highly mobile, roost in large groups comprising different families in close body contact, and given that parasitic organisms such as bat flies are equally mobile, a low specialisation of the parasites could be expected. One explanation among others for the development of such a high number of monoxenous parasite species is based on the immunological adaptation. This adaptation between hosts and their parasites leads to a reduced or circumvented immunological reaction, which therefore reduces the risk of physical defence by the host (Dick and Patterson 2007; Fritz 1983; Khokhlova et al. 2004; Mans et al. 2002; Salzet et al. 2000).

This hypothesis, that even the small numbers of bat fly species which are oligoxenous or polyxenous have their preferred host species, is supported by the findings of Dick (2007). Host switching occurs only to bats of the same genus (oligoxenous) or family (polyxenous). Taking these observations into account, it is interesting that Patterson et al. (1998) found distributional evidence for co-speciation between New World bats and their associated bat flies. The phylogeny of nycteribiid and streblid bat flies is correlated with that of their hosts, what is also shown by the clear taxonomic division into a New World and an Old World clade within the flies (Patterson et al. 1998; Dittmar et al. 2006). Matching divisions can be seen in the phylogeny of the bats. Of all 18 families of the order Chiroptera, eight occur only in the Old World, seven are restricted to the New World and only three families have a worldwide distribution (Eick et al. 2005; Teeling et al. 2005).

These observations refer of course to a large scale of geographical area. However, Bruyndonckx et al. (2009, 2010) found hints of co-speciation even between European bats and their ectoparasitic mites (Guiller and Deunff 2010). On this smaller scale, patterns are not always as clear as demonstrated by a study on co-speciation patterns of nycteribiid bat flies and their host bats in Japan. In this study, no correlations between the respective phylogenies were found (Nikoh et al. 2011). Despite the fact that there is an increasing interest in bat and parasite phylogeny and host–parasite interactions, there is still little known about the processes, time scale and degree of bat ectoparasite specialisation.

Species of the bat-specific dipterous families Nycteribiidae (monophyletic) and Streblidae (paraphyletic) are by far the most abundant and also the best adapted ectoparasites of bats (Dittmar et al. 2006). A few species of Streblidae display a tendency towards mesoparasitism (Linhares and Komeno 2000). The oldest fossil records of Streblidae can be dated to 15 million years ago (Poinar and Brown 2012). The taxonomic position of the sister families Nycteribiidae and Streblidae is controversial. Here, we followed the generally accepted classification, in which they are placed in the superfamily Hippoboscoidea (formerly known as Pupipara) (Yeates and Wiegmann 1999). One of the main reasons for this placement is the adenotrophic viviparity of both families. Regional as well as national reference works and various published studies deal with the ecological impact of these parasites on their hosts (Hofstede and Fenton 2005; Patterson et al. 1998; Wenzel 1976; Wenzel and Tipton 1966). At least 286 species of Nycteribiidae are known, which belong to the three subfamilies (Gracioli et al. 2007): Archynycteribiinae (1 genus, 3 species), Cyclopodinae (4 genera, 60 species) and Nycteribiinae (6 genera, 212 species) (Autino et al. 2009; Dick and Miller 2010). The first two subfamilies are confined to the Old World and are predominantly parasites of Megachiroptera. On the other hand, representatives of the Nycteribiinae occur in the Old and New Worlds. Within the Streblidae, at least 229 species of Streblidae are known so far with a worldwide distribution (Dick and Miller 2010). Furthermore, five subfamilies are distinguished, each with a clearly delimited geographic range: Nycterophiliinae (2 genera, 6 species), Streblinae (4 genera, 35 species) and Trichobiinae (20 genera, 115 species) are restricted to the New World (Dick and Miller 2010), while the Brachytarsininae (4 genera, 52 species) and Ascodipterinae (3 genera, 21 species) occur only in the Old World.

As a result of the species richness and widespread distribution of the Nycteribiidae and Streblidae, they form a large part of the metazoan parasite fauna of bats (Dick 2006; Gracioli 2004; Hofstede et al. 2004; Wenzel and Tipton 1966; Wenzel 1976).

Fleas (order Siphonaptera) are more rarely recorded on bats (Autino et al. 2009, 2011; Munoz et al. 2011; Wenzel and Tipton 1966). Those which are parasitic on bats belong to the families Ischnopsyllidae (20 genera, 122 species), Stephanocircidae (9 genera, 51 species) and Tungidae (4 genera) (Autino et al. 2011; Whiting et al. 2008). The Ischnopsyllidae parasitise exclusively bats and are distributed worldwide. Stephanocircidae are distributed in Australia and the Nearctic. Their host range includes Metatheria and Rodentia. Tungidae parasitise not only

diverse mammals, including bats and rodents, but also birds (Whiting et al. 2008) and occur in the Neotropics, Africa and Asia. Additionally, true bugs (order Hemiptera) have been recorded as parasites of bats. The five genera with about 32 species of the family Polyctenidae are parasitic on bats in tropical and subtropical regions worldwide (Esberard et al. 2005; Marshall 1982). Species of the family Cimicidae (23 genera, 108 species), depending on their genus, are parasitic mainly on mammals, e.g. bats, or birds. Only one genus uses hosts in both classes of animals. The family Cimicidae occurs all over the world (Autino et al. 2009; Krinsky 2002; Weirauch and Gerry 2009). In the class Arachnida, mites and ticks of the following families also parasitise bats: Argasidae, Chirodiscidae, Ixodidae, Laelapidae, Leeuwenhoekidae, Listrophoridae, Macronyssidae, Myobiidae, Rosensteiniidae, Spinturnicidae, Sarcopitidae, Trombiculidae and Spelaorhynchidae.

5.2 Host–Parasite List

The list (Table 5.1) presents a comprehensive overview of the ectoparasites of the suborder Microchiroptera from South and Central America. The presented list contains the records for a total of 172 bat species of 9 families as hosts. Additionally, we added 44 host records where only genus is given. With 102 mentioned species the family Phyllostomidae represents the largest group of hosts. Followed by the families Vespertilionidae (37 species), Molossidae (15 species), Emballonuridae (7 species) and Mormoopidae (5 species). The lowest numbers of species contain the four bat families Natalidae and Noctilionidae (each 2 species) and Furipteridae and Thyropteridae (each 1 species). The different numbers of recorded hosts of the families are primarily explained by the different number of family members. The amount of associated parasite species is 273 and split up as follows: apart from 141 species of Streblidae and 46 species of Nycteribiidae (we added 102 records of both families where only genus of parasite is given), we were also able to include 8 flea species, 4 bug species (we added 2 records where only genus of parasite is given) as well as 74 species including mites and ticks (we added 32 records where only genus of parasite is given). The numerically largest proportion takes the species of the both families Streblidae and Nycteribiidae. In case of the families Streblidae and Nycteribiidae, the recorded species represent almost 61.57 %, respectively 16.08 % of the worldwide known species of these families. We included the data from the following 20 countries: Argentina, Belize, Bolivia, Brazil, Chile, Colombia, Costa Rica, Ecuador, French Guiana, Guatemala, Guyana, Honduras, Mexico, Nicaragua, Panama, Paraguay, Peru, Suriname, Uruguay and Venezuela. The data are mostly collated from primary sources to ensure that the list is as accurate as possible. In nearly all cases, we accessed works in which parasites were obtained directly from a host, e.g. parasites from roosting places were included only if parallel given in the publication. Additional information about the host distribution derived from

Table 5.1 Host parasite list

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
Emballonuridae		
<i>Cormura brevirostris</i> (BO,BR, CO,CR,EC,GF,GY,NI,PA, PE,SR,VE)	<i>Strebla cormurae</i> (VE)	Sampaio et al. (2008f), Wenzel (1976)
<i>Peropteryx kappleri</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HO,MX,NI,PA,PE,SR,SV, VE)	<i>Strebla proxima</i> (VE), <i>Trichobius longipilis</i> (VE)	Dávalos et al. (2008a), Wenzel (1976)
<i>Peropteryx macrotis</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PY,PE,SR, SV,VE)	<i>Exastinion clovisi</i> (VE), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (VE), <i>Ornithodoros azteci</i> (PA), <i>Strebla proxima</i> (VE), <i>Tecomatlana sandovali</i> , (PA), <i>Trichobius longipilis</i> (GT,VE)	Barquez et al. (2008e), Dick (2006), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Peropteryx trinitatis</i> (GF,VE)	<i>Strebla proxima</i> (VE)	Sampaio et al. (2008a), Wenzel (1976)
<i>Saccopteryx bilineata</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Basilisa dubia</i> (VE), <i>Beamerella acutascuta</i> (PA), <i>Euschoengastia desmodus</i> (PA), <i>Noctiliostrebla aitkeni</i> (VE), <i>Strebla alvarezi</i> (GT, PA), <i>Strebla asternalis</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trombicula saccopteryx</i> (PA)	Dick (2006), Graciolli (2001), Hofstede et al. (2004), Sampaio et al. (2008f), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Saccopteryx leptura</i> (BO,BR, CO,CR,EC,GF,GT,GY,HN, MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Trichobius costalimai</i> (BR)	Dias et al. (2009)
<i>Saccopteryx</i> sp. (VE)	<i>Strebla asternalis</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Rhynchonycteris naso</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Strebla hirsutus</i> (VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius longipes</i> (VE)	Hofstede et al. (2004), Wenzel (1976)
Furipteridae		
<i>Furipterus horrens</i> (BR,CO, GF,GT,PE,SR,VE)	<i>Trichobius pallidus</i> (VE)	Wenzel (1976)
Molossidae		
<i>Cynomops</i> (= <i>Molossops</i>) <i>planirostris</i> (PA)	<i>Hesperoctenes fumarius</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Eumops bonariensis</i> ^a (AR,PA)	<i>Hesperoctenes fumarius</i> (AR), <i>Hesperoctenes</i> sp. (PA)	Autino et al. (2009), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Eumops glaucinus</i> (AR,BO,BR, GT,MX,PA,PE,PY,VE)	<i>Hesperoctenes angustatus</i> (PA), <i>Nycterophilia coxata</i> (VE), <i>Strebla christinae</i> (VE), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (VE), <i>Trichobius jubatus</i> (PY)	Dick and Gettinger (2005), Wenzel and Tipton (1966), Wenzel (1976)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Eumops patagonicus</i> (AR,BO, PY)	<i>Strebla diaemi</i> (PY), <i>Trichobius jubatus</i> (PY)	Dick and Gettinger (2005)
<i>Eumops perotis</i> (AR,BO,BR, CO,EC,ME,PA,PE,VE)	<i>Rhynchopsyllus pulex</i> (AR)	Autino et al. (2009), Barquez and Diaz (2008)
<i>Molossops temminckii</i> (AR,BO, BR,CO,EC,GF,GT,PA,PE, PY,SR,UY,VE)	<i>Basilisa carteri</i> (AR,PY), <i>Hesperoctenes vicinus</i> (AR), <i>Ornithodoros</i> sp. (<i>hasei</i> complex) (AR), <i>Trichobius jubatus</i> (PY)	Autino et al. (2009), Dick and Gettinger (2005), Graciolli (2001), Nava et al. (2007)
<i>Molossus aztecus</i> (GT,MX,VE)	<i>Paradyschiria parvula</i> (VE), <i>Trichobius jubatus</i> (VE), <i>Trichobius lionycteridis</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Molossus coibensis</i> (BR,PA, PE,VE)	<i>Chiroptonyssus venezolanus</i> (= <i>Ichoronyssus venezolanus</i>) (PA), <i>Hesperoctenes</i> sp. (PA), <i>Hormopsylla kyriophila</i> (PA), <i>Ptilopsylla dunnii</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Molossus currentium</i> (= <i>bondae</i>) (AR,BR,CO,CR, EC,HN,NI,PA,PE,PY,VE)	<i>Trichobius dunnii</i> (PA)	Barquez et al. (2008d), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Molossus molossus</i> (AR,BO, BR,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PE,PY,SR, UY,VE)	<i>Basilisa carteri</i> (BO), <i>Basilisa ferrisi</i> (VE), <i>Basilisa speiseri</i> (BR), <i>Hesperoctenes fumarius</i> (AR), <i>Hesperoctenes</i> sp. (<i>H. fumarius</i> ?), s. above (BR), <i>Neotrichobius delicatus</i> (PE), <i>Trichobius jubatus</i> (PY)	Autino et al. (2009, 2011), Dick and Gettinger (2005), Graciolli (2001), Whitaker and Mumford (1977)
<i>Molossus rufus</i> (= <i>ater</i>) (AR, BO,BR,BZ,CO,CR,EC,GF, GT,GY,HN,MX,NI,PA,PY, PE,SV,UY)	<i>Noctiliostrebla maai</i> (VE), <i>Paradyschiria curvata</i> (VE), <i>Paradyschiria parvula</i> (VE), <i>Trichobius jubatus</i> (BZ,PY, VE), <i>Trichobius longipes</i> (VE)	Barquez et al. (2008d), Dick and Gettinger (2005), Hofstede et al. (2004), Wenzel (1976)
<i>Molossus</i> sp. (GT)	<i>Basilisa ferrisi</i> (GT)	Graciolli (2001)
<i>Molossus</i> sp. (PA)	<i>Ornithodoros hasei</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Nyctinomops laticaudatus</i> (AR, BO,BR,BZ,CO,EC,GF,GT, GY,HN,MX,PA,PE,PY,SV, UR,VE)	<i>Paraeuctenodes longipes</i> (VE)	Barquez et al. (2008d), Wenzel (1976)
<i>Promops nasutus</i> (AR,BO,BR, EC,GY,PA,PE,SR,VE)	<i>Hesperoctenes fumarius</i> (AR)	Autino et al. (2009)
<i>Tadarida brasiliensis</i> (AR,BO, BR,CL,MX,PA,PE)	<i>Basilisa carteri</i> (AR), <i>Basilisa currani</i> (AR,BR), <i>Basilisa forcipata</i> (MX), <i>Basilisa peruvia</i> (PE), <i>Carios kelleyi</i> (MX), <i>Chiroptonyssus</i>	Autino et al. (2009), Graciolli (2001), Guzman-Cornejo et al. (2003), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>robustipes</i> (= <i>Ichoronyssus robustipes</i>) (MX,PA), <i>Dentocarpus macrotrichus</i> (MX), <i>Ewingana inaequalis</i> (MX), <i>Ewingana longa</i> (MX), <i>Leptotrombidium Mexicana</i> (MX), <i>Macronyssus unidens</i> (MX), <i>Myodopsylla isidori</i> (AR), <i>Notoedres lasionycteris</i> (MX), <i>Notoedres</i> sp. (MX) <i>Nycteriglyphus bifolium</i> (MX), <i>Olabidocarpus nyctinomus</i> (MX), <i>Spinturnix</i> sp. (PA), <i>Sternopsylla distincta</i> (PA), <i>Whartonia</i> sp. (MX)	
<i>Tadarida yucatanica</i> (PA)	<i>Hormopsylla kyriophila</i> (PA), <i>Ptilopsylla dumni</i> (PA), <i>Rhynchopsyllus megastigmata</i> (PA), <i>Sternopsylla distincta</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
Mormoopidae		
<i>Mormoops megalophylla</i> (GT, VE)	<i>Nycterophilia coxata</i> (VE), <i>Nycterophilia fairchildi</i> (VE), <i>Nycterophilia mormoopsis</i> (GT,VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius leionotus</i> (GT,VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE)	Dick (2006), Wenzel (1976)
<i>Pteronotus davyi</i> ^b (?) (BZ,CR, VE)	<i>Nycterophilia coxata</i> (VE), <i>Nycterophilia fairchildi</i> (GT ^c , VE), <i>Nycterophilia mormoopsis</i> (VE), <i>Nycterophilia parnelli</i> (VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius galei</i> (BZ,VE), <i>Trichobius johnsonae</i> (BZ, CR,VE)	Bärtschi (2000), Dick (2006), Miller and Tschapka (2009), Wenzel (1976)
<i>Pteronotus gymnotus</i> (= <i>suapurensis</i>) (BO,BR,BZ, CO,CR,EC,GT,GY,HN, MX,NI,PA,PE,VE)	<i>Nycterophilia coxata</i> (VE), <i>Nycterophilia fairchildi</i> (PA, VE), <i>Periglischrus elongates</i> (PA), <i>Trichobius bilobus</i> (VE), <i>Trichobius johnsonae</i> (PA,VE), <i>Trichobius yunkerii</i> (PA), <i>Trombicula tibbettsi</i> (PA)	Dick (2006), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Pteronotus parnellii</i> ^b (BR,BZ, CR,GT,MX,PA,VE)	<i>Alexfainia chilonycteris</i> (PA), <i>Aspidoptera buscki</i> (VE), <i>Nycterophilia coxata</i> (VE), <i>Nycterophilia fairchildi</i> (BZ, VE), <i>Nycterophilia natali</i> (VE), <i>Nycterophilia parnellii</i> (BZ,CR,GT ^c ,PA,VE), <i>Ornithodoros vigerasi</i> (PA), <i>Paradyschiria lineata</i> (VE), <i>Periglischrus elongates</i> (PA), <i>Periglischrus</i> sp. (PA), <i>Speiseria ambigua</i> (PA), <i>Strebala altmanni</i> (PA), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (BZ), <i>Trichobius caecus</i> (BZ, CR,VE), <i>Trichobius costalimai</i> (PA), <i>Trichobius joblingi</i> (PA,VE), <i>Trichobius johnsonae</i> (BZ), <i>Trichobius parasarsus</i> (VE), <i>Trichobius sparsus</i> (BZ,CR,PA,VE), <i>Trichobius sphaeronotus</i> (VE), <i>Trichobius yunkerii</i> (BZ,CR,PA), <i>Trombicula anophthalma</i> (PA), <i>Vergrandia galei</i> (PA)	Bärtschi (2000), Dick (2006), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Timm et al. (1989), Timm and LaVal (1998), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Pteronotus personatus</i> ^d (PA,VE)	<i>Alexfainia munozi</i> (PA), <i>Amblyomma</i> sp. (PA), <i>Antricola mexicanus</i> (PA), <i>Nycterophilia fairchildi</i> (PA), <i>Perates insessus</i> (PA), <i>Trichobius johnsonae</i> (PA, VE), <i>Trombicula monops</i> (PA)	Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Pteronotus</i> sp. (PA)	<i>Ornithodoros vigerasi</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
Natalidae		
<i>Natalus</i> sp. (PA)	<i>Trichobius galei</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Natalus stramineus</i> (BZ,GT, PA,PY)	<i>Nycterophilia natali</i> (GT ^c ,PA), <i>Mesoperiglischrus natali</i> (= <i>Periglischrus natali</i>) (PA), <i>Nycterophilia parnellii</i> (BZ), <i>Phalconomus</i> sp. (GT), <i>Speiseria ambigua</i> (PA), <i>Strebala carolliae</i> (PA), <i>Trichobius dugesioides</i> (PA), <i>Trichobius galei</i> (BZ,PA, PY), <i>Trichobius joblingi</i> (PA)	Bärtschi (2000), Dick (2006), Dick and Gettinger (2005), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Natalus tumidirostris</i> (CO,GF,GT,GY,SR,VE)	<i>Nycterophilina coxata</i> (VE), <i>Nycterophilina fairchildi</i> (VE), <i>Nycterophilina natali</i> (GT ^c ,VE), <i>Trichobius galei</i> (VE), <i>Trichobius sparsus</i> (VE)	Wenzel (1976), Dick (2006)
Noctilionidae		
<i>Noctilio albiventris</i> (= <i>N. labialis</i> , = <i>Dirias labialis</i>) (AR,BO,BR,BZ,CR,EC,GF,GY,HN,MX,NI,PA,PE,PY,VE)	<i>Noctiliostrebla maai</i> (PA,VE), <i>Neotrichobius delicatus</i> (PE), <i>Noctiliostrebla traubi</i> (VE), <i>Ornithodoros hasei</i> (BO,PA), <i>Paradyschiria curvata</i> (VE), <i>Paradyschiria fusca</i> (BO,PE), <i>Paradyschiria lineata</i> (VE), <i>Paradyschiria parvula</i> (BR,PE,PY,VE), <i>Paradyschiria parvuloides</i> (PA,VE), <i>Strebla curvata</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (PA,VE), <i>Trichobius johnsonae</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Xenotrichobius noctilionis</i> (PY,VE)	Autino et al. (2011), Dias et al. (2009), Dick and Gettinger (2005), Dick et al. (2007), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Noctilio leporinus</i> (AR,BO,BR,BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY,HN,MX,NI,PA,PE,PY,SR,VE)	<i>Latrocimex spectans</i> (AR), <i>Megistopoda aranea</i> (VE), <i>Megistopoda</i> sp. (VE), <i>Neotrichobius stenopterus</i> (PA), <i>Noctiliostrebla aitkeni</i> (AR,BR,PE,PY,VE), <i>Noctiliostrebla dubia</i> (AR,PY,VE), <i>Noctiliostrebla maai</i> (PY,VE), <i>Noctiliostrebla traubi</i> (BZ,PA,VE), <i>Ornithodoros hasei</i> (PA), <i>Paradyschiria fusca</i> (AR,BR,BZ,PE,PY), <i>Paradyschiria lineata</i> (PA,VE), <i>Paradyschiria</i> sp. (AR), <i>Periglischrus aitkeni</i> (PA), <i>Strebla guajiro</i> (BO), <i>Trichobius joblingi</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Xenotrichobius noctilionis</i> (AR,VE)	Autino et al. (2009, 2011), Bärtschi (2000), Dick and Gettinger (2005), Dick et al. (2007), Hofstede et al. (2004), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966), Whitaker and Mumford (1977)
Phyllostomidae		
<i>Ametrida centurio</i> (BR,CO,EC,GF,GY,PA,SV,VE)	<i>Anastrebla spurrelli</i> (VE)	Miller et al. (2008), Wenzel (1976)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Anoura caudifera</i> (AR,BO,BR, CO,EC,GF,GY,PA,PE,VE)	<i>Anastrebla caudiferae</i> (AR,BO, BR,VE), <i>Anastrebla modestini</i> (BR), <i>Anastrebla</i> sp. (BR), <i>Aspidoptera buscki</i> (VE), <i>Exastinion clovisi</i> (BR, VE), <i>Strebla guajiro</i> (BO), <i>Trichobius</i> sp. (BR), <i>Trichobius tiptoni</i> (BR,BO, VE)	Autino et al. (2009), Bertola et al. (2005), Dick et al. (2007), Eriksson et al. (2011), Rui and Graciolli (2005), Wenzel (1976), Whitaker and Mumford (1977)
<i>Anoura cultrata</i> (BO,BR,CO, CR,EC,PA,PE,SA,VE)	<i>Anastrebla mattadeni</i> (CR, PA, VE), <i>Exastinion clovisi</i> (CR, PA), <i>Exastinion oculatum</i> (CR,VE), <i>Periglischrus vargasi</i> (PA)	Mantilla and Molinari (2008), Miller and Tschapka (2009), Timm et al. (1989), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Anoura geoffroyi</i> (BO,BR,CO, CR,EC,GF,GT,GY,HN, MX,NI,PA,PE,PY,SR,VE)	<i>Anastrebla caudiferae</i> (BR), <i>Anastrebla mattadeni</i> (CR, PA,VE), <i>Anastrebla modestini</i> (BO,BR,CR,GT, PA,PE,PY,VE), <i>Basilia speiseri</i> (BR), <i>Exastinion clovisi</i> (BR,CR,PA,PE,VE), <i>Exastinion deceptivum</i> (BO), <i>Periglischrus vargasi</i> (MX, PA), <i>Strebla harderi</i> (BR, VE), <i>Strebla paramirabilis</i> (VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius costalimai</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (VE), <i>Trichobius propinquus</i> (VE), <i>Trichobius</i> sp. (BR), <i>Trichobius tiptoni</i> (BR), <i>Trichobius uniformis</i> (VE)	Bertola et al. (2005), Claps et al. (2005), Dick (2006), Dick et al. (2007), Gordon and Owen (1999), Graciolli (2001), Komeno and Linhares (1999), Miller and Tschapka (2009), Sheeler-Gordon and Owen (1999), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966), Whitaker and Mumford (1977)
<i>Anoura latidens</i> (CO,GY,PE, VE)	<i>Anastrebla modestini</i> (VE)	Dick et al. (2007)
<i>Anoura</i> sp. (VE)	<i>Anastrebla modestini</i> (VE), <i>Exastinion clovisi</i> (VE), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Strebla hardeni</i> (VE), <i>Trichobius imitator</i> (VE), <i>Trichobius propinquus</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Artibeus (Dermanura)</i> ^c <i>anderseni</i> (BO,BR,CO,EC, PE)	<i>Neotrichobius delicatus</i> (BO,PE)	Autino et al. (2011), Dick et al. (2007), Sampaio et al. (2008a)
<i>Artibeus (Dermanura)</i> ^c <i>aztecus</i> (CR,GT,HN,MX,PA,SV)	<i>Paratrichobius</i> sp. (PA), <i>Periglischrus iheringi</i> (MX)	Miller et al. (2008), Sheeler-Gordon and Owen (1999), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Artibeus (Dermanura)</i> ^c <i>cinereus</i> (BO,BR,CO,GF, GY,PE,SR,VE)	<i>Aspidoptera falcata</i> (VE), <i>Neotrichobius delicatus</i> (BR), <i>Neotrichobius stenopterus</i> (PA), <i>Paratrichobius lowei</i> (PA,VE), <i>Periglischrus</i> <i>iheringi</i> (PA)	Graciolli and Aguiar (2002), Sampaio et al. (2008a), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966 ^d)
<i>Artibeus fimbriatus</i> (AR,BR, PY)	<i>Aspidoptera falcate</i> (PY), <i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (AR,PY), <i>Megistopoda</i> <i>aranea</i> (AR,BR,PY), <i>Megistopoda proxima</i> (BR), <i>Metelasmus psuedopterus</i> (AR,BR,PY), <i>Paratrichobius</i> <i>longicrus</i> (BR), <i>Strebla</i> <i>guajiro</i> (PY)	Autino et al. (2009), Bertola et al. (2005), Camilotti et al. (2010), Dick and Gettinger (2005), Rui and Graciolli (2005)
<i>Artibeus fuliginosus</i> (VE)	<i>Aspidoptera buscki</i> (VE), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> com- plex) (VE), <i>Megistopoda</i> <i>aranea</i> (VE), <i>Megistopoda</i> sp. (VE), <i>Neotrichobius</i> <i>bisetosus</i> (VE), <i>Strebla</i> <i>guajiro</i> (VE), <i>Strebla</i> <i>wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobius</i> <i>caecus</i> (VE), <i>Trichobius</i> <i>joblingi</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Artibeus (Dermanura)</i> ^c <i>gnomus</i> (BO,BR,EC,GF,GY,PE,SR, VE)	<i>Neotrichobius delicatus</i> (PE)	Autino et al. (2011), Sampaio et al. (2008a)
<i>Artibeus hirsutus</i> (MX)	<i>Periglischrus iheringi</i> (MX)	Sheeler-Gordon and Owen (1999)
<i>Artibeus intermedius</i> : s. <i>A. lituratus</i>		
<i>Artibeus</i> cf. <i>jamaicensis</i> (BR)	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (BR)	Graciolli and Linardi (2002)
<i>Artibeus jamaicensis</i> ^b (BR,BZ, CR,GT,MX,PA,PE,PY,VE)	<i>Aspidoptera buscki</i> (PA,VE), <i>Aspidoptera falcate</i> (BR, VE), <i>Aspidoptera</i> <i>phyllostomatis</i> (BZ,GT,PY), <i>Basilisa rondanii</i> (MX), <i>Basilisa wenzeli</i> (PA,PY), <i>Exastinion clovisi</i> (CR,VE), <i>Macronyssoides kochi</i> (= <i>Ichoronyssus kochi</i>) (PA), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> com- plex) (VE), <i>Megistopoda</i> <i>aranea</i> (BZ,CR,PA,PE,PY, VE), <i>Megistopoda</i> sp. (<i>proxima</i> complex) (VE), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (BZ,CR,GT,PA,PY,VE),	Autino et al. (2011), Bärtschi (2000), Dick (2006), Dick and Gettinger (2005), Graciolli (2001), Graciolli and Aguiar (2002), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Sheeler-Gordon and Owen (1999); own record, Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Artibeus lituratus</i> (including <i>A. intermedius</i>) (BR,BZ,BO,CR,PA,PE,PY,VE)	<i>Neotrichobius bisetosus</i> (VE), <i>Neotrichobius</i> sp. (<i>delicatus</i> complex) (VE), <i>Neotrichobius stenopterus</i> (PA), <i>Nycterophilia coxata</i> (VE), <i>Paratrichobius longicrus</i> (BZ,PA), <i>Periglischrus iheringi</i> (MX, PA), <i>Spelaeorhynchus</i> sp. (PA), <i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Strebla guajiro</i> (VE), <i>Strebla hertigi</i> (PA), <i>Strebla mirabilis</i> (VE), <i>Strebla paramirabilis</i> (VE), <i>Strebla vespertilionis</i> (PA), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (VE), <i>Trichobius assimilis</i> (VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius costalimai</i> (VE), <i>Trichobius intermedius</i> (GT), <i>Trichobius joblingi</i> (PA,VE), <i>Trichobius longipipes</i> (PA,VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius uniformis</i> (PA)	Autino et al. (2009, 2011), Bärtschi (2000), Bertola et al. (2005), Dias et al. (2009), Dick and Gettinger (2005), Graciolli and Aguiar (2002), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Sheeler-Gordon and Owen (1999); own record; Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966), Whitaker and Mumford (1977)
	<i>Anastrebla caudiferae</i> (BR), <i>Aspidoptera buscki</i> (PA,VE), <i>Aspidoptera falcate</i> (BR,PY), <i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (AR,BR,PE,PY), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Megistopoda aranea</i> (AR, BR,BZ,PA,PE,VE), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (PA,PE,PY,VE), <i>Paradyschiria longicrus</i> (PE, PY), <i>Paratrichobius longicrus</i> (BR,BO,CR,PA), <i>Paratrichobius</i> sp. (BR), <i>Periglischrus iheringi</i> (PA), <i>Periglischrus</i> sp. (BO), <i>Speiseria ambigua</i> (PA), <i>Strebla mirabilis</i> (VE), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius costalimai</i> (PA), <i>Trichobius joblingi</i> (BR,PA, VE), <i>Trichobius</i>	

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>lonchophyllae</i> (PA), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius</i> sp. (BR), <i>Trichobius uniformis</i> (VE), <i>Trichobius urodermae</i> (VE), <i>Trichobius vampyropis</i> (PA), <i>Trichobius yunker</i> (PA)	
<i>Artibeus obscurus</i> (BR,PE)	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (BR, PE), <i>Megistopoda aranea</i> (BR), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (BR), <i>Trichobius joblingi</i> (BR)	Autino et al. (2011), Bertola et al. (2005), Dias et al. (2009)
<i>Artibeus phaeotis</i> (<i>Dermanura</i> ^c) and/or <i>Artibeus</i> (<i>Dermanura</i> ^c) <i>watsoni</i> (according to the author a final determination is not possible) (CR)	<i>Neotrichobius stenopterus</i> (CR)	Miller and Tschapka (2009)
<i>Artibeus</i> (<i>Dermanura</i> ^c) <i>phaeotis</i> (BZ,MX)	<i>Neotrichobius stenopterus</i> (BZ), <i>Periglischrus iheringi</i> (BZ, MX), <i>Speiseria peytoni</i> (BZ)	Bärttschi (2000), Hofstede et al. (2004), Sheeler-Gordon and Owen (1999)
<i>Artibeus planirostris</i> (AR,BO, BR,PE)	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (AR, BR,PE), <i>Megistopoda aranea</i> (AR,BR,BO,PE), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (AR,BR,PE), <i>Paratrichobius longicrus</i> (BR), <i>Trichobius joblingi</i> (BR)	Autino et al. (2009, 2011), Dias et al. (2009), Eriksson et al. (2011); own record
<i>Artibeus</i> sp. (PA)	<i>Ixodes</i> sp. (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Artibeus</i> sp. (PE)	<i>Metelasmus pseudopterus</i> (PE)	Autino et al. (2011)
<i>Artibeus</i> sp. (VE)	<i>Metelasmus pseudopterus</i> (VE), <i>Neotrichobius</i> sp. (<i>delicatus</i> complex) (VE)	Wenzel (1976)
<i>Artibeus</i> sp. (BO)	<i>Periglischrus iheringi</i> (BO)	Dick et al. (2007)
<i>Artibeus</i> sp. (VE)	<i>Strebula paramirabilis</i> (VE) <i>Trichobius assimilis</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Artibeus</i> (<i>Dermanura</i> ^c) <i>watsoni</i> (BZ,CO,CR,GT,HN,MX, NI,PA)	<i>Neotrichobius stenopterus</i> (BZ); <i>Periglischrus iheringi</i> (BZ, CR)	Bärttschi (2000), Hofstede et al. (2004), Miller et al. (2008), Timm et al. (1989), Timm and LaVal (1998)
<i>Artibeus toltecus</i> (BZ,MX,PA)	<i>Leptotrombidium panamensis</i> (PA), <i>Macronyssoides kochi</i> (= <i>Ichoronyssus kochi</i>) (PA), <i>Neotrichobius</i> sp. (BZ), <i>Paratrichobius</i> sp. (PA), <i>Periglischrus iheringi</i> (MX)	Hofstede et al. (2004), Sheeler-Gordon and Owen (1999), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Carollia brevicauda</i> ^f (BO, BR, BZ, CO, CR, GF, GY, PA, PE, SR, VE)	<i>Basilia speiseri</i> (BR), <i>Mastoptera minuta</i> (PE), <i>Periglischrus iheringi</i> (BZ), <i>Speiseria ambigua</i> (CR), <i>Speiseria peytoni</i> (BZ, VE), <i>Strebala alvarezi</i> (VE), <i>Strebala curvata</i> (PE, VE), <i>Strebala guajiro</i> (BZ, CR, PE, VE), <i>Strebala hertigi</i> (PE), <i>Strebala mirabilis</i> (BZ), <i>Trichobius dugesii</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (BR, CR, VE), <i>Trichobius keenani</i> (BZ), <i>Trichobius lionycteridis</i> (BZ), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius persimilis</i> (VE), <i>Trichobius</i> sp. (BZ)	Autino et al. (2011), Bärtschi (2000), Dias et al. (2009), Graciolli (2001), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Sampaio et al. (2008a), Timm and LaVal (1998), Timm et al. (1989), Wenzel (1976)
<i>Carollia castaneae</i> (BO, BR, CO, CR, EC, GF, GY, HN, NI, PA, SR, VE,)	<i>Euschoengastia desmodus</i> (PA), <i>Paraeuctenodes similis</i> (BO), <i>Radfordiella</i> sp.(PA), <i>Speiseria ambigua</i> (CR, PA), <i>Strebala carolliae</i> (PA), <i>Strebala guajiro</i> (CR), <i>Trichobius joblingi</i> (CR, PA, VE), <i>Trichobius persimilis</i> (VE)	Dick (2007), Miller and Tschapka (2009), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Carollia perspicillata</i> (AR, BO, BR, BZ, CO, EC, GF, GT, GY, HN, MX, NI, PA, PE, PY, SR)	<i>Alexfainia chilonycteris</i> (PA), <i>Anastrebla modestini</i> (BO, VE), <i>Amblyomma tapirellum</i> (PA), <i>Aspidoptera busckii</i> (PA), <i>Aspidoptera falcate</i> (BR, PE, VE), <i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (AR, BR), <i>Beamerella acutascuta</i> (PA), <i>Euschoengastia megastyrax</i> (PA), <i>Mastoptera guimaraesi</i> (PA), <i>Mastoptera minuta</i> (BR), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Megistopoda aranea</i> (BR, PA, VE), <i>Megistopoda proxima</i> (BR), <i>Megistopoda</i> sp. (<i>proxima</i> complex) (VE), <i>Metasmsus pseudopteris</i> (PA), <i>Nycterophilia parnelli</i> (PA), <i>Ornithodoros brodyi</i> (PA), <i>Paraeuctenodes similis</i> (BR, VE), <i>Paratrachobius</i> (?)	Autino et al. (2009), Bärtschi (2000), Bertola et al. (2005), Claps et al. (2005), Dias et al. (2009), Dick (2006), Dick and Gettinger (2005), Dick et al. (2007), Eriksson et al. (2011), Graciolli and Aguiar (2002), Hofstede et al. (2004), Lourenço and Esbérard (2011); own record, Timm and LaVal (1998), Timm et al. (1989), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>longicrus</i> (PE,VE), <i>Paratrichobius dunni</i> (PA), <i>Periglischrus</i> sp. (PA), <i>Radfordiella</i> sp. (PA), <i>Radfordiella</i> sp. (PA), <i>Speiseria ambigua</i> (BR,BZ, BO,CR,PA,PE,VE), <i>Spelaeorhynchus</i> sp. (PA), <i>Strebla altmani</i> (PA), <i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Strebla christinae</i> (VE), <i>Strebla curvata</i> (VE), <i>Strebla guajiro</i> (BO,BR,BZ,CR,GT,PE,PY, VE), <i>Strebla hertigi</i> (VE), <i>Strebla matsoni</i> (VE), <i>Strebla mirabilis</i> (PA,VE), <i>Strebla vespertilionis</i> (PA), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Tecomatlana vesperugini</i> (= <i>Hooperella vesperuginis</i> ,= <i>Trombicula vesperuginis</i>) (PA), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius costalimai</i> (BR, PA,VE), <i>Trichobius dugesii</i> (PA), <i>Trichobius dugesioides</i> (PA), <i>Trichobius joblingi</i> (BO,BR,CR,PA,PY,VE), <i>Trichobius johnsonae</i> (PA), <i>Trichobius keenani</i> (VE), <i>Trichobius lionycteridis</i> (VE), <i>Trichobius longipes</i> (PA), <i>Trichobius macrophylli</i> (PA), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius parasarsus</i> (VE), <i>Trichobius</i> sp. (BR), <i>Trichobius</i> sp. (BZ), <i>Trichobius sparsus</i> (PA), <i>Trichobius tiptoni</i> (BR, VE), <i>Trichobius uniformis</i> (BR,VE), <i>Trichobius urodermae</i> (PA), <i>Trichobius yunkeri</i> (PA)	
<i>Carollia</i> sp. (VE)	<i>Speiseria ambigua</i> (VE), <i>Strebla guajiro</i> (VE), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (VE), <i>Trichobius costalimai</i> (VE), <i>Trichobius dugesioides</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (VE)	Wenzel (1976)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Carollia</i> sp. (<i>castanea</i> complex) (PE)	<i>Strebla guajiro</i> (PE)	Autino et al. (2011)
<i>Carollia subrufa</i> (PA)	<i>Euschoengastia colombiae</i> (PA), <i>Euschoengastia desmodus</i> (PA), <i>Speiseria ambigua</i> (PA), <i>Spelaeorhynchus</i> sp. (PA), <i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Trichobius dugesioides</i> (PA), <i>Trichobius joblingi</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Centurio senex</i> (BO, BR, BZ, CR, GT, HN, MX, NI, PA, PE, SV, VE)	<i>Basilisa</i> sp. (CR)	Gracioli (2001), Miller et al. (2008)
<i>Chiroderma salvini</i> (BO, BR, BZ, CR, EC, GT, HN, MX, NI, PA, PE, VE)	<i>Amblyomma</i> sp. (PA), <i>Paratrachobius salvini</i> (PA, VE), <i>Periglischrus iheringi</i> (MX, PA), <i>Trichobius persimilis</i> (VE)	Aguirre et al. (2008), Sheeler-Gordon and Owen (1999), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Chiroderma trinitatum</i> (BO, BR, CO, EC, GF, GY, PA, PE, SR, VE)	<i>Paratrachobius</i> sp. (<i>salvini</i> complex) (VE)	Miller et al. (2008), Wenzel (1976)
<i>Chiroderma villosum</i> (BO, BR, BZ, CO, CR, EC, GF, GT, GY, HN, MX, NI, PA, PE, SR, VE)	<i>Aspidoptera busckii</i> (PA), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (VE), <i>Nycterophilina coxata</i> (VE), <i>Paratrachobius</i> sp. (PA), <i>Paratrachobius</i> sp. (<i>salvini</i> complex) (VE), <i>Strebla chrotopteri</i> (VE), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobius dugesioides</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (PA), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE)	Sampaio et al. (2008f), Wenzel and Tipton (1966), Wenzel (1976)
<i>Choeroniscus</i> sp. (BO)	<i>Anastrebla caudiferae</i> (BO)	Dick et al. (2007)
<i>Choeroniscus</i> sp. (BO)	<i>Strebla curvata</i> (BO)	Dick et al. (2007)
<i>Chrotopterus auritus</i> (AR, BO, BR, BZ, CO, CR, EC, GF, GT, GY, HN, MX, NI, PA, PE, SR, VE)	<i>Basilisa hughscotti</i> (BR), <i>Basilisa ortizi</i> (BR), <i>Craneopsylla minerva</i> (AR), <i>Strebla chrotopteri</i> (AR, BR, PY, VE), <i>Strebla mirabilis</i> (VE), <i>Trichobius dugesioides</i> (BR, PA, VE)	Autino et al. (2009), Dick and Gettinger (2005), Eriksson et al. (2011), Gracioli (2004), Gracioli et al. (2006), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Desmodus rotundus</i> (AR, BO, BR, BZ, CL, CO, CR, EC, GT, HN, MX, NI, PA, PE, PY, UY, VE)	<i>Aspidoptera falcata</i> (BR, PE), <i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (AR, BR), <i>Basilisa ferrisi</i> (VE), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Megistopoda aranea</i> (AR, PA, PE, VE), <i>Ornithodoros azteci</i> (PA),	Aguar and Antonini (2011), Autino et al. (2009), Barquez et al. (2008c), Bertola et al. (2005), Claps et al. (2005), Dick and Gettinger (2005), Dick (2006),

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>Ornithodoros brodyi</i> (PA), <i>Paradyschiria curvata</i> (VE), <i>Paratrichobius dunnii</i> (VE), <i>Paratrichobius longicrus</i> (BR), <i>Paratrichobius</i> sp. (<i>longicrus</i> complex) (VE), <i>Periglischrus desmodi</i> (PA), <i>Periglischrus herrerae</i> (MX), <i>Periglischrus iheringi</i> (MX, PA), <i>Radfordiella</i> sp. (PA), <i>Speiseria ambigua</i> (PA), <i>Strebla consocius</i> (VE), <i>Strebla diphyllae</i> (GT), <i>Strebla guajiro</i> (VE), <i>Strebla hertigi</i> (PA), <i>Strebla mirabilis</i> (BR), <i>Strebla vespertilionis</i> (PA), <i>Strebla wiedemanni</i> (BO, BR, BZ, CR, PE, PY, VE), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (PA), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius costalimai</i> (PA, VE), <i>Trichobius dugesioides</i> (BR, PA, VE), <i>Trichobius furmani</i> (BR), <i>Trichobius joblingi</i> (BR, PA, VE), <i>Trichobius longipes</i> (PY, VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (AR, BR, BZ, CR, PA, PY), <i>Trichobius tiptoni</i> (VE), <i>Trichobius uniformis</i> (PA)	Eriksson et al. (2011), Graciolli et al. (2006), Graciolli (2001), Graciolli and Linardi (2002), Hofstede et al. (2004); own record, Sheeler-Gordon and Owen (1999), Timm and LaVal (1998), Timm et al. (1989), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Diaemus (Desmodus) youngii</i> (AR, BO, BR, CO, CR, EC, GF, GT, GY, MX, NI, PA, PE, PY, SR, VE)	<i>Radfordiella oudemans</i> (BO), <i>Strebla diaemi</i> (BR, PA, PY, VE), <i>Trichobius diaemi</i> (BR, VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (PA, VE)	Barquez et al. (2008c), Dias et al. (2009), Dick and Gettinger (2005), Dick et al. (2007), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Diphylla ecaudata</i> (BO, BR, BZ, CO, CR, EC, GT, HN, MX, NI, PA, PE, VE)	<i>Strebla diphyllae</i> (GT), <i>Strebla mirabilis</i> (BR), <i>Strebla wiedemanni</i> (BR), <i>Trichobius diphyllae</i> (VE), <i>Trichobius furmani</i> (BR), <i>Trichobius parasiticus</i> (BR), <i>Trichobius uniformis</i> (BR)	Aguiar and Antonini (2011), Dick (2006), Sampaio et al. (2008a), Wenzel (1976)
<i>Enchisthenes (= Artibeus) hartii</i> (BO, BR, CO, CR, EC, GT, HN, MX, PA, PE, VE)	<i>Eudusbabekia paralepidoseta</i> (MX), <i>Paratrichobius sanchezi</i> (PA, VE), <i>Periglischrus iheringi</i> (PA), <i>Basilisa ortizi</i> (VE)	Graciolli (2001), Morales-Malacara et al. (2011), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Glossophaga commissarisi</i> (BR,BZ,CO,CR,EC,GT, GY,HN,MX,NI,PA,PE)	<i>Anastrebla nycteridis</i> (CR), <i>Eldunnia breviceps</i> (CR), <i>Paratrichobius</i> sp. (<i>longicrus</i> ?) (CR), <i>Speiseria ambigua</i> (CR), <i>Strebla curvata</i> (PE), <i>Strebla guajiro</i> (CR), <i>Trichobius joblingi</i> (CR)	Autino et al. (2011), Miller and Tschapka (2009)
<i>Glossophaga leachii</i> (GT,MX)	<i>Periglischrus caligus</i> (MX), <i>Strebla guajiro</i> (GT)	Dick (2006), Sheeler-Gordon and Owen (1999)
<i>Glossophaga longirostris</i> (BR, CO,GY,VE)	<i>Megistopoda aranea</i> (VE), <i>Nycterophilia coxata</i> (VE), <i>Paraeuctenodes longipes</i> (VE), <i>Strebla curvata</i> (VE), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (VE), <i>Trichobius dugesii</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius sphaeronotus</i> (VE), <i>Trichobius uniformis</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Glossophaga morenoi</i> (MX)	<i>Periglischrus caligus</i> (MX)	Sheeler-Gordon and Owen (1999)
<i>Glossophaga soricina</i> (AR,BO, BR,BZ,CO,CR,GF,GY,HN, MX,NI,PA,PE,PY,SR,VE)	<i>Anastrebla caudiferae</i> (BR), <i>Aspidoptera buscki</i> (BR,VE), <i>Aspidoptera falcate</i> (BR), <i>Eldunnia breviceps</i> (PA), <i>Euschoengastia desmodus</i> (PA), <i>Mastoptera minuta</i> (BR), <i>Megistopoda aranea</i> (BR), <i>Megistopoda proxima</i> (BR), <i>Paraeuctenodes longipes</i> (BR,VE), <i>Paratrichobius</i> sp. (<i>longicrus</i> complex) (VE), <i>Periglischrus caligus</i> (MX,PA), <i>Speiseria ambigua</i> (BR,PA,PY), <i>Spelaeorhynchus</i> sp. (PA), <i>Strebla alvarezi</i> (VE), <i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Strebla curvata</i> (BR,BZ,PY,VE), <i>Strebla guajiro</i> (VE,PE), <i>Strebla kohlsi</i> (PE), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Tecomatlana vesperuginis</i> (= <i>Hooperella vesperuginis</i> , = <i>Trombicula vesperuginis</i>) (PA), <i>Trichobius dugesii</i> (BR, BZ,PA,PY,VE), <i>Trichobius</i>	Autino et al. (2009, 2011), Bertola et al. (2005), Dias et al. (2009), Dick and Gettinger (2005), Eriksson et al. (2011), Sheeler-Gordon and Owen (1999), Graciolli and Aguiar (2002), Hofstede et al. (2004), Graciolli and Rui (2001), Sheeler-Gordon and Owen (1999); own record, Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>joblingi</i> (BO,BR,PA), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius propinquus</i> (VE), <i>Trichobius</i> sp. (BR), <i>Trichobius uniformis</i> (BR, BZ,PA,PY,VE)	
<i>Glossophaga</i> sp. (BO)	<i>Periglischrus caligus</i> (BO)	Dick et al. (2007)
<i>Glyphonycteris</i> (= <i>Micronycteris</i>) <i>daviesi</i> (BO, BR,CO,CR,EC,GF,GU,HN, PA,PE,SR,VE)	<i>Trichobius yunkeri</i> (CR)	Ochoa and Velazco (2008), Timm et al. (1989)
<i>Glyphonycteris</i> (= <i>Micronycteris</i>) <i>sylvestris</i> (BO,BR,CO,CR,GF,GY, HN,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Strebla alvarezi</i> (CR,PA)	Miller and Tschapka (2009), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Hylonycteris underwoodi</i> (BZ, CR,GT,HN,MX,NI,PA)	<i>Basilia rondanii</i> (MX), <i>Strebla</i> sp. (CR)	Graciolli (2001), Miller and Tschapka (2009)
<i>Lampronnycteris</i> (= <i>Micronycteris</i>) <i>brachyotis</i> (BR,BZ,CO,CR,GF,GT, GY,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Trichobius joblingi</i> (GT), <i>Trichobius lionycteridis</i> (BZ), <i>Trichobius tuttlei</i> (VE)	Bärtschi (2000), Dick (2006), Wenzel (1976)
<i>Leptonnycteris curasoe</i> (CO, MX,VE)	<i>Megistopoda</i> sp. (<i>proxima</i> complex) (VE), <i>Nycterophilina coxata</i> (VE), <i>Nycterophilina fairchildi</i> (VE), <i>Periglischrus paracaligus</i> (MX), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius galei</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius sphaeronotus</i> (VE)	Sheeler-Gordon and Owen (1999), Wenzel (1976)
<i>Leptonnycteris nivalis</i> (MX,GT)	<i>Basilia antrozi</i> (MX), <i>Eudusbabekia provirilia</i> (MX), <i>Periglischrus paracaligus</i> (MX)	Graciolli (2001), Morales-Malacara et al. (2002), Sheeler-Gordon and Owen (1999)
<i>Lichonycteris obscura</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Anastrebla modestini</i> (CR), <i>Strebla</i> sp. (CR)	Miller and Tschapka (2009)
<i>Lionycteris spurrelli</i> (BO,BR, CO,EC,GF,GY,PA,PE,SR, VE)	<i>Anastrebla spurrelli</i> (VE), <i>Trichobius lionycteridis</i> (PA, VE)	Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Lonchophylla dekeyseri</i> (BR, CO,CR,EC,NI,PA,PE,VE)	<i>Trichobius lonchophyllae</i> (BR)	Dávalos et al. (2008a), Graciolli and Aguiar (2002)
<i>Lonchophylla robusta</i> (CO,CR, EC,NI,PA,PE,VE)	<i>Anastrebla modestini</i> (CR), <i>Anastrebla nycteridis</i> (CR, PA,VE), <i>Anatrichobius</i>	Dávalos et al. (2008b), Miller and Tschapka (2009), Timm et al. (1989),

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>scorzai</i> (VE), <i>Eldunnia breviceps</i> (CR,PA), <i>Periglischrus</i> sp. (PA), <i>Phalconomus puliciformis</i> (VE), <i>Speiseria ambigua</i> (CR, PA), <i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Trichobius joblingi</i> (PA), <i>Trichobius johnsonae</i> (PA), <i>Trichobius lonchophyllae</i> (CR,PA,VE)	Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Lonchophylla thomasi</i> (VE)	<i>Strebla alvarezii</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Lonchorhina aurita</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PE,SR,SV, VE)	<i>Basilisa wenzelii</i> (VE), <i>Megistopoda aranea</i> (VE), <i>Megistopoda</i> sp. (VE), <i>Nycterophilina parnelli</i> (VE), <i>Ornithodoros azteci</i> (PA), <i>Speiseria ambigua</i> (CR,PA, VE), <i>Strebla altmani</i> (BR,PA, VE), <i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Trichobius dugesioides</i> (PA), <i>Trichobius flagellatus</i> (BR, CR,VE), <i>Trichobius joblingi</i> (PA), <i>Trichobius macrophylli</i> (PA), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius yunkerii</i> (PA)	Gracioli (2001), Gracioli and Linardi (2002), Sampaio et al. (2008f), Timm and LaVal (1998), Timm et al. (1989), Wenzel and Tipton (1966), Wenzel (1976)
<i>Lonchorhina orinocensis</i> (CO, VE)	<i>Nycterophilina parnelli</i> (VE), <i>Strebla altmani</i> (VE), <i>Trichobius ethophallus</i> (VE), <i>Trichobius flagellatus</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE)	Ochoa and Molinari (2008), Wenzel (1976)
<i>Lonchorhina</i> sp. (PY)	<i>Basilisa tiptoni</i> (PY)	Gracioli (2001)
<i>Lophostoma brasiliense</i> (= <i>Tonatia brasiliense</i> , = <i>Tonatia minuta</i>) (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PE,PY,SR, VE)	<i>Mastoptera minuta</i> (BO,BR,PA, PY), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (CR), <i>Pseudostrebla greenwelli</i> (PA,VE), <i>Strebla consocia</i> (PE), <i>Strebla hoogstraali</i> (CR,PA), <i>Strebla tonatiae</i> (BR,VE), <i>Trichobius affinis</i> (VE), <i>Trichobius mendezii</i> (PA), <i>Trichobius silvicolae</i> (CR)	Autino et al. (2011), Dias et al. (2009), Dick and Gettinger (2005), Miller and Tschapka (2009); own record, Sampaio et al. (2008f), Timm and LaVal (1998), Timm et al. (1989), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Lophostoma carrikeri</i> (BO,BR, CO,GF,GY,PE,SR,VE)	<i>Mastoptera minuta</i> (BR), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Pseudostrebla sparsisetis</i> (VE), <i>Stizostrebla longirostris</i> (BR,VE), <i>Strebla tonatiae</i> (VE), <i>Trichobius</i> sp. (VE)	Dias et al. (2009), Wenzel (1976)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Lophostoma</i> (= <i>Tonatia</i>) <i>evotis</i> (BZ,GT,MX,HN)	<i>Mastoptera minuta</i> (GT), <i>Paradyschiria</i> sp. (BZ)	Dick (2006), Hofstede et al. (2004)
<i>Lophostoma silvicolum</i> (= <i>Tonatia silvicola</i>) (BO,BR,CO,CR,EC,GF,GY,HN,NI,PA,PE,PY,SV,SY,VE)	<i>Basilia constricta</i> (EC), <i>Mastoptera minuta</i> (BR,CR,PA,PE,VE), <i>Ornithodoros hasei</i> (PA), <i>Pseudostrebala ribeiroi</i> (PA,PE,VE), <i>Strebala consocia</i> (PE), <i>Strebala guajiro</i> (VE), <i>Strebala kohlsi</i> (PA,PE,VE), <i>Strebala mirabilis</i> (CR), <i>Strebala paramirabilis</i> (PE), <i>Trichobius dugesioides</i> (VE), <i>Trichobius dybasi</i> (PA), <i>Trichobius silvicolae</i> (CR, VE)	Autino et al. (2011), Barquez et al. (2008a), Dias et al. (2009), Gracioli (2001), Miller and Tschapka (2009), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Macrophyllum macrophyllum</i> (AR,BO,BR,BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY,HN,MX,NI,PA,PE,PY,SR,VE)	<i>Basilia constricta</i> (VE), <i>Periglischrus</i> sp. (PA), <i>Strebala altmani</i> (PA,VE), <i>Strebala carolliae</i> (PA), <i>Strebala matsoni</i> (VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius dugesioides</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (PA,VE), <i>Trichobius macrophylli</i> (CR, PA)	Gracioli (2001), Rodriguez and Pineda (2008), Timm et al. (1989), Timm and LaVal (1998), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Macrotus waterhousii</i> (BZ,GT, MX)	<i>Periglischrus delfinadoae</i> (MX)	Sheeler-Gordon and Owen (1999)
<i>Mesophylla ectophylla</i> (PE)	<i>Neotrichobius ectophyllae</i> (PE)	Autino et al. (2011)
<i>Mesophylla</i> ^c <i>macconnelli</i> (BO, BR,CO,CR,EC,GF,GY,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Neotrichobius ectophyllae</i> (VE), <i>Neotrichobius</i> sp. (CR)	Miller and Tschapka (2009), Sampaio et al. (2008c), Wenzel (1976)
<i>Micronycteris hirsuta</i> (BR,CO,CR,EC,GF,GY,HN,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Strebala alvarezi</i> (CR)	Miller and Tschapka (2009)
<i>Micronycteris megalotis</i> (BR, CO,PE,VE)	<i>Basilia bequaerti</i> (CO), <i>Speiseria ambigua</i> (VE), <i>Strebala alvarezi</i> (VE), <i>Strebala tonatae</i> (PE), <i>Trichobius joblingi</i> (BR), <i>Trichobius keenani</i> (VE), <i>Trichobius</i> sp. (VE)	Autino et al. (2011), Bertola et al. (2005), Gracioli (2001), Wenzel (1976)
<i>Micronycteris microtis</i> (BR, BZ,PA,VE)	<i>Beamerella acutascuta</i> (PA), <i>Euschoengastia desmodus</i> (PA), <i>Periglischrus micronycteridis</i> (PA), <i>Perissopalla precaria</i> (PA), <i>Strebala alvarezi</i> (PA,VE), <i>Trichobius joblingi</i> (PA),	Gracioli et al. (2006), Hofstede et al. (2004), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>Trichobius keenani</i> (PA,VE), <i>Trichobius</i> sp. (<i>dugesii</i> complex) (BR)	
<i>Micronycteris minuta</i> (BO,BR, CO,CR,EC,GF,GY,HN,NI, PA,PE,SR,VE)	<i>Mastoptera minuta</i> (BR), <i>Periglischrus micronycteridis</i> (PA), <i>Stizostrebela longirostris</i> (BR), <i>Strebla machadoi</i> (PA,VE), <i>Strebla</i> sp. (BR), <i>Trichobius dugesioides</i> (PA), <i>Trichobius handleyi</i> (CR), <i>Trichobius joblingi</i> (VE)	Autino et al. (2011), Dias et al. (2009), Miller and Tschapka (2009), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Micronycteris schmidtorum</i> (BO,BR,BZ,CO,CR,GF, GT,HN,MX,NI,PA,PE,VE)	<i>Strebla machadoi</i> (VE), <i>Trichobius handleyi</i> (CR), <i>Trichobius</i> sp. (CR)	Miller and Tschapka (2009), Sampaio et al. (2008a), Timm and LaVal (1998), Timm et al. (1989), Wenzel (1976)
<i>Mimon bennettii</i> (BR,CO,GF, GY,SR,VE)	<i>Basilisa lindolphoi</i> (BR)	Graciolli (2004)
<i>Mimon cozumelae</i> (BZ,CO,CR, GT,HN,MX,NI,PA)	<i>Mastoptera minuta</i> (BZ)	Hofstede et al. (2004)
<i>Mimon crenulatum</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Basilisa mimoni</i> (BR,PE), <i>Basilisa tiptoni</i> (BR,CR,PA,PY,VE), <i>Strebla machadoi</i> (PE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE)	Autino et al. (2011), Dias et al. (2009), Graciolli (2001), Hofstede et al. (2004), Komeno and Linhares (1999), Sampaio et al. (2008f), Timm et al. (1989), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Phylloderma stenops</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,PA,PE,SR,VE)	<i>Megistopoda aranea</i> (VE), <i>Megistopoda</i> sp. (<i>proxima</i> complex) (VE), <i>Speiseria ambigua</i> (VE), <i>Strebla christinae</i> (CR,PA), <i>Strebla kohlsi</i> (PE)	Autino et al. (2011), Sampaio et al. (2008b), Timm and LaVal (1998), Timm et al. (1989), Wenzel (1976)
<i>Phyllostomus discolor</i> (BR,BZ, CO,CR,GF,GT,GY,HN, MX,NI,PA,PE,VE)	<i>Aspidoptera busckii</i> (PA), <i>Mastoptera guimaraesi</i> (VE), <i>Megistopoda aranea</i> (PA), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (VE), <i>Strebla chrotopteri</i> (VE), <i>Strebla consocius</i> (VE), <i>Strebla hertigi</i> (BR,CR,PA, PE,VE), <i>Strebla mirabilis</i> (PA), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (BR,CR,PA, VE), <i>Trichobius costalimai</i> (BR,BZ,CR,PA,VE), <i>Trichobius dugesioides</i>	Autino et al. (2011), Dias et al. (2009), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	(BR,VE), <i>Trichobius longipes</i> (PA), <i>Trichobius persimilis</i> (VE)	
<i>Phyllostomus elongates</i> (BR, BO,CO,EC,GF,GY,PE,SR, VE)	<i>Mastoptera minuta</i> (PE), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Nycterophilina coxata</i> (VE), <i>Strebla consocia</i> (BR,VE), <i>Strebla guajiro</i> (BO,VE), <i>Strebla hertigi</i> (PE), <i>Strebla mirabilis</i> (VE), <i>Strebla obtuse</i> (VE), <i>Trichobius dugesioides</i> (BR, VE), <i>Trichobius handleyi</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (BR,BO,VE), <i>Trichobius longipes</i> (VE), <i>Trichobius persimilis</i> (VE)	Autino et al. (2011), Graciolli and Aguiar (2002), Graciolli and Linardi (2002); own record, Wenzel (1976)
<i>Phyllostomus hastatus</i> (BO,BR, CO,CR,GF,GT,GY,HN,NI, PA,PE,PY,SR,VE)	<i>Aspidoptera buscki</i> (VE), <i>Aspidoptera falcate</i> (VE), <i>Blankaartia sinnamaryi</i> (PA), <i>Mastoptera guimaraesi</i> (PA, PY,VE), <i>Mastoptera minuta</i> (BR,PE), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Megistopoda aranea</i> (VE), <i>Megistopoda</i> sp. (<i>proxima</i> complex) (VE), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (VE), <i>Microtrombicula carmenae</i> (= <i>Trombicula carmenae</i>) (PA), <i>Paratrichobius</i> sp. (<i>salvini</i> complex) (VE), <i>Periglischrus inflatiseta</i> (PA), <i>Periglischrus tiptoni</i> (PA), <i>Speiseria ambigua</i> (PA), <i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Strebla consocius</i> (BR,PE, VE), <i>Strebla guajiro</i> (VE), <i>Strebla hertigi</i> (CR,PA), <i>Strebla kohlsi</i> (<i>mirabilis</i> complex) (PE), <i>Strebla mirabilis</i> (PA,VE), <i>Trichobius costalimai</i> (CR), <i>Trichobius dugesioides</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (PA,VE), <i>Trichobius longipes</i> (BR,PA, PY,VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (PA), <i>Trichobius silvicolae</i> (VE), <i>Trichobius yunkerii</i> (PA)	Autino et al. (2011), Dias et al. (2009), Dick and Gettinger (2005), Miller and Tschapka (2009), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966), Whitaker and Mumford (1977)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Phyllostomus</i> sp. (AR)	<i>Basilisa speiseri</i> (AR,BR)	Graciolli (2001)
<i>Phyllostomus</i> sp. (PA)	<i>Mastoptera guimaraesi</i> (PA), <i>Mastoptera minuta</i> (PA), <i>Trichobius longipes</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Phyllostomus</i> sp. (GT)	<i>Strebla mirabilis</i> (GT)	Dick (2006)
<i>Platyrrhinus aurarius</i> (GY,SR,VE)	<i>Paratrachobius</i> sp. (<i>longicrus</i> complex) (VE), <i>Strebla paramirabilis</i> (VE), <i>Trichobius angulatus</i> (VE), <i>Trichobius assimilis</i> (VE)	Sampaio et al. (2008e), Wenzel (1976)
<i>Platyrrhinus brachycephalus</i> (BO,BR,CO,EC,GF,GY,PE,SR,VE)	<i>Megistopoda aranea</i> (PE), <i>Paratrachobius dunni</i> (PE), <i>Paratrachobius</i> sp. (<i>salvini</i> complex) (VE), <i>Strebla consocia</i> (PE)	Autino et al. (2011), Sampaio et al. (2008a), Wenzel (1976)
<i>Platyrrhinus</i> (= <i>Vampyrops</i>) <i>helleri</i> (BO,BR,BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY,HN,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Amblyomma cajennense</i> (PA), <i>Amblyomma</i> sp. (PA), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Megistopoda</i> sp. (VE), <i>Neotrichobius</i> sp. (<i>delicatus</i> complex) (VE), <i>Nycterophilia fairchildi</i> (VE), <i>Ornithodoros hasei</i> (PA), <i>Paratrachobius</i> sp. (PA), <i>Paratrachobius</i> sp. (BZ), <i>Paratrachobius</i> sp. (<i>salvini</i> ?) (VE), <i>Periglischrus iheringi</i> (PA), <i>Strebla consocius</i> (VE), <i>Trichobius dugesii</i> (VE), <i>Trichobius lionycteridis</i> (VE), <i>Trichobius tiptoni</i> (VE), <i>Trichobius uniformis</i> (VE)	Hofstede et al. (2004), Miller et al. (2008), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Platyrrhinus</i> (= <i>Vampyrops</i>) <i>lineatus</i> (BO,BR,CO,EC,PA,PY,SR,UY,VE)	<i>Aspidoptera falcate</i> (PY), <i>Paradyschiria salvini</i> (PY), <i>Paratrachobius</i> aff. <i>Longicrus</i> (BR), <i>Paratrachobius longicrus</i> (BR), <i>Paratrachobius</i> sp. (BR), <i>Trichobius angulatus</i> (BR, PY), <i>Trichobius</i> sp. (BR)	Dick and Gettinger (2005), Eriksson et al. (2011), Graciolli and Aguiar (2002), Whitaker and Mumford (1977)
<i>Platyrrhinus umbratus</i> (CO,VE)	<i>Aspidoptera falcate</i> (VE), <i>Megistopoda</i> sp. (VE), <i>Paratrachobius</i> sp. (<i>longicrus</i> complex) (VE), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobius</i>	Sampaio et al. (2008a), Wenzel (1976)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius persimilis</i> (VE), <i>Trichobius vampyropis</i> (VE)	
<i>Platyrrhinus</i> (= <i>Vampyrops</i>) <i>vittatus</i> ^a (CO,CR,PA,VE)	<i>Ichoronyssus</i> sp. (PA), <i>Paratrachobius</i> sp. (PA), <i>Paratrachobius</i> sp. (<i>longicrus</i> ?) (VE), <i>Periglischrus iheringi</i> (PA), <i>Speiseria ambigua</i> (PA), <i>Trichobius vampyropis</i> (PA, VE)	Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966), Velazco et al. (2008), (Velazco 2005 ^a)
<i>Rhinophylla fischeriae</i> (BO,BR, CO,EC,PE,VE)	<i>Neotrichobius delicatus</i> (PE)	Autino et al. (2011), Sampaio et al. (2008a)
<i>Rhinophylla pumilio</i> (BO,BR, CO,EC,GF,GU,PE,SR,VE, PE)	<i>Aspidoptera falcata</i> (PE), <i>Neotrichobius</i> sp. (<i>delicatus</i> complex) (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (VE)	Autino et al. (2011), Sampaio et al. (2008a), Wenzel (1976)
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i> (VE)	<i>Aspidoptera falcata</i> (VE), <i>Trichobius costalimai</i> (VE), <i>Trichobius dugesioides</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Sturnira bidens</i> (CO,EC,PE, VE)	<i>Trichobius hispidus</i> (VE)	Pacheco et al. (2008a), Wenzel (1976)
<i>Sturnira bogotensis</i> (VE)	<i>Trichobius petersoni</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Sturnira erythromos</i> (AR,BO, BR,CO,EC,PE,VE)	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (AR), <i>Megistopoda proxima</i> (AR), <i>Megistopoda</i> sp. (<i>proxima</i> complex) (VE), <i>Periglischrus ojasii</i> (BO), <i>Trichobius joblingi</i> (VE), <i>Trichobius petersoni</i> (BO, VE)	Autino et al. (2009), Barquez and Diaz (2008), Dick et al. (2007), Wenzel (1976)
<i>Sturnira lilium</i> (AR,BO,BR, BZ,CO,CR,GT,HN,MX, PA,PE,PY,UY,VE)	<i>Aspidoptera delatorrei</i> (BO,BZ, CR,GT,PA), <i>Aspidoptera falcate</i> (BR,BZ,PE,PY,VE), <i>Aspidoptera phyllostomatis</i> (AR), <i>Mastoptera</i> sp. (<i>minuta</i> complex) (VE), <i>Megistopoda aranea</i> (VE), <i>Megistopoda proxima</i> (AR,BR,BO,BZ,CR, PA,PY,PE), <i>Megistopoda</i> sp. (<i>proxima</i> complex) (VE), <i>Megistopoda theodori</i> (BO), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (GT), <i>Metelasmus wenzeli</i> (BR), <i>Paradyschiria parvuloides</i> (PA), <i>Paraeuctenodes similis</i> (BR), <i>Paratrachobius longicrus</i>	Autino et al. (2009), Autino et al. (2011), Bärtschi (2000), Barquez et al. (2008c), Bertola et al. (2005), Dick (2006), Dick and Gettinger (2005), Dick et al. (2007), Eriksson et al. (2011), Graciolli and Aguiar (2002), Graciolli and Bianconi (2007), Graciolli and Rui (2001), Miller and Tschapka (2009); own record, Sheeler-Gordon and Owen (1999), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Sturnira ludovici</i> (CO,CR,EC, GT,GY,HN,MX,NI,PA,PY, SV,VE)	(BR), <i>Periglischrus aitkeni</i> (BO,PA), <i>Periglischrus ojasii</i> (MX), <i>Speiseria ambigua</i> (VE), <i>Strebla galindoi</i> (VE), <i>Strebla guajiro</i> (VE), <i>Strebla hertigi</i> (VE), <i>Strebla tonatae</i> (VE), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobioides perspicillatus</i> (PA,VE), <i>Trichobius costalimai</i> (VE), <i>Trichobius dugesioides</i> (VE), <i>Trichobius furmani</i> (BR), <i>Trichobius joblingi</i> (BR,VE), <i>Trichobius lionycteridis</i> (VE), <i>Trichobius lonchophyllae</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius parasparsus</i> (VE), <i>Trichobius phyllostomae</i> (BR), <i>Trichobius</i> sp. (BR), <i>Trichobius uniformis</i> (BR)	Dick et al. (2007), Pacheco et al. (2008b), Sheeler-Gordon and Owen (1999), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Sturnira magna</i> (BO,BR,CO, EC,PE)	<i>Aspidoptera falcata</i> (PE)	Autino et al. (2011), Pacheco et al. (2008a)
<i>Sturnira mordax</i> (CR,PA)	<i>Megistopoda</i> sp. (CR), <i>Trichobius</i> sp. (CR)	Timm et al. (1989)
<i>Sturnira oporaphilum</i> (AR,BO, BR,EC,PE)	<i>Megistopoda proxima</i> (AR), <i>Periglischrus ojasii</i> (BO)	Autino et al. (2009), Barquez and Diaz (2008), Dick et al. (2007)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Sturnira</i> sp. (PE)	<i>Aspidoptera falcate</i> (PE), <i>Megistopoda proxima</i> (PE)	Autino et al. (2011)
<i>Sturnira</i> sp. (BO)	<i>Megistopoda theodori</i> (BO), <i>Periglischrus ojasii</i> (BO), <i>Trichobius petersoni</i> (BO)	Dick et al. (2007)
<i>Sturnira</i> sp. (PA)	<i>Periglischrus aitkeni</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Sturnira</i> sp. (VE)	<i>Trichobius hispidus</i> (VE)	Wenzel (1976)
<i>Sturnira tildae</i> (BR,PE,VE)	<i>Aspidoptera falcate</i> (BR,VE,PE), <i>Megistopoda proxima</i> (BR, PE), <i>Megistopoda</i> sp. (<i>proxima</i> complex) (VE), <i>Nycterophilina parnelli</i> (VE), <i>Strebla guajiro</i> (VE), <i>Strebla wiedemanni</i> (PE), <i>Trichobius joblingi</i> (VE), <i>Trichobius parasarsus</i> (VE)	Autino et al. (2011), Bertola et al. (2005), Graciolli and Aguiar (2002), Wenzel (1976)
<i>Tonatia bidens</i> (AR,BO,BR, BZ,CR,GT,PY,PA)	<i>Strebla christinae</i> (CR), <i>Strebla galindoi</i> (CR), <i>Trichobius</i> sp. (CR)	Barquez and Diaz (2008), Miller and Tschapka (2009), Timm et al. (1989)
<i>Tonatia saurophila</i> (BR,BZ, PE)	<i>Strebla galindoi</i> (BR,PE)	Autino et al. (2011), Dias et al. (2009), Hofstede et al. (2004)
<i>Tonatia</i> sp. (PA)	<i>Trichobius dugesioides</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Tonatia</i> sp. (PA)	<i>Basilina tiptoni</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Trachops cirrhosis</i> (BO,BR, BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY, HN,MX,NI,PA,PE,SR,SV, VE)	<i>Ornithodoros brodyi</i> (PA), <i>Ornithodoros hasei</i> (PA), <i>Paradyschiria curvata</i> (VE), <i>Periglischrus tiptoni</i> (PA), <i>Periglischrus vargasi</i> (PA), <i>Speiseria ambigua</i> (PA), <i>Speiseria magniocolus</i> (VE), <i>Strebla altmani</i> (PA), <i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Strebla consocius</i> (VE), <i>Strebla diphyllae</i> (GT), <i>Strebla kohlsi</i> (<i>mirabilis</i> complex) (PE), <i>Strebla mirabilis</i> (BZ,CR,GT, PA,VE), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius dugesii</i> (PA), <i>Trichobius dugesioides</i> (BR,BZ,CR,PA,VE), <i>Trichobius joblingi</i> (PA,VE), <i>Trichobius lionycteridis</i> (BZ), <i>Trichobius</i> sp., closely related to <i>T. ethophallus</i> (CR)	Autino et al. (2011), Bärtschi (2000), Dick (2006), Graciolli and Linardi (2002), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Miller et al. (2008), Timm et al. (1989), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Trinnycteris</i> (= <i>Micronycteris nicefori</i>) (BO,BR,BZ,CO,CR,GF,GT,GY,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Parastrebla handleyi</i> (PA), <i>Strebla alvarezi</i> (PA), <i>Strebla obtuse</i> (PE,VE), <i>Trichobius dugesii</i> (VE), <i>Trichobius joblingi</i> (PA,VE), <i>Trichobius keenani</i> (PA)	Autino et al. (2011), Wenzel and Tipton (1966), Wenzel (1976)
<i>Uroderma bilobatum</i> (BO,BR,BZ,CO,CR,GF,GT,GY,HN,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Aspidoptera buscki</i> (VE), <i>Aspidoptera falcate</i> (VE), <i>Basilisa constricta</i> (PE), <i>Basilisa ferrisi</i> (CO), <i>Neotrichobius</i> sp. (<i>delicatus</i> complex) (VE), <i>Neotrichobius stenopterus</i> (PA), <i>Ornithodoros hasei</i> (PA), <i>Paratrachobius dunnii</i> (BR,BZ,CR,PA,PE,VE), <i>Periglischrus iheringi</i> (PA), <i>Trichobius caecus</i> (VE), <i>Trichobius costalimai</i> (PA), <i>Trichobius joblingi</i> (PA,VE), <i>Trichobius keenani</i> (PA), <i>Trichobius longipes</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trichobius parasarsus</i> (VE), <i>Trichobius urodermae</i> (PA,VE)	Autino et al. (2011), Graciolli (2001), Graciolli and Aguiar (2002), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Sampaio et al. (2008f), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Uroderma magnirostrum</i> (BO, BR,CO,EC,GT,GY,HN,MX,NI,PA,PE,VE)	<i>Metelasmus pseudopterus</i> (VE), <i>Neotrichobius</i> sp. (<i>delicatus</i> complex) (VE), <i>Paratrachobius dunnii</i> (VE), <i>Strebla christinae</i> (VE), <i>Strebla wiedemanni</i> (VE), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE)	Sampaio et al. (2008b), Wenzel (1976)
<i>Vampyressa bidens</i> (BO,BR,CO,EC,GF,GY,PE,SR,VE)	<i>Paratrachobius dunnii</i> (PE), <i>Paratrachobius</i> sp. (<i>salvini</i> complex) (VE)	Autino et al. (2011), Wenzel (1976)
<i>Vampyressa nymphaea</i> (CO,CR,EC,NI,PA)	<i>Aspidoptera busckii</i> (PA), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (PA)	Tavares et al. (2008), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Vampyressa pusilla</i> (AR,BR,BZ,CR,PA,VE)	<i>Neotrichobius delicatus</i> (CR,VE), <i>Neotrichobius stenopterus</i> (PA), <i>Periglischrus iheringi</i> (PA), <i>Trombicula dunnii</i> (PA)	Barquez and Diaz (2008), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Vampyressa</i> sp. (PA)	<i>Paratrachobius dunnii</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Vampyrodes caraccioli</i> (BO, BR,BZ,CO,CR,EC,GF,GT,GY,HN,MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Paratrachobius</i> sp. (<i>salvini</i> complex) (VE), <i>Periglischrus iheringi</i> (PA), <i>Strebla vespertilionis</i> (PA)	Miller et al. (2008), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Vampyrum spectrum</i> (BR,BZ, CO,CR,EC,GF,GT,GY,HN, MX,NI,PA,PE,SR,VE)	<i>Tecomatlana vesperuginis</i> (= <i>Hooperella vesperuginis</i> , = <i>Trombicula vesperuginis</i>) (PA), <i>Trombicula longicalcar</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
Vespertilionidae		
<i>Antrozous pallidus</i> (MX)	<i>Basilisa antrozi</i> (MX)	Graciolli (2001)
<i>Corynorhinus townsendii</i> (MX)	<i>Acanthopthirius plecotius</i> (MX), <i>Basilisa corynorhini</i> (MX), <i>Carios yumatensis</i> (MX), <i>Cryptonyssus</i> sp. (MX), <i>Ichoronyssus</i> sp. (MX), <i>Macronyssus cyclaspis</i> (MX), <i>Mircotrombicula carmenae</i> (MX), <i>Trichobius corynorhini</i> (MX)	Villegas-Guzman et al. (2005)
<i>Eptesicus brasiliensis</i> (AR,BR, CO,CR,EC,GT,MX,PA,PE, PY,UY,VE)	<i>Anatrichobius passosi</i> (BR), <i>Basilisa andersoni</i> (UY), <i>Basilisa carteri</i> (BR), <i>Basilisa constricta</i> (CO), <i>Basilisa currani</i> (BR), <i>Basilisa mirandariberoi</i> (BR), <i>Basilisa ortizi</i> (VE), <i>Basilisa plaumanni</i> (AR,BR,UY), <i>Basilisa speiseri</i> (BR), <i>Basilisa wenzeli</i> (PA,PY)	Autino et al. (2004), Barquez et al. (2008c), Graciolli and Bianconi (2007), Graciolli (2001, 2004), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Eptesicus diminutus</i> (AR)	<i>Basilisa neamericana</i> (AR)	Autino et al. (2009)
<i>Eptesicus furinalis</i> (AR,BO, BR,BZ,CR,GF,GT,GY,HN, MX,NI,PA,PE,PY,SR,UY, VE)	<i>Basilisa andersoni</i> (UY), <i>Basilisa bequaerti</i> (BZ,PY), <i>Basilisa carteri</i> (PY), <i>Basilisa hughscotti</i> (BR), <i>Basilisa neamericana</i> (AR), <i>Basilisa ortizi</i> (BZ,CR,VE), <i>Basilisa plaumanni</i> (AR,UY), <i>Basilisa wenzeli</i> (VE), <i>Hershkovitzia</i> sp. (BZ)	Autino et al. (2004, 2009), Bärtschi (2000), Barquez et al. (2008c), Graciolli (2001), Graciolli and Aguiar (2002), Miller and Tschapka (2009), Nava et al. (2007)
<i>Eptesicus fuscus</i> (BR,BZ,CO, CR,GT,HN,MX,NI,PA,VE)	<i>Basilisa forcipata</i> (MX), <i>Basilisa plaumanni</i> (BR), <i>Basilisa wenzeli</i> (VE)	Graciolli (2001), Miller et al. (2008)
<i>Eptesicus</i> sp. (VE)	<i>Basilisa ortizi</i> (VE)	Guimaraes (1977)
<i>Eptesicus</i> sp. (CR,VE)	<i>Basilisa ortizi</i> (VE), <i>Basilisa</i> sp. (CR)	Graciolli (2001)
<i>Histiotus laeophotis</i> (AR,BO, BR,PE)	<i>Basilisa plaumanni</i> (AR), <i>Ornithodoros</i> sp. (<i>hasei</i> complex) (AR)	Autino et al. (2009), Barquez and Diaz (2008), Nava et al. (2007)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Histiotus macrotus</i> (AR,BO, BR,CL,PE)	<i>Basilina plaumanni</i> (AR), <i>Basilina</i> sp. (<i>velatus</i> ?) (AR)	Autino et al. (2009), Barquez and Diaz (2008), Graciolli et al. (2007)
<i>Histiotus montanus</i> (AR,BO, BR,CL,CO,PY,UY)	<i>Basilina plaumanni</i> (PY), <i>Basilina</i> sp. <i>Velatus</i> (AR)	Gonzalez and Barquez (2008), Graciolli (2001), Graciolli et al. (2007)
<i>Histiotus</i> sp. (UY)	<i>Basilina plaumanni</i> (UY)	Graciolli et al. (2007)
<i>Histiotus</i> sp. (CO)	<i>Basilina wenzeli</i> (CO)	Graciolli et al. (2007)
<i>Histiotus velatus</i> (AR,BO,BR, CL)	<i>Basilina andersoni</i> (BR), <i>Basilina plaumanni</i> (BR), <i>Basilina velatus</i> (AR,CL), <i>Megistopoda aranea</i> (BR), <i>Ornithodoros</i> sp. (BR), <i>Steatonyssus</i> sp. (BR)	Bertola et al. (2005), Gonzalez and Barquez (2008), Graciolli (2001, 2004), Graciolli et al. (2007), Whitaker and Mumford (1977)
<i>Idionycteris phyllotis</i> (= <i>Corynorhinus mexicanus</i>) (MX)	<i>Carios yumatensis</i> (MX), <i>Cryptonyssus</i> sp. (MX), <i>Ichoronyssus</i> sp. (MX), <i>Macronyssus cyclaspis</i> (MX), <i>Microtrombicula carmenae</i> (MX), <i>Ornithonyssus pipistrelli</i> (MX), <i>Spinturnix americanus</i> (MX), <i>Trichobius corynorhini</i> (MX)	Villegas-Guzman et al. (2005)
<i>Lasiurus borealis</i> (BR,PA,PY)	<i>Basilina ferruginea</i> (BR,PA,PY), <i>Basilina speiseri</i> (BR)	Graciolli (2001, 2004), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Lasiurus castaneus</i> (BR,CR, PA,PY)	<i>Basilina handleyi</i> (PA,PY)	Graciolli (2001), Pineda et al. (2008), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Lasiurus egregious</i> (BR,CO, PA)	<i>Strebla carolliae</i> (PA), <i>Strebla vespertilionis</i> (PA)	Sampaio et al. (2008d), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Lasiurus</i> sp. (VE)	<i>Basilina ferrisi</i> (VE)	Graciolli (2001)
<i>Myotis albescens</i> (AR,BO,BR, CO,CR,EC,GT,GY,HN, MX,NI,PA,PE,PY,SR,UY, VE)	<i>Amblyomma triste</i> (UY), <i>Anatrichobius passosi</i> (BR), <i>Anatrichobius scorzai</i> (AR), <i>Basilina anceps</i> (CR), <i>Basilina andersoni</i> (BR,UY), <i>Basilina carteri</i> (AR,BR,PY,UY), <i>Basilina constricta</i> (EC), <i>Basilina costaricensis</i> (CR), <i>Basilina currani</i> (BR), <i>Basilina dubia</i> (PE,VE), <i>Basilina dummi</i> (PA,PY,VE), <i>Basilina ferrisi</i> (VE), <i>Basilina manu</i> (PE), <i>Basilina mirandariberoi</i> (BR), <i>Basilina plaumanni</i> (BR), <i>Basilina product</i> (MX,BR),	Autino et al. (2004, 2009, 2011), Barquez et al. (2008b), Bertola et al. (2005), Dias et al. (2009), Graciolli (2001, 2004), Guimaraes (1977), Maa (1968), Miller and Tschapka (2009), Nava et al. (2007), Timm et al. (1989), Venzal et al. (2008), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>Basilisa</i> sp. (BR), <i>Basilisa typhlops</i> (VE), <i>Myodopsylla isidori</i> (AR,UY), <i>Myodopsylla wolfssohni</i> (PE), <i>Ornithodoros</i> sp. (<i>hasei</i> complex) (AR)	
<i>Myotis californicus</i> (GT,MX)	<i>Basilisa antrozi</i> (MX)	Arroyo-Cabrales and Perez (2008), Graciolli (2001)
<i>Myotis</i> cf. <i>albescens</i> (BR)	<i>Basilisa</i> sp. (BR)	Graciolli and Linardi (2002)
<i>Myotis</i> cf. <i>nigricans</i> (BR)	<i>Basilisa ferrisi</i> (BR)	Graciolli and Linardi (2002)
<i>Myotis chiloensis</i> (AR,CL,PA)	<i>Anatrichobius scorzai</i> (PA), <i>Basilisa currani</i> (AR), <i>Basilisa silvae</i> (CL), <i>Ichoronyssus</i> sp. (PA), <i>Joblingia schmidti</i> (PA), <i>Macronyssus crosbyi</i> (= <i>Ichoronyssus crosbyi</i>) (PA), <i>Periglischrus tiptoni</i> (PA), <i>Spinturnix americanus</i> (PA)	Graciolli (2001), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Myotis dinellii</i> (AR,BO)	<i>Myodopsylla isidori</i> (AR)	Autino et al. (2009), Barquez and Diaz (2008)
<i>Myotis elegans</i> (BZ,CR,GT, HN,MX,NI)	<i>Basilisa anceps</i> (BZ,CR)	Hofstede et al. (2004), Miller and Rodriguez (2008), Miller and Tschapka (2009), Timm et al. (1989)
<i>Myotis keaysi</i> (AR,BO,BZ,CO, CR,EC,GT,HN,MX,NI,PA, PE,VE)	<i>Anatrichobius scorzai</i> (AR,BO, CR,VE), <i>Basilisa anceps</i> (BZ), <i>Basilisa carteri</i> (AR), <i>Myodopsylla isidori</i> (AR), <i>Trichobius caecus</i> (VE)	Autino et al. (2009), Barquez et al. (2008c), Dick et al. (2007), Hofstede et al. (2004), Miller and Tschapka (2009), Wenzel (1976)
<i>Myotis levis</i> (AR,BR,UY)	<i>Anatrichobius passosi</i> (BR), <i>Basilisa andersoni</i> (UY), <i>Basilisa carteri</i> (AR), <i>Basilisa currani</i> (AR), <i>Myodopsylla isidori</i> (AR,UY)	Autino et al. (2004, 2009), Bertola et al. (2005), Graciolli (2001)
<i>Myotis nesopolus</i> (CO,VE)	<i>Trichobius costalimai</i> (VE)	Velazco and Soriano (2008), Wenzel (1976)
<i>Myotis nigricans</i> (AR,BR,BO, CO,CR,EC,GT,HN,MX,NI, PA,PE,PY,UY,VE)	<i>Anatrichobius scorzai</i> (BO,CR, PA,VE), <i>Antricola mexicanus</i> (PA), <i>Basilisa anceps</i> (BR,CO, CR,PA,PE,PY,VE), <i>Basilisa andersoni</i> (BR,UY), <i>Basilisa anomala</i> (NI), <i>Basilisa carteri</i> (AR,BO,BR), <i>Basilisa constricta</i> (EC,PE,VE),	Autino et al. (2009), Barquez et al. (2008c), Bertola et al. (2005), Camilotti et al. (2010), Dick (2006), Dick et al. (2007), Graciolli (2001, 2004), Graciolli and Aguiar (2002), Miller and

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	<i>Basilisa dubia</i> (BR), <i>Basilisa dunnii</i> (PA), <i>Basilisa ferrisi</i> (CR,CO,GT,GY,PY,VE), <i>Basilisa guimaraesi</i> (BR), <i>Basilisa hughscotti</i> (BR), <i>Basilisa juquiensis</i> (BR), <i>Basilisa lindolphi</i> (BR), <i>Basilisa manu</i> (PE), <i>Basilisa myotis</i> (PA), <i>Basilisa peruvia</i> (PE), <i>Basilisa plaumanni</i> (BR), <i>Basilisa product</i> (BR), <i>Basilisa rondanii</i> (GT,HN), <i>Basilisa</i> sp. (CR), <i>Basilisa</i> sp. (BO), <i>Basilisa</i> sp. (BR), <i>Basilisa</i> sp. (CO), <i>Basilisa speiseri</i> (BR), <i>Chirotonyssus robustipes</i> (= <i>Ichoronyssus robustipes</i>) (PA), <i>Dermacentor halli</i> (PA), <i>Ichoronyssus</i> sp. (PA), <i>Joblingia schmidti</i> (GT,PA), <i>Megistopoda aranea</i> (BR), <i>Megistopoda proxima</i> (BR), <i>Metelasmus pseudopterus</i> (VE), <i>Myodopsylla isidori</i> (AR), <i>Paratrichobius longicrus</i> (BR), <i>Rhynchopsyllus pulex</i> (AR), <i>Spinturnix americanus</i> (PA), <i>Spinturnix</i> sp. (PA), <i>Sternopsylla distincta</i> (PA), <i>Trichobius parasiticus</i> (VE), <i>Trombicula monops</i> (PA)	Tschapka (2009); own record, Timm et al. (1989), Wenzel (1976), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Myotis nigricans</i> or <i>Myotis chiloensis</i> (clear determination is not possible, for occurrence see the respective species)	<i>Anatrichobius scorzai</i> (PA), <i>Joblingia schmidti</i> (PA), <i>Macronyssus crosbyi</i> (= <i>Ichoronyssus crosbyi</i>) (PA), <i>Paraspinturnix globosus</i> (PA), <i>Spinturnix americanus</i> (PA), <i>Sternopsylla distincta</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Myotis oxyotus</i> (BO,CO,CR, EC,PA,PE,VE)	<i>Anatrichobius scorzai</i> (VE)	Aguirre et al. (2008), Wenzel (1976)
<i>Myotis riparius</i> (AR,BO,BR, CO,CR,EC,GF,HN,NI,PA, PE,PY,SR,UY,VE)	<i>Basilisa anceps</i> (BR,VE), <i>Basilisa andersoni</i> (UY), <i>Basilisa carteri</i> (AR), <i>Basilisa ferrisi</i> (VE), <i>Basilisa hughscotti</i>	Autino et al. (2004, 2009), Barquez et al. (2008c), Dias et al. (2009), Graciolli (2001, 2004),

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
	(BR), <i>Basilisa juquiensis</i> (BR), <i>Basilisa manu</i> (PE), <i>Basilisa ortizi</i> (VE), <i>Basilisa</i> sp. (BO), <i>Basilisa</i> sp. (BR), <i>Myodopsylla isidori</i> (UY), <i>Periglischrus</i> sp. (BO), <i>Steatonyssus</i> sp. (BR)	Graciolli and Aguiar (2002), Graciolli et al. (2007); own record, Whitaker and Mumford (1977)
<i>Myotis ruber</i> (BO,BR,PA,UY)	<i>Anatrichobius passosi</i> (BR), <i>Basilisa currani</i> (BR), <i>Basilisa ruiae</i> (BR), <i>Basilisa</i> sp. (BR), <i>Joblingia</i> sp. (BR), <i>Myodopsylla isidori</i> (BR)	Barquez and Diaz (2008), Bertola et al. (2005), Graciolli (2001, 2004), Graciolli and Bianconi (2007)
<i>Myotis simus</i> (AR,BO,BR,CO, EC,PA,PE,PY,VE)	<i>Basilisa anceps</i> (PA), <i>Basilisa ferrisi</i> (VE), <i>Myodopsylla isidori</i> (PE,PY,VE), <i>Spinturnix americanus</i> (PA)	Barquez and Diaz (2008), Graciolli (2001), Guimaraes (1977), Wenzel and Tipton (1966)
<i>Myotis</i> sp. (PA)	<i>Anatrichobius scorzai</i> (PA), <i>Joblingia schmidti</i> (PA), <i>Trombicula soucouyanti</i> (PA)	Wenzel and Tipton (1966)
<i>Myotis</i> sp. (CR)	<i>Basilisa anceps</i> (CR)	Miller and Tschapka (2009)
<i>Myotis</i> sp. (BR)	<i>Basilisa andersoni</i> (BR)	Graciolli (2004)
<i>Myotis</i> sp. (BR)	<i>Basilisa dunni</i> (BR)	Graciolli and Linardi (2002)
<i>Myotis</i> sp. (BR)	<i>Basilisa currani</i> (BR)	Graciolli (2004)
<i>Myotis</i> sp. (BR)	<i>Basilisa juquiensis</i> (BR)	Graciolli (2001)
<i>Myotis</i> sp. (BR)	<i>Basilisa juquiensis</i> (BR)	Graciolli (2004)
<i>Myotis</i> sp. (BR)	<i>Basilisa lindolphi</i> (BR)	Graciolli (2004)
<i>Myotis</i> sp. (GT)	<i>Trichobius major</i> (GT)	Dick (2006)
<i>Myotis</i> sp. (MX)	<i>Basilisa traubi</i> (MX)	Maa (1968)
<i>Myotis</i> sp. (MX)	<i>Basilisa traubi</i> (MX)	Graciolli (2001)
<i>Myotis</i> sp. (VE)	<i>Myodopsylla isidori</i> (VE)	Graciolli (2001)
<i>Myotis thysanodes</i> (MX)	<i>Myodopsylla isidori</i> (MX)	Graciolli (2001)
<i>Myotis vivesi</i> (MX)	<i>Basilisa pizonychus</i> (MX)	Graciolli (2001)
<i>Pipistrellus hesperus</i> (MX)	<i>Basilisa forcipata</i> (MX)	Graciolli (2001)
<i>Rhogeessa aeneus</i> (BZ,MX)	<i>Basilisa</i> sp. (BZ)	Arroyo-Cabrales and Ticul Alvarez Castaneda (2008), Hofstede et al. (2004)
<i>Rhogeessa minutilla</i> (CO,VE)	<i>Trichobius sphaeronotus</i> (VE)	Soriano and Molinari (2008), Wenzel (1976)
<i>Rhogeessa io</i> (BO,BR,CO, CREC,GF,GY,NI,PA,SR, VE)	<i>Basilisa anceps</i> (CR)	Miller and Tschapka (2009), Soriano and Tavares (2008)
<i>Rhogeessa tumida</i> (BO,BR,CO, CR,EC,GF,GT,GY,MX,NI, PA,PE,SR,VE)	<i>Basilisa anomala</i> (VE), <i>Myodopsylla isidori</i> (MX,GT, VE), <i>Spinturnix subacuminatus</i> (PA)	Graciolli (2001), Guimaraes (1977), Miller et al. (2008), Wenzel and Tipton (1966)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
Thyropteridae		
<i>Thyroptera discifera</i> (BO,BR, CO,CR,EC,GF,GY,NI,PA, PE,SR,VE)	<i>Hershkovitzia cabala</i> (BR), <i>Hershkovitzia inaequalis</i> (PE), <i>Hershkovitzia primitive</i> (CO,CR), <i>Myodopsylla isidori</i> (PE)	Aguirre et al. (2008), Graciolli (2001), Miller and Tschapka (2009)
Bat, no further description		
<i>Alexfainia munozi</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Chirotonyssus venezolanus</i> (= <i>Ichoronyssus venezolanus</i>) (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Euschoengastia desmodus</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Euschoengastia megastyrax</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Eutrombicula goeldii</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Spelaeorynchus latus</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Steatonyssus occidentalis</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Tecomatlana sandovali</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Tecomatlana vesperuginis</i> (= <i>Hooperella vesperuginis</i> , = <i>Trombicula vesperuginis</i>) (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Trombicula longicalcar</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Trombicula monops</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
No host record/host unknown		
<i>Antricola mexicanus</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Basilina</i> sp. (BR)		Graciolli and Linardi (2002)
<i>Basilina bellardii</i> (MX)		Graciolli (2001)
<i>Basilina carteri</i> (PY)		Graciolli (2001)
<i>Basilina constricta</i> (EC,VE)		Graciolli (2001)
<i>Basilina costaricensis</i> (CR)		Graciolli (2001)
<i>Basilina dubia</i> (PE)		Graciolli (2001)
<i>Basilina ferrisi</i> (CR,CO,PY,PE,VE)		Graciolli (2001)
<i>Basilina ferruginea</i> (BR,PY)		Graciolli (2001)
<i>Basilina plaumanni</i> (AR)		Graciolli (2001)
<i>Basilina silvae</i> (CL)		Graciolli (2001)
<i>Basilina speiseri</i> (BR)		Graciolli (2001)
<i>Basilina wenzeli</i> (VE)		Graciolli (2001)
<i>Exastinion clovisi</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Hormopsylla kyriophila</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Joblingia schmidti</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Megistopoda aranea</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Paratrichobius dunni</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Ptilopsylla dunni</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Rhynchopsyllus megastigmata</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)
<i>Strebla</i> sp. (BR)		Graciolli and Linardi (2002)
<i>Trichobioides perspicillatus</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius caecus</i> (BR)		Graciolli and Linardi (2002)
<i>Trichobius costalimai</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius diphyllae</i> (GT)		Dick (2006)

(continued)

Table 5.1 (continued)

Host (occurrence)	Parasite (occurrence parasite with host)	References
<i>Trichobius dugesii</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius dugesioides</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius longipes</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius parasiticus</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius sparsus</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius uniformis</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius yunkerii</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Trichobius</i> sp. (GT)		Dick (2006)
<i>Strebla galindoi</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Strebla hertigi</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Strebla wiedemanni</i> (GT)		Dick (2006)
<i>Sternopsylla distincta</i> (PA)		Wenzel and Tipton (1966)

Names in parentheses declare synonym name. Country codes: AR = Argentina, BO = Bolivia, BR = Brazil, BZ = Belize, CL = Chile, CR = Costa Rica, CO = Colombia, EC = Ecuador, GT = Guatemala, GF = French Guiana, GY = Guyana, HN = Honduras, MX = Mexico, NI = Nicaragua, PA = Panama, PY = Paraguay, PE = Peru, SR = Suriname, UY = Uruguay, VE = Venezuela

^aSpecies split

^bSpecies complex (iucnredlist.org)

^cTentatively assigned to this species (Dick 2006)

^dUnder taxonomic review

^eClassification in *Dermanura* not equally accepted

^fThe Central American populations have been split into *Carollia sowelli* (Baker et al. 2002)

publications was equally compiled. However, in such cases the bat may not necessarily have been associated with a parasite. The hosts are listed with their associated parasites according to host family in alphabetical order.

5.3 Contribution to the Bat Ectoparasite Fauna of Bolivia

During the winter months of 2008, 2009 and 2010, we collected 32 ectoparasites from 21 bat individuals of 10 species in the lowlands of Bolivia. The results are shown in Table 5.1. We recorded a total of 16 parasite species. Parasitic insects were represented by nine species of Streblidae and three species of Nycteribiidae. One species of the former and two of the latter family could only be identified to genus level. Representing the Arachnida we found four species of Spinturnicidae, of which two could only be identified to genus level. For species identification, keys of Graciolli (2004) and Miller and Tschapka (2009) were used. All parasites identified to species level were already recorded on the hosts named. For the family Nycteribiidae *Basilia carteri* is shown (Figs. 5.1 and 5.2), and as representatives of the family Streblidae *Megistopoda aranea* (Figs. 5.3 and 5.4) and *Trichobius joblingi* (Figs. 5.5 and 5.6) are shown.

Fig. 5.1 *Basilis carteri*.
Dorsal view (scale bar
500 μ m). Light micrographs



Fig. 5.2 *Basilis carteri*.
Ventral view (scale bar
200 μ m). Light micrographs



5.4 Conclusion

In this chapter, the data of the recorded parasites and hosts derived from 20 South and Central American countries. The list shows a large number of bat ectoparasite records from this area. As mentioned before, in case of the two dipteran families Nycteribiidae and Streblidae, we present an extensive share of the worldwide known species. For example, for the last mentioned family we included more than 60 % of the known species. A list of similar extent has not been made for bat ectoparasites before. It is clear that the American leaf-nosed bats (Phyllostomidae) exhibit great numerical superiority not only with respect to host species but also parasite species. An example for the species richness of ectoparasites associated with this family are the 111 parasite species, not including unidentified species, recorded together just for the three bat species *Carollia*

Fig. 5.3 *Megistopoda aranea*. Habitus (scale bar 500 μ m). Light micrographs



Fig. 5.4 *Megistopoda aranea*. Ventral view (scale bar 500 μ m). Light micrographs



perspicillata, *Desmodus rotundus* and *Sturnira lilium* together. Reasons for this are, amongst others, that they belong to a relatively well-studied bat family and that this family comprises a large part of the bat diversity of the considered areas. As to be

Fig. 5.5 *Trichobius joblingi*.
Dorsal view (scale bar
200 μm). Light micrographs



expected, the dipterous families Nycteribiidae and Streblidae form the majority of recorded parasites. The adaptation of both families to the use of bats as hosts is highly specific, but probably not a result of narrow parasite–host coevolution (Graciolli and Carvalho 2012). The authors suggest as one possible reason, that many of their hosts share roosts occasionally at least with closely related species, it is likely that host switching occurs. Much less significant are the mite and tick species. Although they make up the greater part of the parasite fauna of a few hosts, e.g. *Tadarida brasiliensis*, they are normally restricted to a host range that includes only a small number of species. The flea and bug species form the smallest part of the parasite fauna. As temporary parasites, they mostly visit the host only to take a blood meal and thereafter leave it. It has to be mentioned, that for all records the parasite fauna composition differ broadly within the various hosts in the different study areas. Just in a few cases, the same parasite species of one host were recorded simultaneously for different countries. As a result of the different methods of collection applied in the cited studies, probably not all parasite species of the studied bats were recorded. However, the bat species of the Neotropics are still understudied and new distributional records of bats are reported regularly. Consequently, studies on the parasites of bats are incomplete too. The existence of additional parasite species can be assumed.

Fig. 5.6 *Trichobius joblingi*.
Ventral view (scale bar
200 μm). Light micrographs



Acknowledgements The present study was financially supported by the research funding programme “LOEWE – Landes-Offensive zur Entwicklung Wissenschaftlich-ökonomischer Exzellenz” of Hesse’s Ministry of Higher Education, Research, and the Arts and by the SAW (Senate Competition Committee) grant (SAW-2011-BNI-3) of the Leibniz Association.

References

- Aguirre L, Mantilla H, Miller B, Dávalos L (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Aguiar LM, Antonini Y (2011) Descriptive ecology of bat flies (Diptera: Hippoboscoidea) associated with vampire bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in the cerrado of central Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 106(2):170–176. doi:10.1590/S0074-02762011000200009
- Arroyo-Cabrales J, Perez S (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Arroyo-Cabrales J, Ticul Alvarez Castaneda S (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Autino AG, Claps GL, González EM (2004) Nuevos registros de insectos (Diptera y siphonaptera) ectoparásitos de murciélagos (Vespertilionidae) del norte de Uruguay. *Mastozool Neotrop* 11 (1):81–83

- Autino AG, Claps GL, Barquez RM, Diaz MM (2011) Ectoparasitic insects (Diptera: Streblidae and Siphonaptera: Ischnopsyllidae) of bats from Iquitos and surrounding areas (Loreto, Peru). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 106(8):917–925. doi:10.1590/S0074-02762011000800004
- Autino AG, Claps GL, Barquez RM, Sanchez MS, Diaz MM (2009) New records of bat ectoparasites (Diptera, Hemiptera and Siphonaptera) from northern Argentina. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 106(8):917–925. doi:10.1590/S1519-566X2009000200002
- Baker RJ, Solari S, Hoffmann FG (2002) A new Central American species from the *Carollia brevicauda*. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 217:1–12
- Barquez R, Diaz M (2008) IUCN 2012 IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 21 Feb 2013
- Barquez R, Diaz M, Pineda W, Rodriguez B (2008a) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 22 Feb 2013
- Barquez R, Diaz M, Samudio R, Arroyo-Cabrales J (2008b) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Barquez R, Perez S, Miller B, Diaz M (2008c) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Barquez R, Rodriguez B, Miller B, Diaz M (2008d) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 21 Feb 2013
- Barquez R, Lim B, Rodriguez B, Miller B, Diaz M (2008e) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 21 Feb 2013
- Bärtschi D (2000) A study of the Chiroptera of Shipstern Nature Reserve and north-eastern Belize (Central America) together with their ectoparasites (Streblidae, Nycterophiliinae, Acarina) and endoparasites (Cestoda, Nematoda, Trematoda, Acanthocephala). *Occasional publication of the International Tropical Conservation Foundation* 1–16
- Bertola PB, Aires CC, Favorito SE, Gracioli G, Amaku M, Pinto-da-Rocha R (2005) Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) parasitic on bats (Mammalia: Chiroptera) at Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, Brazil: parasitism rates and host-parasite associations. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 100(1):25–32. doi:10.1590/S0074-02762005000100005
- Bruyndonckx N, Dubey S, Ruedi M, Christie P (2009) Molecular cophylogenetic relationships between European bats and their ectoparasitic mites (Acari, Spinturnicidae). *Mol Phylogenet Evol* 51(2):227–237. doi:10.1016/j.ympev.2009.02.005
- Bruyndonckx N, Biollaz F, Dubey S, Goudet J, Christie P (2010) Mites as biological tags of their hosts. *Mol Ecol* 19(13):2770–2778. doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04699.x
- Camilotti VL, Gracioli G, Weber MM, Arruda LSJ, Cáceres NC (2010) Bat flies from the deciduous Atlantic forest in southern Brazil: host-parasite relationships and parasitism rates. *Acta Parasitol* 55(2):194–200. doi:10.2478/s11686-010-0026-2
- Claps GL, Autino AG, Barquez RM (2005) Streblidae de murciélagos de Lima: dos citas nuevas para Perú. *Rev Sec Entomol Argent* 64(1–2):95–98
- Dávalos L, Molinari J, Miller J, Rodriguez B (2008a) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 21 Feb 2013
- Dávalos L, Mantilla H, Medina C, Pineda J, Rodriguez B (2008b) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 22 Feb 2013
- Dias PA, Caldas dos Santos CL, Rodrigues FS, Rosa LC, Lobato KS, Rebêlo JMM (2009) Espécies de moscas ectoparasitas (Diptera, Hippoboscoidea) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) no estado do Maranhão. *Rev Bras Entomol* 53(1):128–133
- Dick CW (2006) The streblid bat flies (Diptera: Streblidae) of Guatemala. In: Canio EB (ed) *Biodiversidad de Guatemala*, vol 1. University of the Valley of Guatemala, Guatemala City, pp 441–452
- Dick CW (2007) High host specificity of obligate ectoparasites. *Ecol Entomol* 32(5):446–450. doi:10.1111/j.1365-2311.2007.00836.x
- Dick CW, Gettinger D (2005) A faunal survey of streblid flies (Diptera: Streblidae) associated with bats in Paraguay. *J Parasitol* 91(5):1015–1024. doi:10.1645/GE-536R.1

- Dick CW, Miller JA (2010) Streblidae (bat flies). In: Brown BV, Wood M, Borkent A, Zumbado M (eds) Manual of Central American Diptera, vol 2. NRC Research Press, Ottawa, ON, pp 1249–1260
- Dick CW, Patterson BD (2007) Against all odds: explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *Int J Parasitol* 37(8–9):871
- Dick CW, Gettinger D, Gardner SL (2007) Bolivian ectoparasites: a survey of bats (Mammalia: Chiroptera). *Comp Parasitol* 74(2):372–377
- Dittmar K, Porter ML, Murray S, Whiting MF (2006) Molecular phylogenetic analysis of nycteribiid and streblid bat flies (Diptera: Brachycera, Calypttratae): implications for host associations and phylogeographic origins. *Mol Phylogenet Evol* 38(1):155–170. doi:[10.1016/j.ympev.2005.06.008](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.06.008)
- Eick GN, Jacobs DS, Matthee CA (2005) A nuclear DNA phylogenetic perspective on the evolution of echolocation and historical biogeography of extant bats (Chiroptera). *Mol Biol Evol* 22(9):1869–1886
- Eriksson A, Gracioli G, Fischer E (2011) Bat flies on phyllostomid hosts in the Cerrado region: component community, prevalence and intensity of parasitism. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 106(3):274–278. doi:[10.1590/S0074-02762011000300004](https://doi.org/10.1590/S0074-02762011000300004)
- Esberard CEL, Jesus AC, Motta AG, Bergallo HG, Gettinger D (2005) *Hesperoctenes fumarius* (Hemiptera: Polyctenidae) infesting *Molossus rufus* (Chiroptera: Molossidae) in southeastern Brazil. *J Parasitol* 91:465–467
- Fritz GN (1983) Biology and ecology of bat flies (Diptera: Streblidae) on bats in the genus *Carollia*. *J Med Entomol* 20(1):1–10
- Gonzalez E, Barquez R (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Gracioli G (2001) Distribuição geográfica e hospedeiros quirópteros (Mammalia, Chiroptera) de moscas nictéribidas americanas (Diptera, Nycteribiidae). *Rev Bras Zool* 18(1):307–322
- Gracioli G (2004) Nycteribiidae (Diptera, Hippoboscoidea) no Sul do Brasil. *Rev Bras Zool* 21(4):971–985. doi:[10.1590/S0101-81752004000400035](https://doi.org/10.1590/S0101-81752004000400035)
- Gracioli G, Aguiar LS (2002) Ocorrência de moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae e Nycteribiidae) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Cerrado de Brasília, Distrito Federal, Brasil. *Rev Bras Zool* 19(1):177–181
- Gracioli G, Bianconi GV (2007) Moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae e Nycteribiidae) em morcegos (Mammalia, Chiroptera) em área de Floresta com Araucária no Estado do Paraná, sul do Brasil. *Rev Bras Zool* 24(1):246–249
- Gracioli G, Carvalho CJB (2012) Do fly parasites of bats and their hosts coevolve? Speciation in *Trichobius phyllostomae* group (Diptera, Streblidae) and their hosts (Chiroptera, Phyllostomidae) suggests that they do not. *Rev Bras Entomol* 56(4):436–450. doi:[10.1590/S0085-56262012000400007](https://doi.org/10.1590/S0085-56262012000400007)
- Gracioli G, Linardi PM (2002) Some Streblidae and Nycteribiidae (Diptera: Hippoboscoidea) from Maracá Island, Roraima, Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 97(1):139–141. doi:[10.1590/S0074-02762002000100026](https://doi.org/10.1590/S0074-02762002000100026)
- Gracioli G, Rui AM (2001) Streblidae (Diptera, Hippoboscoidea) em Morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae) no nordeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia Ser Zool* 90:85–92. doi:[10.1590/S0073-47212001000100009](https://doi.org/10.1590/S0073-47212001000100009)
- Gracioli G, Autino AG, Claps GO (2007) Catalogue of American Nycteribiidae (Diptera, Hippoboscoidea). *Rev Bras Entomol* 51(2):142–159
- Gracioli G, Passos FC, Pedro WA, Lim BK (2006) Moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae) de morcegos filostomídeos (Mammalia, Chiroptera) na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo, Brasil. *Rev Bras Zool* 23(1):298–299
- Guiller A, Deunff J (2010) Spinturnicid mites and bats cophylogeny: comment on Bruyndonckx et al (2009) “Molecular cophylogenetic relationships between european bats and their ectoparasitic mites (Acari, Spinturnicidae)”. *Mol Phylogenet Evol* 57:479–480

- Guimaraes LR (1977) Supplementary note on Venezuelan bat flies (Diptera: Nycteribiidae). West N Am Nat 37:221–224
- Guzmán-Cornejo C, García-Prieto L, Morales-Malacara JB, Pérez-Ponce De León G (2003) Acarine infracommunities associated with the Mexican Free-Tailed bat, *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae) in arid regions of Mexico. J Med Entomol 40(6):996–999
- ter Hofstede HM, Fenton MB (2005) Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behavior of neotropical bats. J Zool Lond 266:333–340. doi:[10.1017/S095283690500693X](https://doi.org/10.1017/S095283690500693X)
- ter Hofstede HM, Fenton MB, Whitaker JO (2004) Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on neotropical bats (Chiroptera). Can J Zool 82:616–626
- Khokhlova IS, Spinu M, Krasnov BR, Degen AA (2004) Immune responses to fleas in two rodent species differing in natural prevalence of infestation and diversity of flea assemblages. Parasitol Res 94(4):304–311
- Komeno CA, Linhares AX (1999) Batflies parasitic on some phyllostomid bats in southeastern Brazil: parasitism rates and host-parasite relationships. Mem Inst Oswaldo Cruz 94 (2):151–156. doi:[10.1590/S0074-02761999000200004](https://doi.org/10.1590/S0074-02761999000200004)
- Krinsky WL (2002) True bugs (Hemiptera). In: Mullen G, Durden L (eds) Medical and veterinary entomology. Elsevier, New York, NY, pp 67–86
- Lim BK, Engstrom MD (2004) Mammals of Iwokrama forest. Proc Acad Nat Sci Phila 154:71–108
- Linhares AX, Komeno CA (2000) *Trichobius joblingi*, *Aspidoptera falcata*, and *Megistopoda proxima* (Diptera: Streblidae) parasitic on *Carollia perspicillata* and *Sturnira lillium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Brazil: sex ratios, seasonality, host site preference, and effect of parasitism on the host. J Parasitol 86(1):167–170. doi:[10.1645/00223395\(2000\)086\[0167:TJAFAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/00223395(2000)086[0167:TJAFAM]2.0.CO;2)
- Lourenço CE, Esbérard CEL (2011) Reinfestation of Streblidae ectoparasites (Diptera) in *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) (Chiroptera). Rev Bras Parasitol V 20:325–330. doi:[10.1590/S1984-29612011000400012](https://doi.org/10.1590/S1984-29612011000400012)
- Maa TC (1968) New *Basilina* species from Thailand, Mexico and Brazil (Diptera: Nycteribiidae). Pac Insects 10:25–32
- Mans BJ, Louw AI, Neitz AWH (2002) Evolution of hematophagy in ticks: Common origins for blood coagulation and platelet aggregation inhibitors from soft ticks of the genus *Ornithodoros*. Mol Biol Evol 19(10):1695–1705
- Mantilla H, Molinari J (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 22 Feb 2013
- Marshall AG (1982) The ecology of the bat ectoparasite *Eoctenes spasmae* (Hemiptera: Polycytenidae) in Malaysia. Biotropica 14(1):50–55
- Miller B, Rodriguez B (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Miller J, Tschapka M (2009) The bat flies of La Selva (Diptera: Nycteribiidae, Streblidae). <http://www.biologie.uni-ulm.de/bio3/Batfly/index.html>. Last modified 7 May 2009
- Miller B, Reid F, Arroyo-Cabrales J, Cuarón AD, de Grammont PC (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Morales-Malacara JB, Colín-Martínez H, García-Estrada CG (2011) A new species of *Eudusbabekia* (Acari: Prostigmata: Myobiidae) from Hart's little fruit bat, *Enchisthenes hartii* (Chiroptera: Phyllostomidae), in Southern Mexico. J Med Entomol 48(2):140–145. <http://dx.doi.org/10.1603/ME09236>
- Morales-Malacara JB, Guzmán-Cornejo C, López-Ortega G (2002) A new species of the Genus *Eudusbabekia* (Acari: Prostigmata: Myobiidae) on *Leptoncyteris nivalis* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central Mexico. J Med Entomol 39(2):343–349. <http://dx.doi.org/10.1603/0022-2585-39.2.343>

- Munoz P, Fredes F, Raffo E, Gonzales-Acuna D, Munoz L, Cid C (2011) New report of parasite-fauna of the free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*, Geoffroy, 1824) in Chile. *Vet Res Commun* 35:61–66. doi:[10.1007/s11259-010-9449-3](https://doi.org/10.1007/s11259-010-9449-3)
- Nava S, Lareschi M, Rebollo C, Benítez Usher C, Beati L, Robbins RG, Durden LA, Mangold AJ, Guglielmone AA (2007) The ticks (Acari: Ixodida: Argasidae, Ixodidae) of Paraguay. *Ann Trop Med Parasitol* 101(3):255–270. doi:[10.1179/136485907X176319](https://doi.org/10.1179/136485907X176319)
- Nikoh N, Sato M, Kondo N, Fukatsu T (2011) Phylogenetic comparison between nycteribiid bat flies and their host bats. *Med Entomol Zool* 62(3):185–194
- Ochoa J, Molinari J (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 21 Feb 2013
- Ochoa J, Velazco P (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 25 Feb 2013
- Pacheco V, Aguirre L, Mantilla H (2008a) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Pacheco V, Mantilla H, Pineda J, Rodriguez B (2008b) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Patterson BD, Ballard JW, Wenzel RL (1998) Distributional evidence for cospeciation between neotropical bats and their bat fly ectoparasites. *Stud Neotrop Fauna Environ* 33:76–84. doi:[10.1076/snfe.33.2.76.2152](https://doi.org/10.1076/snfe.33.2.76.2152)
- Patterson BD, Dick CW, Dittmar K (2008) Sex biases in parasitism of neotropical bats by bat flies (Diptera: Streblidae). *J Trop Ecol* 24:387–396. doi:[10.1017/S0266467408005117](https://doi.org/10.1017/S0266467408005117)
- Pineda W, Rodríguez B, Samudio R, Pino J (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Poinar G, Brown A (2012) The first fossil streblid bat fly, *Enischnomyia stegosoma* n. g., n. sp. (Diptera: Hippoboscoidea: Streblidae). *Syst Parasitol* 81(2):79–86. doi:[10.1007/s11230-011-9339-2](https://doi.org/10.1007/s11230-011-9339-2)
- Rodríguez B, Pineda W (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 22 Feb 2013
- Rui AM, Gracioli G (2005) Moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae) de morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae) no sul do Brasil: associações hospedeiros-parasitas e taxas de infestação. *Rev Bras Zool* 22(2):438–445. doi:[10.1590/S0101-81752005000200021](https://doi.org/10.1590/S0101-81752005000200021)
- Salzet M, Capron A, Stefano GB (2000) Molecular crosstalk in host-parasite relationships: schistosome- and leech-host interactions. *Parasitol Today* 16(12):536–540
- Sampaio E, Lim B, Peters S (2008a) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Sampaio E, Lim B, Peters S, Arroyo-Cabrales J (2008b) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 22 Feb 2013
- Sampaio E, Lim B, Peters S, Rodríguez B (2008c) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Sampaio E, Lim B, Peters S, Samudio R, Pino J (2008d) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Sampaio E, Lim B, Peters S, Velazco P, Molinari J (2008e) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Sampaio E, Lim B, Peters S, Miller B, Cuarón AD, de Grammont PC (2008f). IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Sheeler-Gordon LL, Owen RD (1999) Host tracking or resource tracking? The case of *Periglischrus* wing mites (Acarina: Spinturinicidae) of Leaf-Nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) from Michoacan, Mexico. *Acta Zool Mex* 76:85–102
- Simmons NB (2005) An Eocene big bang for bats. *Science* 307(5709):527–528. doi:[10.1126/science.1108871](https://doi.org/10.1126/science.1108871)
- Soriano P, Molinari J (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013

- Soriano P, Tavares V (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Tavares V, Muñoz A, Rodriguez B, Arroyo-Cabrales J (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Teeling EC, Springer MS, Madsen O, Bats P, O'Brien J, Murphy WJ (2005) A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Sci Rep* 307:580–584
- Timm RM, LaVal RK (1998) A field key to the bats of Costa Rica, vol 22. Occasional Publication Series, University of Kansas, Center of Latin American Studies, pp 1–30
- Timm RM, Wilson DE, Clauson BL, La Val RK, Vaughan CS (1989) Mammals of the La Selva-Braulio Carrillo complex, Costa Rica. North American Fauna 75. United States Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Washington, DC
- Velazco P (2005) Morphological phylogeny of the Bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana Zoology*, Chicago, IL
- Velazco P, Soriano P (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 27 Feb 2013
- Velazco P, Muñoz A, Rodriguez B, Pineda W (2008) IUCN Red List of threatened species. <http://www.iucnredlist.org>. Accessed 26 Feb 2013
- Venzal JM, Estrada-Peña A, Castro O, de Souza GG, Félix ML, Nava S, Guigliemone AA (2008) *Amblyomma triste* Koch, 1844 (Acari: Ixodidae): host and seasonality of the vector of *Rickettsia parkeri* in Uruguay. *Vet Parasitol* 155:104–109. doi:10.1016/j.vetpar.2008.04.017
- Villegas-Guzman GA, López-González C, Vargas M (2005) Ectoparasites associated to two species of *Corynorhinus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Guanacavé Mining region, Durango, Mexico. *J Med Entomol* 42:125–127
- Weirauch C, Gerry AC (2009) Bedbugs. In: Resh VH, Carde RT (eds) *Encyclopedia of insects*. Elsevier, Oxford, pp 65–66
- Wenzel RL (1976) The streblid batflies of Venezuela. *Brigham Young University Science Bulletin*, Utah
- Wenzel RL, Tipton VJ (1966) Appendix. Classified list of hosts and parasites. In: Wenzel RL, Tipton VJ (eds) *Ectoparasites of Panama*. Field Museum of Chicago, Illinois, pp 797–824
- Whitaker JO, Mumford RE (1977) Records of ectoparasites from Brazilian mammals. *Entomol News* 88(9,10):255–258
- Whiting MF, Whiting AS, Hastriter MW, Dittmar K (2008) A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera): origins and host associations. *Cladistics* 24:1–31. doi:10.1111/j.10960031.2008.00211.x
- Yeates DK, Wiegmann BM (1999) Congruence and controversy: toward a higher-level phylogeny of Diptera. *Annu Rev Entomol* 44:397–428. doi:10.1146/annurev.ento.44.1.397

Anlage 1

Erklärung über Anteile der Autoren/Autorinnen an den einzelnen Kapiteln der Promotionsarbeit

Titel der Publikation/ des Manuskripts:

Frank R, Kuhn T, Werblow A, Liston A, Kochmann J, Klimpel S (2015) Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost. Parasites and Vectors, 8(101)

Was hat der/die Promovierende bzw. was haben die Co-Aut[ren/Autorinnen beigetragen[#]

Name des/der jeweiligen
Autors/Autoren/Autorin*

(1) Entwicklung und Planung

Frank: 50%; Kuhn 0%; Werblow 0%; Liston: 0%; Kochmann: 0%; Klimpel: 50%

(2) Durchführung der einzelnen
Untersuchungen/ Experimente

Parasitologische Analyse (Frank); Sequenzanalyse (Frank, Kuhn, Werblow); Statistische Analyse (Frank, Kuhn)

(3) Erstellung der Daten-sammlung und
Abbildungen

Datensammlung (Frank, Kochmann, Liston); Abbildung (Frank); Tabellen (Frank, Klimpel)

(4) Analyse/Interpretation der Daten

Artidentifizierung (Frank); Interpretation (Frank, Klimpel)

(5) übergeordnete Einleitung/
Ergebnisse/Diskussion

Frank: 50%; Kuhn 5%; Werblow 5%; Liston: 10%; Kochmann: 10%; Klimpel: 20%

[#]Bei 2, 3 und 4 bitte kurze inhaltliche Angaben der jeweiligen Anteile, bei 1 und 5 reichen prozentuale Angaben

*Mehrfacheintragungen möglich

Als Autoren/Autorinnen werden solche Personen bezeichnet, die an der Arbeit in Bezug auf die genannten Punkte in einer Weise mitgewirkt haben, dass sie für die ausgewiesenen Passagen (mit) verantwortlich sind. Personen, die an der Arbeit mitgewirkt haben, jedoch nicht in diese Kategorie fallen, sollten in der Danksagung Erwähnung finden.

Datum/Ort

10.09.2015/Frankfurt am Main

Datum 10.09.2015

zustimmende Bestätigung der vorgenannten Angaben

Unterschrift Promovend/Promovendin

Unterschrift Betreuer/Betreuerin

RESEARCH

Open Access

Parasite diversity of European *Myotis* species with special emphasis on *Myotis myotis* (Microchiroptera, Vespertilionidae) from a typical nursery roost

Raphael Frank¹, Thomas Kuhn¹, Antje Werblow¹, Andrew Liston², Judith Kochmann¹ and Sven Klimpel^{1*}

Abstract

Background: Bats belong to one of the most species-rich orders within the Mammalia. They show a worldwide distribution, a high degree of ecological diversification as well as a high diversity of associated parasites and pathogens. Despite their prominent and unique role, the knowledge of their parasite-host-relationships as well as the mechanisms of co-evolutionary processes are, partly due to strict conservation regulations, scarce.

Methods: Juvenile specimens of the greater mouse-eared bat (*Myotis myotis*) from a roosting colony in Gladenbach (Hesse, Germany) were examined for their metazoan endo- and ectoparasite infections and pathogens. Morphometric data were recorded and the individuals were checked for Lyssavirus-specific antigen using a direct immunofluorescence test. For unambiguous species identification, the bats were analysed by cyt-b sequence comparison.

Results: *Myotis myotis* were parasitized by the six insect and arachnid ectoparasite species, i.e. *Ixodes ricinus*, *Ichnopsyllus octactenus*, *Ichoronyssus scutatus*, *Steatonyssus periblepharus*, *Spinturnix myoti* and *Cimex dissimilis*. Additionally, the nematode *Molinostrongylus alatus* and the cestode *Vampirolepis balsaci* were recorded. Each bat was parasitized by at least four species. The parasites showed partially extreme rates of infection, never recorded before, with more than 1,440 parasites per single host. *Ichoronyssus scutatus*, *Steatonyssus periblepharus*, *Vampirolepis balsaci* and *Molinostrongylus alatus* are recorded for the first time in Germany. A checklist for Europe is presented containing records of 98 parasite species of 14 *Myotis* species.

Conclusions: The *Myotis myotis* from Gladenbach (Hesse, Germany) were parasitized by a diverse parasite fauna with high infestation rates. We assume that in juvenile *Myotis* the number of parasites is generally higher than in adults due to only later acquired immune competence and behavioural adaptations. Our results revealed new insights into parasite fauna of *M. myotis* and European bats in general. The finding of endoparasitic cyclophyllidean cestodes that have a two-host lifecycle is, considering the stationary behaviour of the juvenile bats, rather unusual and suggests a non-predatory transmission mechanism (e.g. via autoinfection).

A new insight gained from the collated literature was that the European wide composition of the *Myotis* parasite fauna is dominated by a few specific taxonomic groups in Europe.

Keywords: *Myotis myotis*, *Spinturnix myoti*, Ectoparasites, Roosting place

* Correspondence: klimpel@bio.uni-frankfurt.de

¹Goethe-University (GU), Institute for Ecology, Evolution and Diversity; Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre (SBIK-F), Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung (SGN), Max-von-Laue-Str. 13, Frankfurt am Main D-60438, Germany

Full list of author information is available at the end of the article

Background

As the second largest order worldwide within the Mammalia [1] bats show a high degree of ecological diversification. This variability is enabled by morphological, behavioural and physiological adaptations [2]. Paradoxically, one third of the indigenous mammalian species of Europe are bats of the suborder Microchiroptera, but details about the exact number of species or their distribution are still scarce [3]. The most diverse family is the Vespertilionidae, within which the genus *Myotis* comprises between 92 [4] and 100 species [5]. Most members of *Myotis* are distributed in the northern hemisphere [4] and at least 14 species are known in Europe. Based on genetic studies, speciation within the genus *Myotis* took place in geographically isolated populations [6]. As a result of habitat loss, several bat species populations increasingly use urbanised areas as alternative habitats [7]. The most common synanthropic species in Europe are *Myotis daubentoni*, *M. dasycneme* and *M. myotis* [8]. They live in close contact with humans and can act as vectors for several zoonotic pathogens. Several virus species, partly human pathogenic, are recorded in European bats such as coronaviruses (CoVs), filoviruses, henipaviruses and astroviruses (RNA viruses) as well as herpes- and adenoviruses (DNA viruses) [9]. The virus strains *Lyssavirus* genotype 5 and 6 (EBLV 1 and 2) (RNA-virus, Rhabdoviridae) are causing human rabies [3,8,10]. Long-term studies show that *Eptesicus serotinus* is the most common species in Germany with *Lyssavirus* infections [10], while only occasional reports of infection of *M. myotis* are known.

Beside the aforementioned virus diversity, *M. myotis* also shows a high diversity of metazoan endo- and ectoparasites. All bats in Germany are strictly protected, which severely limits opportunities for research on their parasite fauna and the number of studies in this field are comparatively low [11]. The few existing records of parasites in bats are from Eastern Europe, Austria, Switzerland, Great Britain and Spain (e.g. [12,13]) as well as Germany [14]. Because of its wide range of distribution, the parasite diversity research of *M. myotis* is of special interest in relation to the remaining 38 European bat species and is useful for other bat species to understand parasite-

host ecology [10]. Another point is that ectoparasites may be capable of acting as vectors of the mentioned viruses as well as be human pathogenic. As for all other wild animals several ecological relationships are directly or indirectly linked to parasites. For instance, parasite induced avoidance strategies were observed in *M. myotis* [15]. In addition, physiological adaptations within the parasites were also postulated [16]. Beside strictly host specific parasites, several species occur on more than one *Myotis* species as well as members of other bat families [17]. Consequently, the potential parasite fauna of the European *Myotis* species is expected to be large; however, a comprehensive documentation of all known European *Myotis* species and associated parasites is missing.

The first aim of our study was to identify the parasite species of juvenile *M. myotis* from a Hessian (German) population. Our second aim was to provide a complete overview of the parasite fauna of European *Myotis*. For this, we compiled a parasite checklist that includes all new and previous metazoan parasite records of the 14 *Myotis* species in Europe.

Methods

Sampling site and collection of parasites

The study was carried out using 30 juvenile specimens of *Myotis myotis* (half males and females) which had died of natural causes. They were collected by a member of ChiroTEC [18] on July 21 in 2012 at the Martinskirche in Gladenbach, Hesse (Germany). The specimens were dead less than 48 hours. The nursery roost is located at the church's roof truss and was monitored by members of ChiroTEC. The coordinates of the sampling site are N 50.768213, E 8.583106. In 2011, the colony consisted of about 767 estimated adult females [19].

Sex and the following main morphometric data of each bat were recorded (Table 1): total weight, head-body length, forearm and upper arm length. In addition, the weight of the heart, lung, left and right kidney, spleen, liver and filled digestive track was recorded. Bats were checked for ectoparasites first. These were separated into systematic classes and stored in 70% ethanol. A few fleas of both sexes were left in potassium hydroxide (10%) for 2 hours

Table 1 Morphometrical data of *Myotis myotis* (n=30) from Gladenbach (Hesse)

	Total weight [g]	Head-Body length [cm]	Upper arm length [cm]	Forearm length [cm]			
Min.	7.310	4.9	2.00	4.00			
Max.	14.239	6.8	3.10	5.80			
Ø	11.184 (±1.517)	6.09 (±0.429)	2.56 (±0.28)	4.93 (±0.45)			
	Heart [g]	Lung [g]	Kidney left [g]	Kidney right [g]	Spleen [g]	Liver [g]	*Digestive track [g]
Min.	0.082	0.121	0.031	0.050	0.008	0.226	0.247
Max.	0.217	0.286	0.085	0.096	0.099	0.595	0.932
Ø	0.138 (±0.027)	0.201 (±0.041)	0.067 (±0.011)	0.072 (±0.011)	0.053 (±0.020)	0.400 (±0.094)	0.551 (±0.091)

Ø=average, *filled, ± standard deviation.

at 95°C or 24 hours at 35°C. Afterwards they were rinsed in xylol and stored in 70% ethanol. Bats were then dissected and checked for endoparasites. Endoparasites used for morphological species identification were placed in Histofix overnight and stored in 70% ethanol. Parasites used for molecular species identification were preserved in absolute ethanol.

Analysis of parasite diversity

Species were identified and the quantitative parasitological data prevalence (P %), abundance (A), intensity (I), mean intensity (mI) and index of relative frequency (pi) were calculated following Bush et al. [20] (Table 2). Intensity of infection (I) is the number of individuals of a particular parasite species in a single infected host (expressed as a numerical range), whereas mean intensity of infection (mI) is the average intensity. Mean abundance (mA) is the total number of individuals of a particular parasite species in a sample of a particular host species divided by the total number of hosts of that species examined, including both infected and uninfected hosts [20]. The diversity of the metazoan parasite fauna was estimated using the Shannon-Weaver diversity index (Hs) and the evenness index (E) following Shannon & Weaver [21]. Spearman's Rank test was used in order to analyze the relationship between the Index of Condition, body weight divided by forearm length (after Lourenco & Palmeirim [15]), and the parasite intensity (number of parasites per host specimen) with ectoparasites and cestodes, respectively, using Graphpad Prism software version 5.01. During necropsy, muscle tissue samples for species identification and brain tissue samples for *Lyssavirus* identification were taken. The parasite list was compiled in consideration of all previously published literature.

Species identification

Genomic DNA was isolated and purified from small amounts of muscular tissue (10–20 mg) using an AcroPrep PALL 96-well glass fiber plate (1 ml; 1 µm) according to the instructions provided by Ivanova et al. [22]. The cytochrome b genetic marker from *Myotis* sp. was amplified using primer Cyt-b FWN (5'-TGA-TGR-AAC-TTY-GGY-TCY-CTY-YTA-GGA-RTY-T-3') and Cyt-b REV (5'-CCR-ATR-ATR-ATR-TAK-GGR-TRY-TCD-ACD-GGT-TG-3'). PCR-reaction (50 µl) included 25 µl Master-Mix (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) containing dNTP, MgCl₂, buffer and Taq polymerase, 3 µl of each primer (10 pmol µl⁻¹), 14 µl ddH₂O and 5 µl genomic DNA. Each PCR reaction was performed in a thermocycler (Eppendorf, Germany) under the following conditions: one cycle of initial denaturation at 94°C for 120 sec, followed by 39 cycles of 94°C, 60 sec (denaturation), 55°C, 60 sec (annealing) and 72°C for 75 sec (extension). The final extension was carried out at 72°C for 5 min. PCR products were examined on 1% agarose gels including a low range ladder marker (peqGOLD, Erlangen, Germany) to estimate the size of the PCR products. Successfully amplified PCR products were purified using the peqGOLD Cycle-Pure Kit (Peqlab Biotechnology GmbH, Erlangen, Germany) following the instructions of the manufacturer. The purified products were sequenced by Seqlab (Goettingen GmbH, Germany) using primer Cyt-b FWN (5'-TGA-TGR-AAC-TTY-GGY-TCY-CTY-YTA-GGA-RTY-T-3'). For species identification, obtained sequence data were compared with previously published Genbank data using the BLASTn algorithm [23]. Morphological parasite identification was carried out using the descriptions e.g. by Genov et al. [24], Brinck-Lindroth & Smit [25], Tian & Jin [26], Pocora et al. [27].

Table 2 Parasitological data of *Myotis myotis* (n=30) from Gladenbach (Hesse)

Species	P [%]	A	mI	I	pi	St	Hs	E
Cestoda								
<i>Vampirolepis balsaci</i>	70	4.1	5.8	1-18	1.212	a		
Nematoda								
<i>Molinostrongylus alatus</i>	3.3	0.03	1	1	0.009	a		
Arachnida								
<i>Ichoronyssus scutatus</i>	100	72	72	5-165	21.126	a,l	0.854	0.41
<i>Steatonyssus periblepharus</i>	100	228.6	228.6	26-1288	67.077	a,l		
<i>Spinturnix myoti</i>	100	8.1	8.1	1-17	2.390	a,n		
<i>Ixodes ricinus</i>	3.3	0.03	1	1	0.009	l		
Insecta								
<i>Cimex dissimilis</i>	83.3	2.8	3.3	1-17	0.821	a,l		
<i>Ischnopsyllus octactenus</i>	13.3	0.13	1	1	0.039	a		

Abbr.: A Abundance, a adult, E evenness index, Hs Shannon-Weaver diversity index [21], I Intensity, l larval, mI mean Intensity, n nymphal, P prevalence, pi=index of relative frequency [20], St developmental stage.

Lyssavirus identification

Brain tissue of the 30 juvenile *M. myotis* and eight additional juvenile specimens from the same collecting point were checked for *Lyssavirus* infection using a direct immunofluorescence test (IFT/FAT). The eight additional specimens were in the same visible condition and age, and were also collected on July 21, 2012. These included half males and half females. Tests were carried out following the official guidelines of the Federal Research Institute for Animal Health, Friedrich-Loeffler-Institute [28].

Review methodology

To compile a parasite-host list as complete as possible, we searched PubMed, Medline, SciELO and Google Scholar for publications that contain records of *Myotis* species and associated parasite species as well as locality of the record from Europe. Foremost, we used primary literature. If description was unambiguous and met our requirements, we also included records mentioned in reviews and other secondary literature.

Results

Morphometric data and species identification of *Myotis myotis*

The sympatric sibling species *Myotis myotis* and *M. blythii* are difficult to distinguish based on morphological characters, especially as juveniles. They can roost together [29]. Therefore, cyt-b segment analysis was used. In total, 27 *Myotis* specimens could be sequenced successfully and Blast-analyses revealed 99-100% identity with a sequence of *M. myotis* from Romania (Acc.: GU817367.1), suggesting that our specimens belong to the same species. We identified 27 specimens as *M. myotis* which were used for parasitological analysis. The remaining three specimens did not provide enough DNA for sequencing but were assumed to be the same species. The obtained sequences of *M. myotis* were deposited in Genbank under the accession numbers KJ765363-KJ765389. Morphometric data of the examined *Myotis* specimens are summarized in Table 1. Head-body length, fore arm length, upper arm length and total weight of bats were normally distributed (D'Agostino & Pearson normality test; $p=0.181$; 0.839; 0.720; 0.840). Because the colony was checked frequently and bats were collected within 48 hours, the state of preservation was good. The bats showed nearly no visible signs of decay, e.g. dried eyes or mucosa. We have secured the condition based on the findings of well-developed muscle and fat tissue we observed during section.

Parasites of *Myotis myotis* from Gladenbach (Hesse)

All bats in the sample were parasitized. Eight parasite species *Ixodes ricinus*, *Ischnopsyllus octactenus*, *Ichoronyssus scutatus*, *Steatonyssus periblepharus*, *Spinturnix myoti*, *Cimex dissimilis*, *Moloinstrongylus alatus* and *Vampirolepis*

balsaci were recorded from these *M. myotis* (Table 2). We were able to record *S. periblepharus*, *I. scutatus*, *V. balsaci* and *M. alatus* as new records from *M. myotis* in Germany. All specimens were infected with the mite species *I. scutatus*, *S. myoti* (Figure 1) and *S. periblepharus*. Infection parameters of *C. dissimilis* (Figure 1) and *V. balsaci* reached a prevalence of 83.3% and 70%, respectively. We were also able to find *I. octactenus* (Figure 2) on 13.3% of the individuals. *Ixodes ricinus* and *M. alatus* each showed a prevalence of 3.3%. Statistical analyses revealed no significant correlation between the index of condition [15] and the total ectoparasite as well as cestode parasite load of the bats (Spearman, non-parametric test: $P=0.56$, $P=0.68$; $\alpha=0.05$) (Figures 3 and 4). No sex-based differences in parasitism patterns (total numbers of ecto-/endoparasites) were observed (two-tailed, Mann-Whitney U-test; $P=0.22$; $\alpha=0.05$).

Virus detection

The brain tissue of the 30 juvenile greater mouse-eared bats and additional 8 specimens from the same roosting place showed no positive results by using the direct immunofluorescence test (IFT). There was no evidence of *Lyssavirus*-specific antigen.

Parasites of *Myotis* in Europe

Based on the previously published literature a total of 98 parasite species have been reported from the 14 resident *Myotis* species in Europe (Table 3). Most of the species were recorded in Germany, Italy, Poland and Slovakia (Figure 5). In some cases detailed specifications of location were missing. The list includes records of 42 parasitic arachnids, 30 insects, 13 nematodes, 8 digeneans and 4 cestodes. With about 43% ($n=42$) of the species, Arachnida is the most species rich class in the list of parasites. It is represented by the orders Mesostigmata ($n=27$), Ixodida ($n=6$), Sarcoptiformes ($n=4$), Prostigmata ($n=3$) and Astigmata ($n=1$). The second largest class is Insecta, with about ca. 37% ($n=30$). In Europe three orders parasitize *Myotis*: flies (Diptera) (Superfamily Hippoboscoidea) ($n=14$), fleas (Siphonaptera) ($n=13$) and bugs (Heteroptera) ($n=3$). The phylum Nematoda is represented by 13 species (ca. 13%). Amongst these is the class Secernentea with the orders Strongylida and Spirurida, represented respectively by four and three species. The other six species belong to the class Adenophorea, order Enoplida. The class Cestoda is represented by four species (ca. 4%) which all belong to the order Cyclophylloidea. Eight species (ca. 8%) belonging to the order Plagiorchiida of the class Trematoda parasitize *Myotis* in Europe. Our calculations show that 12 of the 14 *Myotis* species serve as hosts of at least 5 different parasite species. Compared to other *Myotis* species from Europe, the parasite fauna of *M. myotis* shows the highest diversity.

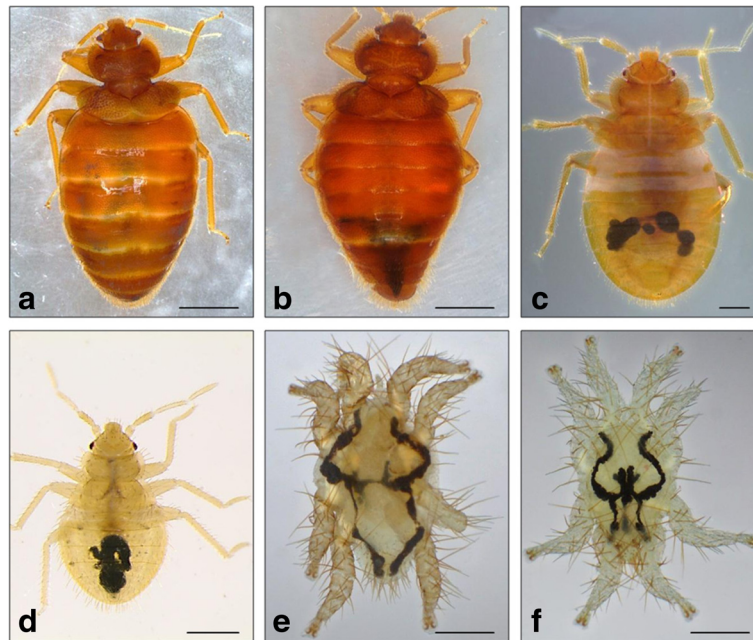


Figure 1 Bugs and spinturnicid mites of *Myotis myotis* from Gladenbach (Hesse). **a-d** *Cimex dissimilis* (Heteroptera, bugs), **e-f** *Spinturnix myoti* (Mesostigmata, mites). Habitus, dorsal view. Light micrographs. **a**) female, adult **b**) male, adult **c**) older larval stage **d**) younger larval stage. In bugs ingested blood (dark spots) in the digestive track is well visible in both larval stages, but hardly visible in adult stages. Scale bars: **a-b**=1 mm, **c-d**=500 μ m, **e-f**=200 μ m.

Discussion

Field study

Condition of juveniles and virus detection

The specimens investigated were not weaned off juveniles born in 2013. The fur of the specimens was fully developed; however, they had never been out of the roosting habitat. This was indicated by the short forearm length with less than 58 mm, which is considered the minimum length necessary for flight according to Kulzer [66]. The high parasitic infections of juveniles found here is a rather common phenomenon in bats. Juvenile *M. myotis* are more frequently infected than adults, most likely due to the fact that the immune system of juvenile bats is hardly developed [67]. Grooming, considered one of the most effective mechanisms of ectoparasite reduction, is also ineffective at a low age [68], thus, the harm for juvenile specimens is expected to be higher than in adult specimens. However, the juvenile *M. myotis* sampled here seem to have compensated for the harm caused by the parasites because of the good nutritional condition. No correlation between parasite burden and condition of host was found (Figure 3 and 4). Our assumption is supported by experimentally quantified results as described further below. The results of testing for viruses yielded no indication of a *Lyssavirus* specific antigen. However, as the infection rates of European *M. myotis* populations vary according to the type of *Lyssavirus* involved as well as between regions and through time

[3,10], infection rates in Germany might still be worth investigating.

Parasite parameters

Sampled *M. myotis* were heavily parasitized (Table 2). The intensities and therewith indices of relative frequency (pi %) varied strongly within the eudominant [69] species *I. scutatus*, *S. periblepharus*, *S. myoti*, *C. dissimilis* and *V. balsaci*. *S. periblepharus* was the most dominant species with up to 1,288 specimens on a single host, which is the highest amount of this parasite species found in bats so far. In addition, we estimate that the number of mobile ectoparasites in living *M. myotis* is higher because ectoparasites leave the host after death. *I. octactenus* and *C. dissimilis* are very mobile and we estimate the highest differences of parasite burden

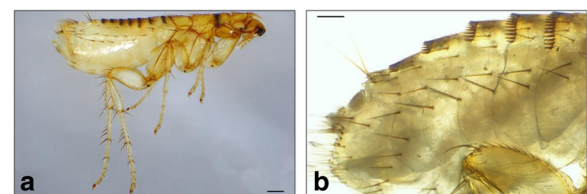
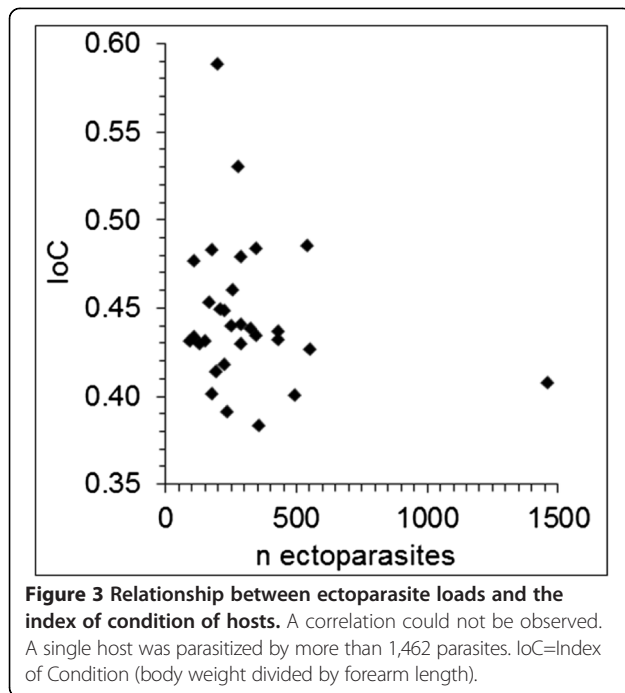
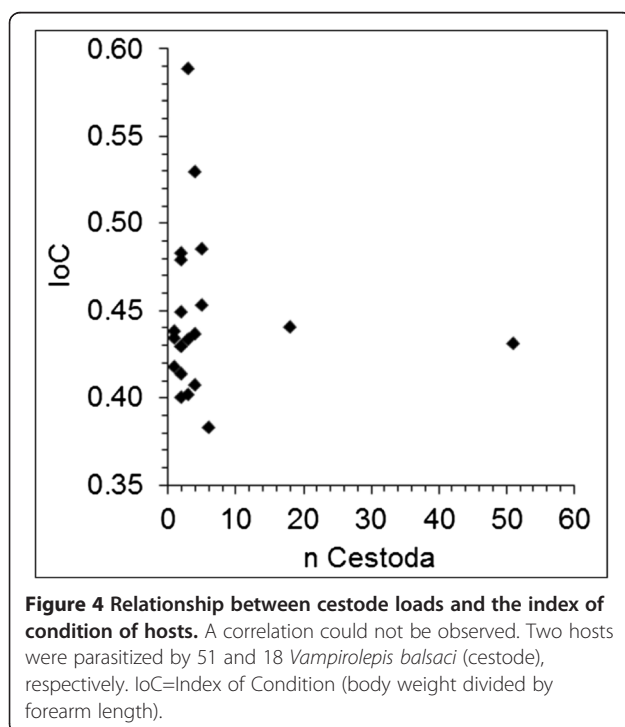


Figure 2 Fleas of *Myotis myotis* from Gladenbach (Hesse). *Ischnopsyllus octactenus* (Siphonaptera, fleas). Lateral view. Light micrographs. **a**) male, habitus, **b**) female, details of abdomen. Scale bars: **a**=200 μ m, **b**=50 μ m.



compared to living bats within these species. *I. ricinus*, *I. scutatus*, and *S. periblepharus* are less mobile, *S. myoti* is hardly mobile because of the high grade of specialisation. We estimate that the infection rates differ slightly within the first three species and hardly differ in *S. myoti*. Therefore the results are nearly transferable to living *M. myotis* within this species. Despite the



extreme infection rates found in one individual, the parasite fauna and intensities found here coincide with a regular parasite pattern within a *M. myotis* population [16]. Therefore, especially juvenile *M. myotis* form the habitat for a wide range of different associated species and are an integral part of the ecosystem. A sex-specific difference in the degree of parasitism in juvenile *M. myotis* was absent which confirmed earlier findings by Christe et al. [68]. Bigger parasites are likely to remove more energy from the host. Hence, the index of relative frequency and parasite size must be taken into account to assess damage to the host. Giorgi et al. [70] postulated a rise in overall metabolism rate of *M. myotis* of approx. 0.5% with each additional *Spinturnix myoti* individual. However, in contrast to the lab-based study by Giorgi et al. [71], a correlation between mite infections and index of condition in free-living *M. myotis* bats was not observed in this study (Figures 3 and 4).

Ectoparasites

Generally, the high infection rates with ectoparasitic mites can be explained by the typical phenological process of parasitism in *M. myotis* [16]. The infection rates found here during July depict probably the highest infection rates that can be expected during the year. *Spinturnix* mites are strictly Microchiroptera specific parasites [67]. *S. myoti*, the most common *Spinturnix* species found, uses *M. myotis* as the main host, but it also accepts other *Myotis* species and genera such as *Pipistrellus*, *Plecotus* and *Vespertilio* [14,17]. The prevalence found here is comparable to a study on juvenile *M. myotis* populations from Germany and Portugal where slightly lower Spinturnicidae (without further determination) prevalence of 94.7% and 96.6% were found [16]. Christe et al. [71] were also able to record comparable prevalence of 99.5% from *S. myoti* in juvenile *M. myotis* from Switzerland. High prevalence of *Spinturnix* mites are a result of their extreme specialisation and adaptation to bats as hosts. *Spinturnix* females possess an evolutionary advantage compared to other parasites, in that they bear deuteronymphs with shorter development on hosts rather than laying eggs [67]. Contrastingly, parasitism of the two rare species (in the sense of Zander [69]) *Ichnopsyllus octactenus* and *Ixodes ricinus* were under represented in the bat population.

Endoparasites

Regarding the species composition of endo- and ectoparasites, our results vary widely from other observations, e.g. from Slovakia or other populations in Germany [12,16]. Most of the former recorded parasite species belong to completely different systematic taxa (Table 3). Based on our own practical work as well as the information based on other literature (see section further below on parasites of European *Myotis* populations), *M. myotis*

Table 3 Records of metazoan parasites of *Myotis* from Europe

Host	Occurrence parasite with host	Citation
<i>Myotis alcathoe</i>	Arachnida: <i>Ixodes ariadnae</i> (HU) <i>Ixodes simplex</i> (SK) <i>Ixodes vespertilionis</i> (SK,RO) <i>Spinturnix mystacinus</i> (CH,SK) Insecta: <i>Basilica italica</i> (SK)	[30-33]
<i>Myotis aurascens</i>	Insecta: <i>Basilica mongolensis nudior</i> (GR)	[34]
<i>Myotis bechsteini</i>	Arachnida: <i>Argas vespertilionis</i> (IT) <i>Ixodes ricinus</i> (PL) <i>Macronyssus diversipilis</i> (GB) <i>Spinturnix bechsteini</i> (CH,DE,FR,IT,PL,SK) Insecta: <i>Basilica nana</i> (DE,SK) <i>Cimex pipistrelli</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus hexactenus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus octactenus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus simplex</i> (n.d.) <i>Nycteribia kolenatii</i> (n.d.) Nematoda: <i>Aonchotheca eubursata</i> (HU) <i>Molinostrongylus alatus</i> (n.d.) <i>Molinostrongylus vespertilionis</i> (n.d.)	[24,30,32,35-42]
<i>Myotis blythii</i>	Arachnida: <i>Acarus penetrans</i> (nomen dubia) (IT) <i>Argas vespertilionis</i> (SK) <i>Binuncus parenzani</i> (IT) <i>Eyndhovenia euryalis oudemansi</i> (n.d.) <i>Hirstionyssus albatius</i> (IT) <i>Hystriionyssus arcuatus</i> (IT) <i>Ixodes ariadnae</i> (HU) <i>Ixodes vespertilionis</i> (SK) <i>Macronyssus granulatus</i> (IT) <i>Macronyssus rhinophi</i> (IT) <i>Microtrombidium italicum</i> (IT) <i>Spinturnix acuminata</i> (n.d.) <i>Spinturnix myoti</i> (CH,SK) <i>Spinturnix kolenatii</i> (n.d.) <i>Spinturnix vespertilionis</i> (IT) Insecta: <i>Basilica nana</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus intermedius</i> (n.d.) <i>Nycteribia latreillei</i> (GR) <i>Nycteribia vexata</i> (IT) <i>Nycteribia pedicularia</i> (IT) <i>Nycteribia schmidlii schmidlii</i> (IT) <i>Nycteridopsylla eusarca</i> (n.d.) <i>Penicillidia conspicua</i> (n.d.) <i>Penicillidia dufourii</i> (CY,GR,IT) Nematoda: <i>Aonchotheca moravecii</i> (ES) <i>Litomosa ottaviani</i> (IT) <i>Molinostrongylus alatus</i> (BG) <i>Molinostrongylus vespertilionis</i> (n.d.) <i>Physaloptera brevivaginata</i> (ES) <i>Trichuroides chiropteri</i> (IT)	[24,30,32-35,43-46]
<i>Myotis brandtii</i>	Arachnida: <i>Argas vespertilionis</i> (DE) <i>Macronyssus crosbyi</i> (LV) <i>Macronyssus ellipticus</i> (GB) <i>Spinturnix kolenatii</i> (n.d.) <i>Spinturnix myoti</i> (DE,LV) <i>Spinturnix mystacinus</i> (CH,DE,SK) <i>Steatonyssus cavus</i> (LV) <i>Steatonyssus periblepharus</i> (DE) Insecta: <i>Basilica italica</i> (n.d.) <i>Cimex pipistrelli</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus hexactenus</i> (DE,LV) <i>Ischnopsyllus octactenus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus simplex/mysticus</i> (not clearly separable) (DE) <i>Ischnopsyllus simplex</i> (DE) <i>Myodopsylla trisellii</i> (LV) <i>Nycteribia kolenatii</i> (DE)	[14,17,30,32,37,38,46]
<i>Myotis capaccinii</i>	Arachnida: <i>Hystriionyssus arcuatus</i> (IT) <i>Spinturnix psi</i> (FR) <i>Steatonyssus periblepharus</i> (DE,HU) Insecta: <i>Nycteribia kolenatii</i> (IT) <i>Nycteribia latreillei</i> (IT) <i>Nycteribia pedicularia</i> (CY,GR,IT) <i>Nycteribia schmidlii schmidlii</i> (GR,IT) <i>Penicillidia conspicua</i> (IT) <i>Penicillidia dufourii</i> (GR,IT) <i>Phtiridium biarticulatum</i> (IT) <i>Rhinolophopsylla unipunctinata</i> (IT) Digenea: <i>Lecithodendrium linstowii</i> (IT) <i>Lecithodendrium rotundum</i> (IT) <i>Plagiorchis vespertilionis</i> (IT) Nematoda: <i>Aonchotheca moravecii</i> (ES)	[30,32,34,35,47,48]
<i>Myotis dasycneme</i>	Arachnida: <i>Argas vespertilionis</i> (PL) <i>Macronyssus crosbyi</i> (LV) <i>Macronyssus corethroproctus</i> (PL) <i>Spinturnix acuminata</i> (n.d.) <i>Spinturnix andegavinus</i> (n.d.) <i>Spinturnix dasycnemi</i> (SK) <i>Spinturnix myoti</i> (LV,PL) <i>Spinturnix mystacinus</i> (n.d.) <i>Steatonyssus cavus</i> (LV) <i>Steatonyssus periblepharus</i> (PL) Insecta: <i>Basilica nana</i> (n.d.) <i>Cimex pipistrelli</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus hexactenus</i> (DE,LV) <i>Ischnopsyllus intermedius</i> (DE) <i>Ischnopsyllus simplex</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus variabilis</i> (DE) <i>Myodopsylla trisellii</i> (LV) <i>Nycteribia biarticulata</i> (LV) <i>Nycteribia kolenatii</i> (n.d.) <i>Nycteribia pedicularia</i> (LV) <i>Nycteridopsylla pentactena</i> (DE) Digenea: <i>Plagiorchis mordovii</i> (PL) Cestoda: <i>Vampirolepis balsaci</i> (PL) <i>Vampirolepis skrjabinariana</i> (PL) Nematoda: <i>Capillaria italica</i> (HU) <i>Molinostrongylus alatus</i> (n.d.) <i>Molinostrongylus vespertilionis</i> (n.d.)	[17,24,32,36,37,48-50]
<i>Myotis daubentonii</i>	Arachnida: <i>Alabidocarpus intercalatus</i> (GB) <i>Macronyssus crosbyi</i> (LV) <i>Macronyssus diversipilis</i> (GB) <i>Macronyssus ellipticus</i> (GB) <i>Macronyssus flavus</i> (CZ) <i>Notoedres myotocola</i> (GB) <i>Nycteridocoptes poppei</i> (GB) <i>Spinturnix acuminata</i> (n.d.) <i>Spinturnix andegavinus</i> (CH,CZ,DE,PL,SK) <i>Spinturnix helvetiae</i> (SK), <i>Spinturnix kolenatii</i> (n.d.) <i>Spinturnix myoti</i> (LV), <i>Steatonyssus cavus</i> (LV) <i>Steatonyssus spinosus</i> (n.d.)	[14,17,24,30,32,35,37-39,49,51-55]

Table 3 Records of metazoan parasites of *Myotis* from Europe (Continued)

	<p>Insecta: <i>Basilina nana</i> (n.d.) <i>Basilina nattereri</i> (SK) <i>Cimex pipistrelli</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus intermedius</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus hexactenus</i> (DE, LV) <i>Ischnopsyllus mysticus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus octactenus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus simplex</i> (DE, SK) <i>Ischnopsyllus variabilis</i> (n.d.) <i>Nycteribia kolenatii</i> (DE, IT, SK) <i>Nycteribia latreillii</i> (IT) <i>Nycteribia pedicularia</i> (LV, IT) <i>Nycteribia schmidlii</i> (IT) <i>Nycteribia vexata</i> (IT) <i>Penicillidia monoceros</i> (DE) <i>Phthiridium biarticulatum</i> (n.d.)</p> <p>Digenea: <i>Lecithodendrium linstowi</i> (BY) <i>Plagiorchis vespertilionis</i> (BY, IT) <i>Prosthodendrium chilostomum</i> (BY) <i>Prosthodendrium longiforme</i> (BY)</p> <p>Nematoda: <i>Aonchotheca eubursata</i> (HU) <i>Capillaria romana</i> (BY) <i>Capillaria speciosa</i> (IT) <i>Molinostrongylus alatus</i> (n.d.), <i>Molinostrongylus spasskii</i> (n.d.), <i>Molinostrongylus tipula</i> (n.d.) <i>Molinostrongylus vespertilionis</i> (n.d.)</p>	
<i>Myotis emarginatus</i>	<p>Arachnida: <i>Eyndhovenia euryalis</i> (FR, PL) <i>Macronyssus rhinolophi</i> (n.d.) <i>Steatonyssus periblepharus</i> (DE), <i>Spinturnix emarginata</i> (ES, PL, SK)</p> <p>Insecta: <i>Basilina nana</i> (n.d.), <i>Basilina italica</i> (n.d.) <i>Cimex pipistrelli</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus emarginatus</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus simplex</i> (n.d.) <i>Penicillidia dufourii</i> (IT) <i>Phthiridium biarticulatum</i> (n.d.) <i>Rhinolophopsylla unipectinata</i> (n.d.)</p> <p>Digenea: <i>Lecithodendrium linstowi</i> (AT) <i>Prosthodendrium aelleni</i> (AT) <i>Prosthodendrium chilostomum</i> (AT)</p> <p>Cestoda: <i>Myotolepis grisea</i> (AT)</p>	[30,32,35,49,51,56,57]
	<p>Arachnida: <i>Acarus penetrans</i> (nomen dubia) (IT) <i>Argas transgaripepinus</i> (IT) <i>Argas vespertilionis</i> (DE) <i>Ichoronyssus scutatus</i> (SK, o.r./n.a.r.) <i>Ixodes ricinus</i> (DE, PL, o.r.) <i>Ixodes simplex</i> (DE, IT, PL) <i>Ixodes trianguliceps</i> (PL) <i>Ixodes vespertilionis</i> (IT, RO, SK) <i>Macronyssus cyclaspis</i> (n.d.) <i>Macronyssus diversipilis</i> (n.d.) <i>Macronyssus ellipticus</i> (GB) <i>Macronyssus flavus</i> (CZ) <i>Macronyssus granulatus</i> (IT) <i>Macronyssus rhinolophi</i> (IT) <i>Microtrombidium italicum</i> (IT) <i>Nycteridocoptes poppei</i> (DE) <i>Nycteriglyphus tuerkorum</i> (?) (CZ) <i>Radfordia sicula</i> (IT) <i>Spinturnix acuminata</i> (n.d.) <i>Spinturnix myoti</i> (CH, DE, IT, PL, SK, o.r.) <i>Spinturnix mystacina</i> (n.d.) <i>Spinturnix psi</i> (IT) <i>Spinturnix vespertilionis</i> (IT) <i>Steatonyssus periblepharus</i> (IT, o.r.) <i>Steatonyssus spinosus</i> (DE, PL, SK) <i>Trombicula</i> sp. (DE)</p>	
<i>Myotis myotis</i>	<p>Insecta: <i>Basilina nana</i> (SK) <i>Basilina nattereri</i> (n.d.) <i>Cimex dissimilis</i> (DE, o.r.) <i>Cimex lectularius</i> (DE) <i>Cimex pipistrelli</i> (SK) <i>Ischnopsyllus elongatus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus hexactenus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus intermedius</i> (DE, IT) <i>Ischnopsyllus octactenus</i> (DE, o.r.) <i>Ischnopsyllus simplex</i> (DE) <i>Ischnopsyllus variabilis</i> (DE) <i>Nycteribia kolenatii</i> (DE, IT) <i>Nycteribia latreillei</i> (DE, IT, SK) <i>Nycteribia pedicularia</i> (IT) <i>Nycteribia schmidlii</i> (IT) <i>Nycteribia vexata</i> (DE, IT, SK) <i>Nycteridopsylla eusarca</i> (DE, IT) <i>Nycteridopsylla longiceps</i> (DE) <i>Nycteridopsylla pentactena</i> (DE) <i>Penicillidia dufourii</i> (DE, IT, SK)</p> <p><i>Phthiridium biarticulatum</i> (IT) <i>Rhinolophopsylla unipectinata</i> (n.d.)</p> <p>Digenea: <i>Lecithodendrium linstowi</i> (AT) <i>Plagiorchis vespertilionis</i> (AT) <i>Prosthodendrium chilostomum</i> (AT)</p> <p>Cestoda: <i>Cyclospkrjabinia taborensis</i> (IT) <i>Vampirolepis balsaci</i> (AT, HU, n.a.r./o.r.) <i>Myotolepis grisea</i> (AT, HU) <i>Vampirolepis acuta</i> (HU)</p> <p>Nematoda: <i>Aonchotheca moravecii</i> (ES) <i>Litomosa desportesii</i> (HU) <i>Litomosa ottaviani</i> (IT) <i>Molinostrongylus alatus</i> (*BA, BG, CH, *HR, *ME, *MK, *RS, *SI, o.r./n.a.r.) <i>Molinostrongylus spasskii</i> (n.d.) <i>Molinostrongylus vespertilionis</i> (n.d.) <i>Trichuroides chiropteri</i> (IT)</p>	[12-14,24,30,32,37-39,41,45,49,51,54-59]
	<p>Arachnida: <i>Argas vespertilionis</i> (DE, PL) <i>Ixodes</i> sp. (LV) <i>Ixodes vespertilionis</i> (SK) <i>Macronyssus ellipticus</i> (GB) <i>Macronyssus flavus</i> (DE) <i>Spinturnix kolenatii</i> (n.d.) <i>Spinturnix myoti</i> (LV, SK) <i>Spinturnix mystacinus</i> (DE, CH, PL) <i>Steatonyssus periblepharus</i> (DE, GB) <i>Steatonyssus spinosus</i> (n.d.)</p>	
<i>Myotis mystacinus</i>	<p>Insecta: <i>Basilina nana</i> (n.d.) <i>Basilina nattereri</i> (n.d.) <i>Basilina italica</i> (IT, SK) <i>Cimex pipistrelli</i> (n.d.) <i>Ischnopsyllus hexactenus</i> (DE, LV) <i>Ischnopsyllus mysticus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus octactenus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus simplex</i> (DE, SK) <i>Ischnopsyllus variabilis</i> (n.d.) <i>Myodopsylla trisellii</i> (LV) <i>Nycteribia kolenatii</i> (n.d.) <i>Nycteribia pedicularia</i> (IT) <i>Nycteridopsylla longiceps</i> (DE) <i>Nycteridopsylla pentactena</i> (DE) Digenea: <i>Lecithodendrium linstowi</i> (AT), <i>Plagiorchis vespertilionis</i> (IT) <i>Prosthodendrium chilostomum</i> (AT)</p> <p>Nematoda: <i>Molinostrongylus alatus</i> (n.d.) <i>Molinostrongylus spasskii</i> (n.d.) <i>Molinostrongylus vespertilionis</i> (n.d.)</p> <p>Cestoda: <i>Vampirolepis balsaci</i> (PL)</p>	[14,17,24,30,32,35,39,40,43,47,49-51,55,56]

Table 3 Records of metazoan parasites of *Myotis* from Europe (Continued)

	Arachnida: <i>Argas vespertilionis</i> (DE) <i>Ixodes vespertilionis</i> (DE) <i>Macronyssus diversipilis</i> (GB) <i>Macronyssus ellipticus</i> (GB) <i>Macronyssus flavus</i> (DE) <i>Spinturnix andegavinus</i> (n.d.) <i>Spinturnix myoti</i> (DE,FR,SK) <i>Spinturnix mystacinus</i> (n.d.) <i>Spinturnix psi</i> (n.d.)	
<i>Myotis nattereri</i>	Insecta: <i>Basilisa nattereri</i> (SK) <i>Ischnopsyllus hexactenus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus intermedius</i> (DE) <i>Ischnopsyllus octactenus</i> (DE) <i>Ischnopsyllus simplex</i> (DE,SK) <i>Ischnopsyllus variabilis</i> (n.d.) <i>Nycteribia kolenatii</i> (n.d.) <i>Nycteribia latreillei</i> (n.d.) <i>Penicillidia dufourii</i> (CY)	[14,24,30,32-38,45,46,49,55,57,60]
	Digenea: <i>Allasonoporus amphoraeformis</i> (BY) <i>Mesotretes peregrinus</i> (ES) <i>Plagiorchis koreanus</i> (IT) <i>Plagiorchis vespertilionis</i> (IT) <i>Prosthodendrium aelleni</i> (AT)	
	Cestoda: <i>Myotolepis grisea</i> (PL) <i>Vampirolepis acuta</i> (HU)	
	Nematoda: <i>Aonchotheca eubursata</i> (HU) <i>Capillaria italica</i> (HU,IT) <i>Molinostrongylus alatus</i> (n.d.)	
	Arachnida: <i>Ichoronyssus jacksoni</i> (AT) <i>Ichoronyssus scutatus</i> (n.d.) <i>Macronyssus rhinolophi</i> (n.d.) <i>Steatonyssus spinosus</i> (n.d.)	
* <i>Myotis oxygnathus</i>	Nematoda: <i>Litomosa desportesii</i> (HU) <i>Physaloptera brevivaginata</i> (HU)	[36,47,48,57,61-63]
	Cestoda: <i>Myotolepis grisea</i> (HU)	
<i>Myotis punicus</i>	Arachnida: <i>Spinturnix myoti</i> (IT,FR)	[64]

Given are the parasite-records of 14 European *Myotis* species. If available, country of record is mentioned. Abbreviations: AT Austria, *BA Bosnia and Herzegovina, BG Bulgaria, BY Belarus, CH Switzerland, CY Cyprus, CZ Czech Republic, DE Germany, ES Spain, FR France, GB Great Britain, GR Greece, *HR Croatia, HU Hungary, IT Italy, LV Latvia, *ME Montenegro, *MK The former Yugoslav republic of Macedonia, PL Poland, RO Romania, *RS Serbia, *SI Slovenia, SK Slovakia, n.d. no data given. n.a.r. new area record, o.r. own record. *All countries of former Yugoslavia were included because no locality details are available. *may not distinct on species level, treated as subspecies or synonym of *M. blythii* by some authors [62,63].

serves as host for a wide range of different parasite species. Within the group of endoparasites, *Molinostrongylus alatus* and *Vampirolepis balsaci* are of special interest. Both have not previously been recorded on *M. myotis* in Germany. Only little is known about their life cycle. Single host life cycles as well as vertical transfers are described for numerous nematodes, which probably also applies to *M. alatus*. The infestation rates of *M. alatus* in the sample was clearly lower (I=1) than in the few cases reported in the literature, e.g. a prevalence of 65.21% and intensity of 1–28 with *M. myotis* as a host, and a prevalence of 46.66% and intensity of 1–45 in the closely related *M. blythii* [24]. Even more surprising than the infestation of juvenile *M. myotis* with *M. alatus* is the occurrence of *V. balsaci*. Based on life cycles of other cestodes following strategies of transmission are possible: As in nearly all Cyclophyllidea, a life cycle involving at least two hosts can be assumed for *V. balsaci*. Intermediate hosts involved are most likely fleas, for example of the genera *Ischnopsyllus* and *Nycteridopsylla*, which are frequent parasites of *M. myotis*. *Ischnopsyllus octactenus* was found in the studied population from Hesse. As adult fleas are exclusively haematophagous, this mode of bat infection would necessarily entail an infection of larval fleas by ingesting eggs containing infectious larvae of *V. balsaci*. After metamorphosis into adult fleas an oral uptake of fleas by the bats would follow and complete the cestode life-cycle. Because the cestode and the possible intermediate host (*I. octactenus*) were found in the bat population, this way of transmission seems to be very likely. A similar infection pathway has been described for the double-pore tapeworm

(*Dipylidium caninum*) [72]. Apart from fleas, mites might be intermediate hosts for *V. balsaci* and be ingested during grooming with the plants that are fed on as described for other vertebrate cestodes [73]. However, as the studied *M. myotis* were still not weaned off and had probably never left the breeding burrow or showed grooming behaviour, this mode of infection does not explain the infections with *V. balsaci*. A further possibility is autoinfection through the oral uptake of embryonated eggs in the faeces. A similar life cycle of autoinfection with a single host has already been described in the related species *Hymenolepis nana* (syn. *Vampirolepis*) [74]. It is striking that the prevalence of *M. alatus* (P=3.3%) and *V. balsaci* (P=70%) are extremely different. One explanation could be the different modes of infection, with *V. balsaci* infections probably being more time-consuming than the supposed direct infection with *M. alatus*. Beside the two endoparasite species, *I. scutatus* and *S. periblepharus* (Arachnida, mites) are the four species with a new distribution record on *M. myotis* within Germany. Our findings of the four new parasite species that use *M. myotis* as a host show that new insights into the *Myotis* parasites are still common and more records can likely be expected.

Parasites of *Myotis* in Europe European parasite fauna

To obtain an overview of the parasite fauna of *Myotis* species in Germany and other European countries, available published records of metazoan parasites of all European *Myotis* species were collated. The eight recorded parasite

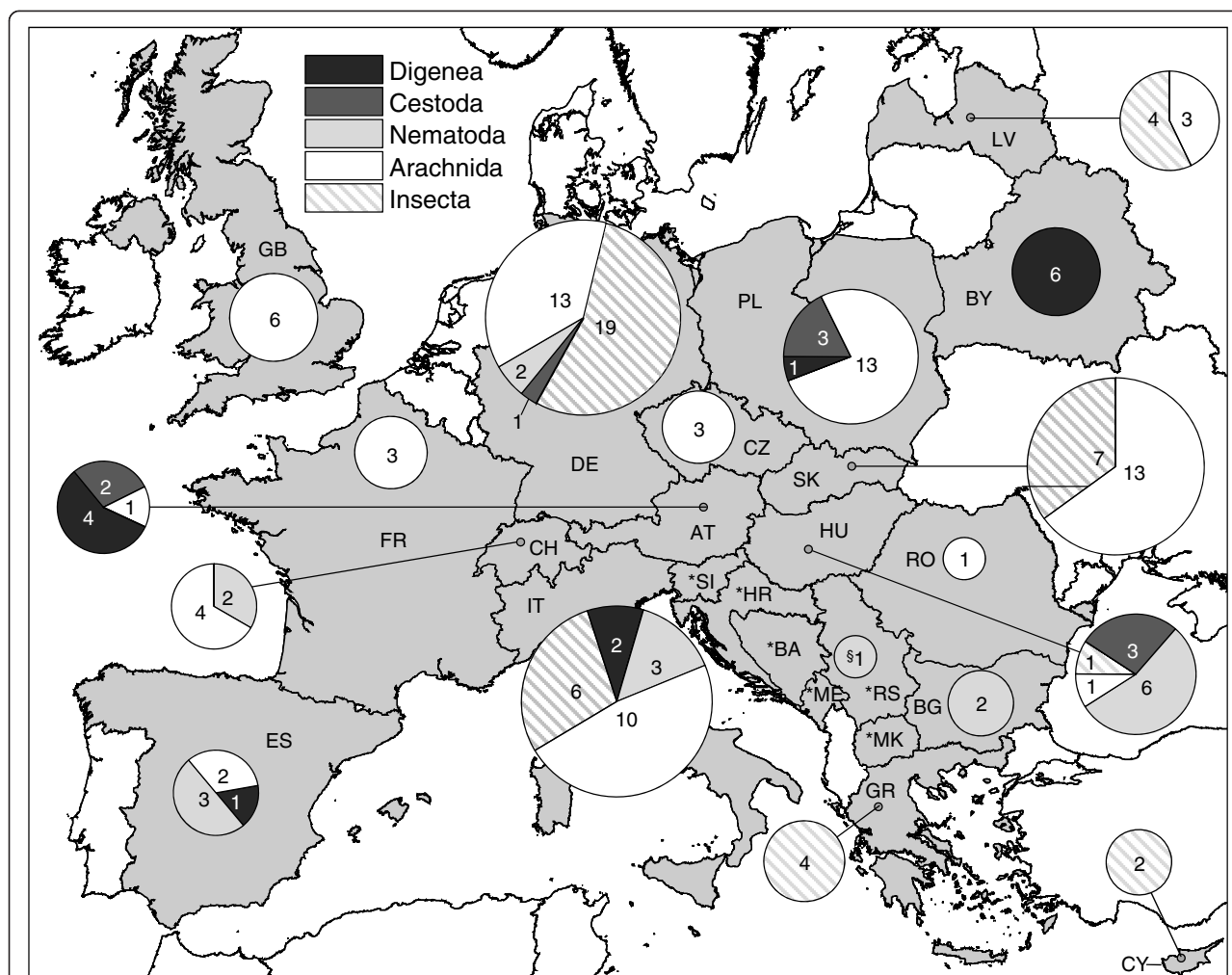


Figure 5 Country-specific composition of European parasite fauna of *Myotis*. The numbers within the circles show the number of *Myotis* parasite species. Size of the circles depends on the total number of the country specific parasite fauna in relation to the total number of *Myotis* parasites from Europe (n=98). Records are given in Table 3. Abbreviations: AT=Austria, *BA=Bosnia and Herzegovina, BG=Bulgaria, BY=Belarus, CH=Switzerland, CY=Cyprus, CZ=Czech Republic, DE=Germany, ES=Spain, FR=France, GB=Great Britain, GR=Greece, *HR=Croatia, HU=Hungary, IT=Italy, LV=Latvia, *ME=Montenegro, *MK=The former Yugoslav republic of Macedonia, PL=Poland, RO=Romania, *RS=Serbia, *SI=Slovenia, SK=Slovakia. [§] refers to all countries of former Yugoslavia (*) because no locality details are available according to original data [65]. Records are given in Table 3.

species that were found in the *M. myotis* population at the site in Gladenbach have already been noted to be parasites of *M. myotis* and of other *Myotis* species in Europe and are contributing about 25% of the parasite species on *Myotis* in Germany (Figure 5).

More than half of the species of the European parasite fauna of *Myotis*, currently 98 species, belong to a few, bat-specific genera of different classes. Arachnida of the order Mesostigmata, and within these the genera *MacroNyssus* and *Spinturnix* are dominating the parasite fauna and are contributing approx. 21% to the parasite fauna of *Myotis*. Both genera occur as parasites of bats worldwide and sometimes reach an extreme degree of specialization on their hosts, e.g. with co-differentiation of *Myotis punicus* and its parasite *Spinturnix myoti*

within different geographic lineages [64]. New species are regularly described in both genera, whereby the taxonomy has been affected by numerous changes [26,27]. The strictly bat specific Diptera and rather heteroxenous Siphonaptera are numerically also strongly represented among the European parasite fauna of *Myotis*. Similarly, most species of Cestoda belong to the bat-specific genus *Vampirolepis*. Based on our compilation we can state that the largest part of the digeneans, nematodes, arachnids, and insects was found only on a single host. With rising host numbers the number of parasite species parasitizing the same host decreases. Within the cestodes only one different species could be observed parasitizing the same host. The insect and arachnid species are the most diverse group within the European *Myotis* parasite fauna (Figure 6).

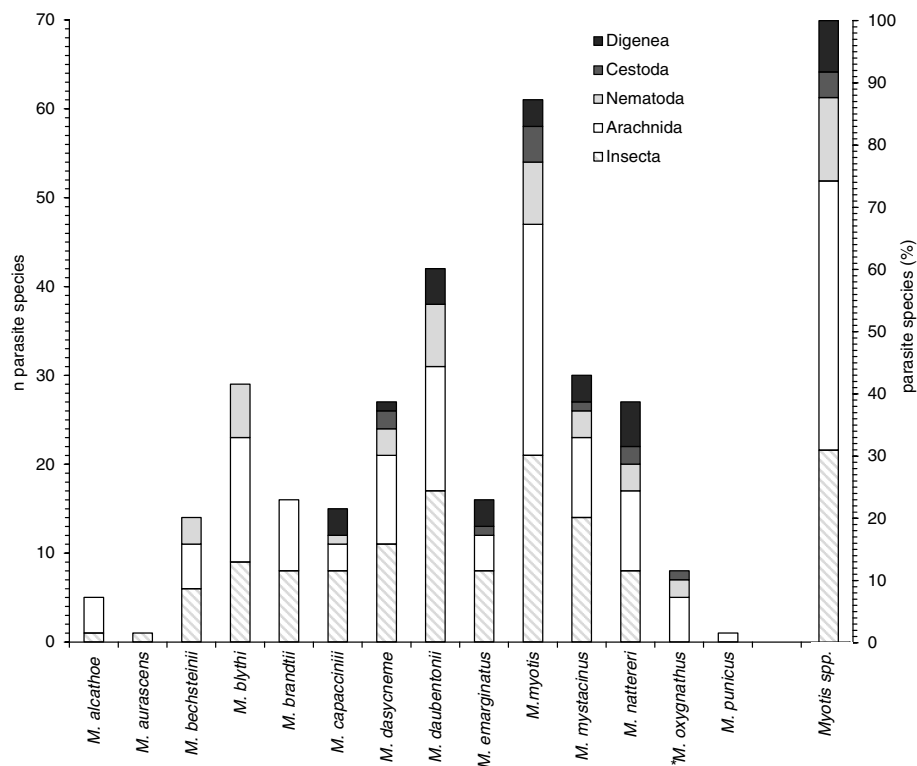


Figure 6 Host specification of European *Myotis* parasites. Shown are the total numbers and composition of the parasite species of each European *Myotis* species. The parasite species are combined in the five taxonomic groups. Furthermore, the percentages of the five taxonomic groups of all European *Myotis* parasites are shown. *Myotis* species are listed in alphabetical order. * may not distinct on species level, treated as subspecies or synonym of *M. blythii* by some authors [62,63].

The highest number of parasites is reached by *M. myotis*; we assume this coincides with its great distribution pattern.

Distribution pattern and composition of parasite species in *Myotis*

The distribution pattern of bat parasites could be explained by the effects of the geographical barriers affecting bat distribution. The West Siberian Plain in the East forms a natural barrier between the European-Ural and Siberian-Far Eastern complexes [75]. In the South, the Strait of Gibraltar functions as a natural barrier between Europe and Africa [6]. Geographical isolation within Europe is supposed to have led to species diversification within the few classes or genera of bat parasites that became established. Furthermore, the close relationship of parasite and host based on co-speciation at molecular level allows for the reconstruction of former distribution patterns of the host species [64]. Another factor that relates parasites to their host species is the mode of life of bats, i.e. their ability to fly reduces the likelihood of an infection with unspecific parasite species. For example infections with unspecific *Ixodes* (ticks) in bats are rather uncommon

[43]. Similarly, only two bat-specific families, Streblidae and Nycteribiidae (Diptera, superfamily Hippoboscoidea), constitute more than 68% of the bat parasites of South and Central America [76]. Additionally, the relatively high evolutionary age of bats compared to other mammals has probably played a role for the specific recent bat parasite composition. Earliest records date back to the early Eocene, but ancestors of modern bats might have already existed in the Paleocene as early fossil bats display the morphological characters of more recent bats [77]. Furthermore, Simmons [78] considered it likely that all recent bat families already existed by the late Eocene. This view is supported by the fact that remains of the oldest fossil of the bat-parasitic Streblidae are at least 15 million years old [79]. It seems reasonable to assume that not only ecological requirements and the way of life of early bats were similar to modern ones, but that also a specialized parasite fauna existed very early, worldwide and also in Europe. It was shown that the European wide composition of the *Myotis* parasite fauna is dominated by a few specific taxonomic groups in Europe. Based on these findings we propose that in the worldwide fauna of bat parasites a correspondingly long specialization

on hosts might have similarly led to the dominance of particular taxonomic groups. This co-speciation led to the high diversity of species associated with bats. More studies covering a larger range are needed to clarify the today status of bat parasite species worldwide. Results would provide new insights into the parasite-host co-evolution processes and help to better understand the ecology of bats.

Conclusions

The juvenile greater mouse-eared bats from the collecting point in Hesse (Germany) showed high parasite load and diversity. Due to the low age of the specimens, infection rates were high. Among the eight parasite species found, *I. scutatus* and *S. periblepharus* (Arachnida, mites), *V. balsaci* (Cestoda) and *M. alatus* (Nematoda) were recorded for the first time in Germany. The findings state that especially juvenile *M. myotis* serve as a habitat for a great range of parasite species. Therewith, they form an integral part of the ecosystem and contribute to species diversity in high amount. Especially the finding of endoparasitic cyclophyllidean cestodes that have usually at least a two-host lifecycle is, considering the stationary behaviour of the juvenile bats, rather unusual and suggests a non-predatory transmission mechanism (e.g. described for *Hymenolepis nana*). We assume that the number of parasites in juvenile *Myotis* is generally higher than in adults due to the only later acquired immune competence and behavioural adaptations. A complete overview of the European *Myotis* parasite fauna was given and revealed that a few parasite taxa dominate the recent European *Myotis* parasite fauna. Thus, a parasite-host co-specification in this unique taxonomic group is suggested.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Authors' contributions

Research concept and design: RF, SK; Collection and analysis of data: RF; Writing the article: RF, SK, TK; Molecular analysis: AW; Critical revision and final approval of the article: AL, JK. All authors read and approved the final manuscript.

Acknowledgements

We thank Conrad Freuling and Thomas Müller (Institute of Molecular Virology and Cell Biology, Federal Research Institute for Animal Health, Friedrich-Loeffler-Institute, Riems (Germany) for testing the *Myotis myotis* specimens for *Lyssavirus* infections. We thank Christian Melaun, Goethe-University (GU), Frankfurt/Main (Germany) for technical and Pascal Knodt for practical assistance.

Declaration

We declare that the conducted study complies with German laws. There is no conflict of interest with species conservation guidelines. The collection of samples was carried out in accordance with the property owner and the responsible environmental representative.

Author details

¹Goethe-University (GU), Institute for Ecology, Evolution and Diversity; Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre (SBIK-F), Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung (SGN), Max-von-Laue-Str. 13, Frankfurt am Main D-60438, Germany. ²Senckenberg German Entomological Institute (SDEI), Eberswalder Str. 90, Muencheberg D-15374, Germany.

Received: 9 October 2014 Accepted: 31 January 2015

Published online: 15 February 2015

References

- Volleth M, Eick G. Chromosome evolution in bats as revealed by FISH: The ongoing search for the ancestral chiropteran karyotype. *Cytogenet Genome Res.* 2012;137:165–73.
- Datzmann T, Von Helversen O, Mayer F. Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera: Mammalia). *BMC Evol Biol.* 2010;10:1–14.
- King AA, Haagsma J, Kappeler A. *Lyssavirus* infections in European bats. In: King AA, Fooks AR, Aubert M, Wandeler AI, editors. *Historical perspective of rabies in Europe and the Mediterranean Basin*. Paris: World Organisation for Animal Health; 2004. p. 221–41.
- Hutson AM, Mickleburgh SP, Racey PA. Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan. Switzerland and Cambridge: IUCN; 2001.
- Stadelmann B, Jacobs DS, Schoeman C, Ruedi M. Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome b sequences. *Acta Chiropterol.* 2004;6:177–92.
- Castella V, Ruedi M, Excoffier L, Ibáñez C, Arlettaz R, Hausser J. Is the Gibraltar Strait a barrier to gene flow for the bat *Myotis myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae)? *Mol Ecol.* 2000;9:1761–72.
- Kemenesi G, Dallos B, Görfö T, Boldogh S, Estok P, Kurucz K, et al. Novel European lineages of bat astroviruses identified in Hungary. *Acta Virol.* 2014;58:95–8.
- Racey PA, Hutson AM, Lina PHC. Bat rabies, public health and European Bat conservation. *Zoonoses Public Hlth.* 2012;60:58–68.
- Drexler JF, Corman VM, Wegner T, Tateno AF, Zerbini RM, Gloza-Rausch F, et al. Bats host major mammalian *Paramyxoviruses*. *Emerg Infect Dis.* 2012;17:449–56.
- Müller T, Johnson N, Freuling CM, Fooks AR, Selhorst T, Vos A. Epidemiology of bat rabies in Germany. *Arch Virol.* 2007;152:273–88.
- Gloza-Rausch F, Ipsen A, Seebens A, Götsche M, Panning M, Drexler JF, et al. Detection and prevalence patterns of group I Coronaviruses in bats, Northern Germany. *Emerg Infect Dis.* 2008;14:626–31.
- Uhrin M, Kanuch P, Kristofik J, Paule L. Phenotypic plasticity in the greater mouse-eared bat in extremely different roost conditions. *Acta Theriol.* 2010;55:153–64.
- Mihalca AD, Dumitrache MO, Magdaş C, Gherman CM, Domşa C, Mircean V, et al. Synopsis of the hard ticks (Acari: Ixodidae) of Romania with update on host associations and geographical distribution. *Exp Appl Acarol.* 2012;58:183–206.
- Rupp D, Zahn A, Ludwig P. Actual records of bat ectoparasites in Bavaria (Germany). *Spixiana.* 2004;27:185–90.
- Lourenco SI, Palmeirim JM. Can mite parasitism affect the condition of bat hosts? Implications for the social structure of colonial bats. *J Zool.* 2007;273:161–8.
- Zahn A, Rupp D. Ectoparasite load in European vespertilionid bats. *J Zool.* 2004;262:383–91.
- Jaunbauere G, Salmene I, Spungis V. Occurrence of bat ectoparasites in Latvia. *Latv Entomol.* 2008;45:38–42.
- ChiroTEC. [<http://www.chirotec.de/cms/index.php>]. Accessed May 2014.
- Dietz M, Simon M, Hessen-Forst FENA Naturschutz. Artgatachten 2011 Bundesstichprobenmonitoring 2011 von Fledermausarten (Chiroptera) in Hessen Großes Mausohr (*Myotis myotis*). Gießen; 2013.
- Bush O, Lafferty AD, Lotz JM, Shostak AW. Parasitology meets ecology on his own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol.* 1997;83:575–83.
- Shannon CE, Weaver W. *The mathematical theory of communication*. Vienna: University of Illinois Press; 1949.
- Ivanova NV, deWaard J, Hebert PDN: An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high quality DNA. *Mol EcolNotes.* 2006;6:998–1002.
- Altschul SF, Gish W, Miller W, Myers EW, Lipman DJ: Basiclocal alignment search tool. *J Mol Biol.* 1990;215:403–10.
- Genov T, Stoykova-Hajinikolova R, Meszaros F. *Molinostrongylus* spp. (Nematoda: Molineidae) from bats in Bulgaria, with a review of European species. *Parasit Hung.* 1992;25:53–68.
- Brinck-Lindroth G, Smit F. *GAM: The fleas (Siphonaptera) of Fennoscandia and Denmark*. Boston: Brill Leiden; 2007.
- Tian ZZ, Jin DC. Study on the genus *Macronyssus* (Acari: Macronyssidae) with description of a new species, redescription of a known species from

- the genus *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) and a key to the species in China. *Int J Acarol.* 2012;38:179–90.
27. Pocora I, Sevcik M, Uhrin M, Bashta AT, Pocora V. Morphometric notes and nymphal stages description of mite species from the *Spinturnix myoti* group (Mesostigmata: Spinturnicidae) from Romania and Ukraine. *Int J Acarol.* 2013;39:153–9.
 28. Friedrich-Loeffler-Institut Bundesforschungsinstitut für Tiergesundheit. Amtliche Methodensammlung Januar 2014. Greifswald - Insel Riems; 2014.
 29. Berthier P, Excoffier L, Ruedi M. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Proc R Soc B.* 2006;42:143–8.
 30. Bruyndonckx N, Dubey S, Ruedi M, Christe P. Molecular cophylogenetic relationships between European bats and their ectoparasitic mites (Acari, Spinturnicidae). *Mol Phylogenet Evol.* 2009;51:227–37.
 31. Danko S, Kristin A, Kristofik J. *Myotis alcathoe* in eastern Slovakia: occurrence, diet, ectoparasites and notes on its identification in the field. *Vespertilio.* 2010;13–14:77–91.
 32. Kristofik J, Danko S. Arthropod ectoparasites (Acarina, Heteroptera, Diptera, Siphonaptera) of bats in Slovakia. *Vespertilio.* 2012;16:167–98.
 33. Hornok S, Kotschan J, Kovacs D, Kovacs R, Angyal D, Görfö T, et al. Bat ticks revisited: *Ixodes ariadnae* sp. nov. and allopatric genotypes of *I. vespertilionis* in caves of Hungary. *Parasite Vector.* 2014;7:1–9.
 34. Sevcik M, Benda P, Lucan RK. Diptera Pupipara from bats of two large eastern Mediterranean islands, Crete and Cyprus. *Turk J Zool.* 2013;37:31–37.
 35. Lanza B: I parassiti dei pipistrelli (Mammalia, Chiroptera) della fauna italiana. Turin: Museo Regionale di Scienze Naturali; 1999.
 36. Meszaros F. An examination of native bats for parasitic nematodes. *Allattani Kozl.* 1971;58:78–86.
 37. Walter G, Kock D. Verbreitung und wirtsarten der fledermaus-flöhe Deutschlands. *Senckenb Biol.* 1994;74:103–25.
 38. Baker AS, Craven J. Checklist of the mites (Arachnida: Acari) associated with bats (Mammalia: Chiroptera) in the British Isles. *Syst Appl Acarol Spec Publ.* 2003;14:1–20.
 39. Deunff J, Walter G, Bellido A, Volleth M. Description of a cryptic species *Spinturnix bechsteini* n. sp. (Acari, Mesostigmata, Spinturnicidae), parasite of *Myotis bechsteini* (Kuhl, 1817) (Chiroptera, Vespertilionidae) by using ecoethology of host bats and statistical methods. *J Med Entomol.* 2004;41:826–32.
 40. Siuda K, Stanko M, Piksa K, Gorz A. Ticks (Acari: Ixodida) parasitizing bats in Poland and Slovakia. *Wiad Parazytol.* 2009;55:39–45.
 41. Dekeukeleire D. Local host-parasite dynamics and phylogeography of the bat fly *Basilisa nana*. Master thesis: University of Gent, Research Group Evolutionary Morphology of Vertebrates; 2012.
 42. Haitlinger R, Piksa K. First record of *Spinturnix bechsteini* (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae) from Poland with remarks on the diagnostic value of some characters. *Ann Parasitol.* 2012;58:15–8.
 43. Sevcik M, Benda P, Lucan RK. New records of ticks (Acari: Ixodidae) parasitizing on bats in Slovakia. *Vespertilio.* 2010;13–14:139–47.
 44. Botella P, Esteban JG. Histopathology of the stomach lesion caused by *Physaloptera brevivagina* (Nematoda: Physalopteridae) in bats in Spain. *Folia Parasitol.* 1995;42:143–8.
 45. Esteban JG, Botella P, Toledo R, Oltra-Ferrero JL. Helminthfauna of bats in Spain. IV. Parasites of *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774) (Chiroptera: Rhinolophidae). *Res Rev Parasitol.* 1999;59:57–68.
 46. Lindecke O, Scheffler I. Zur Ektoparasitenfauna der Fledermäuse in Sachsen-Anhalt. *Hercynia NF.* 2011;44:241–51.
 47. Esteban JG, Mas-Coma S, Oltra-Ferrero JL, Botella P. *Aonchotheca moravecii* sp. n. (Nematoda: Trichuridae), a new nematode from the long-fingered bat, *Myotis capaccinii*, in Spain. *Folia Parasitol.* 1991;38:319–26.
 48. Radovsky FJ. The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) parasitic on Bats. California: University of California Press; 1967.
 49. Zdzietowiecki K. Helminths of bats in Poland. I. Cestodes and trematodes of the family Plagiiorchiidae. *Acta Parasit Pol.* 1970;17:175–88.
 50. Orlova MV, Zapart A. Interactions of ectoparasites in cohabitating colonies of pond bats *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) and species of genus *Pipistrellus* from northern Poland. *Ann Parasitol.* 2012;58:211–5.
 51. Till WM, Evans O. The genus *Steatonyssuskolenati* (Acari: Mesostigmata). *Bull Br Mus (Nat Hist) Zool.* 1964;11:511–82.
 52. Lucan RK. Relationships between the parasitic mite *Spinturnix andegavinus* (Acari: Spinturnicidae) and its bat host, *Myotis daubentonii* (Chiroptera: Vespertilionidae): seasonal, sex- and age-related variation in infestation and possible impact of the parasite on the host condition and roosting behaviour. *Folia Parasit.* 2006;53:147–52.
 53. Haitlinger R, Lupicki D. Arthropods (Acari, Siphonaptera, Heteroptera, Psocoptera) associated with *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) (Chiroptera: Vespertilionidae) in Southern Poland. *Wiad Parazytol.* 2008;54:123–30.
 54. Piksa K, Skwarek M, Siuda K. Argasid and Spinturnicid mite load on swarming bats in the Tatra Mountains, Poland. *Folia Parasit.* 2011;58:322–5.
 55. Kochseder G. Untersuchungen an *Hymenolepis grisea* (VAN BENEDEEN, 1873) (Hymenolepidae) aus Fledermäusen aus der Steiermark. *Z Parasitenkunde.* 1969;32:43–7.
 56. Kristofik J, Piksa K, Sachanowic K. Two spinturnicid mites new to the fauna of Poland (Acari: Spinturnicidae). *P J E.* 2012;81:101–6.
 57. Murai E. Cestodes of bats from Hungary. *Parasit Hung.* 1976;9:41–62.
 58. Brgrlez J, Bidovec A. Three species of Trichostrongylidae, Leiper 1912, in some wild animals in Slovenia. *Zbornik Veterinarstvo.* 1987;24:167–72.
 59. Hennecke M. Die Fledermäuse Hessens. Remshalden-Buoch: Publisher Manfred Hennecke; 1994.
 60. Shimalov VV, Demyanchik MG, Demyanchik VT. A study on the helminth fauna of the bats (Mammalia, Chiroptera: Vespertilionidae) in Belarus. *Parasitol Res.* 2002;88:1011.
 61. Schmörlzer K. *Catalogus Faunae Austriae. Teil IX f. Vienna: Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften; 1995.*
 62. Bogdanowicz W, Van den Bussche RA, Gajewska M, Postawa T, Harutyunyan MA. Ancient and contemporary DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe and the Caucasus. *Acta Chiropterol.* 2009;11:289–305.
 63. Ruedi M, Mayer F. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological Convergences. *Mol Phylogenet Evol.* 2001;21:436–48.
 64. Bruyndonckx N, Biollaz F, Dubey S, Goudet J, Christe P. Mites as biological tags of their hosts. *Mol Ecol.* 2010;19:2270–778.
 65. Barus V, Daniel M. The occurrence of some helminth species in birds and mammals from Yugoslavia. *Folia Parasit.* 1972;19:111–2.
 66. Kulzer E. *Handbuch der Zoologie. Chiroptera.* Volume 3. Berlin: Walter de Gruyter publisher; 2005.
 67. Christe P, Arlettaz R, Vogel P. Variation in intensity of parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*). *Ecol Lett.* 2000;3:207–12.
 68. Christe P, Glairoz O, Evanno G, Bruyndonckx N, Devevey G, Yannic G, et al. Host sex and ectoparasites choice: preference for, and higher survival on female hosts. *J Anim Ecol.* 2007;76:703–10.
 69. Zander CD. *Parasit-Wirt-Beziehungen.* Berlin, Heidelberg: Springer; 1998.
 70. Giorgi MS, Arlettaz R, Christe P, Vogel P. The energetic grooming costs imposed by a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) upon its bat host (*Myotis myotis*). *Proc R Soc B.* 2001;268:2070–5.
 71. Christe P, Giorgi MS, Vogel P, Arlettaz R. Differential species-specific ectoparasitic mite intensities in two intimately coexisting sibling bat species: resource-mediated host attractiveness or parasite specialization? *J Anim Ecol.* 2003;72:866–72.
 72. Traversa D. Fleas infesting pets in the era of emerging extra-intestinal nematodes. *Parasite Vector.* 2013;6:1–15.
 73. Denegri GM. Review of oribatid mites as intermediate hosts of tapeworms of the Anoplocephalidae. *Exp Appl Acarol.* 1993;17:567–80.
 74. Steinmann P, Cringoli G, Bruschi F, Matthys B, Lohourignon LK, Castagna B, et al. FLOTAC for the diagnosis of *Hymenolepis* spp. infection: proof-of-concept and comparing diagnostic accuracy with other methods. *Parasitol Res.* 2012;111:749–54.
 75. Orlova MV. Invasion of specific ectoparasites of Siberian–Far Eastern bat species to the Urals. *Rus J Biol Invasion.* 2014;5:29–31.
 76. Frank R, Münster J, Schulze J, Liston A, Klimpel S. Macroparasites of Microchiroptera: bat ectoparasites of Central and South America. In: *Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites.* Volume 5. Edited by Mehlhorn H and Klimpel S. Heidelberg: Springer; 2014: 87–130.
 77. Gunnell GF, Simmons NB. Fossil evidence and the origin of bats. *J Mamm Evol.* 2005;12:209–46.
 78. Simmons NB. An Eocene big bang for bats. *Science.* 2005;307:527–8.
 79. Poinar G, Brown A. The first fossil streblid bat fly, *Enischnomyia stegosoma* n. g., n. sp. (Diptera: Hippoboscoidea: Streblidae). *Syst Parasitol.* 2012;81:79–86.