

# **Modellierung der klimatischen Habitataignung verschiedener krankheitsübertragender Vektorarten**

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades  
der Naturwissenschaften

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

von

**Lisa Katharina Koch**

aus Darmstadt

Frankfurt am Main 2018  
(D 30)

vom Fachbereich Biowissenschaften der  
Johann Wolfgang Goethe-Universität als Dissertation angenommen.

Dekan: Prof. Dr. Sven Klimpel

Gutachter: Prof. Dr. Sven Klimpel  
Prof. Dr. Jörg Oehlmann

Datum der Disputation: --.---.-----

Für meine Familie und Freunde

Johann Wolfgang Goethe: „Es ist nicht genug zu wissen, man muss auch anwenden;  
es ist nicht genug zu wollen, man muss auch tun.“

# Vorwort

Die vorliegende Dissertation ist publikationsbasiert (kumulativ) aufgebaut. Sie beinhaltet zunächst einen zusammenfassenden Überblick über den Inhalt und den wissenschaftlichen Kontext sowie wichtige Hintergrundinformationen zu den vier promotionsrelevanten Publikationen. Im anschließenden Ergebnisteil werden die Publikationen einzeln zusammengefasst und in der Diskussion in einen übergeordneten wissenschaftlichen Kontext gesetzt und diskutiert. Die vier (ISI-) Publikationen sind im Anhang (Kap. 7) in voller Länge angefügt und die hier verwendeten römischen Nummerierungen (s.u.) dienen nachfolgend als Querverweise für die einzelnen Publikationen. Diese sind unter den folgenden Titeln in den jeweiligen Fachzeitschriften erschienen:

- I. **Koch LK**, Cunze S, Werblow A, Kochmann J, Dörge DD, Mehlhorn H, Klimpel S (2016) Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitology Research* 115 (3): 957-964.
- II. Cunze S, Kochmann J, **Koch LK**, Klimpel S (2016) *Aedes albopictus* and its environmental limits in Europe. *PLoS ONE* 11 (9): e0162116.
- III. Cunze S, **Koch LK**, Kochmann J, Klimpel S (2016) *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* – two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe. *Parasites & Vectors* 9: 573.
- IV. **Koch LK**, Kochmann J, Klimpel S, Cunze S (2017) Modeling the climatic suitability of leishmaniasis vector species in Europe. *Scientific Reports* 7: 13325.

# Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis .....	I
Abbildungsverzeichnis .....	III
Abkürzungsverzeichnis .....	III
Tabellenverzeichnis .....	V
1. Zusammenfassung .....	1
2. Einleitung .....	4
2.1. Zielsetzung der Arbeit .....	7
3. Wissenschaftlicher Hintergrund .....	9
3.1. Klima und Klimawandel .....	9
3.2. Arthropoden als krankheitsübertragende Vektoren .....	11
3.2.1. Stechmücken als Vektoren .....	12
3.2.2. Sandmücken als Vektoren .....	17
3.3. Ökologische Nischenmodellierung .....	22
3.3.1. Theoretischer Hintergrund der Nischenmodellierung .....	22
3.3.2. Daten und Schritte der Nischenmodellierung .....	26
3.3.3. Annahmen und Unsicherheiten in der Nischenmodellierung .....	30
3.3.4. Bewertung der Modellgüte .....	33
4. Ergebnisse .....	35
4.1. Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector <i>Aedes albopictus</i> (Diptera: Culicidae) in Germany .....	35
4.2. <i>Aedes albopictus</i> and its environmental limits .....	39
4.3. <i>Aedes albopictus</i> and <i>Aedes japonicus</i> – two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe .....	42
4.4. Modeling the climatic suitability of leishmaniasis vector species in Europe ....	45

5. Diskussion .....	49
5.1. Ergebnisse im Kontext des Klimawandels – Potenzielle Habitatverschiebungen der untersuchten Vektorarten .....	51
5.2. Einordnung und Bewertung der Modellierungsergebnisse .....	56
5.3. Medizinische Bedeutung einer Ausbreitung der untersuchten Vektoren .....	63
5.4. Schlussfolgerungen und Ausblick.....	66
6. Literaturverzeichnis.....	68
7. Anhang .....	91

## Abbildungsverzeichnis

<b>Abbildung 1:</b> Untersuchte Stechmücken der Gattung <i>Aedes</i> .....	14
<b>Abbildung 2:</b> Schematischer Lebenszyklus einer Stechmücke.....	16
<b>Abbildung 3:</b> Aufnahme einer Sandmücke der Gattung <i>Phlebotomus</i> .....	19
<b>Abbildung 4:</b> Schematischer Lebenszyklus einer Sandmücke.....	21
<b>Abbildung 5:</b> Skalenabhängige Umweltvariablen.....	25
<b>Abbildung 6:</b> Wichtige Schritte in der Nischenmodellierung.....	30
<b>Abbildung 7:</b> Modelldiskriminierung .....	34

## Abkürzungsverzeichnis

%	Prozent
&	und
°C	Grad Celsius
°N	Grad Nord
°O	Grad Ost
°S	Grad Süd
°W	Grad West
Abb.	Abbildung
<i>Ae.</i>	<i>Aedes</i>
AUC	<i>Area Under the Curve</i>
AMCA	<i>American Mosquito Control Association</i>
ANN	<i>Artificial Neuronal Network</i>
bzw.	beziehungsweise
CDC	<i>Centers for Disease Control and Prevention</i>
CCAFS	<i>Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security</i>
CGIAR	<i>Consultative Group on International Agricultural Research</i>
CH <sub>4</sub>	Methan
CIAT	<i>International Center for Tropical Agriculture</i>
CIESIN	<i>Center for International Earth Science Information Network</i>
CO <sub>2</sub>	Kohlenstoffdioxid
CSIRO-Mk3.6.0	<i>CSIRO-Mk3.6.0 Atmosphere-Ocean global circulation model</i>
CTA	<i>Classification Tree Analysis</i>

CAWCR	<i>Collaboration for Australian Weather and Climate Research</i>
DAISIE	<i>Delivering Alien Invasive Species In Europe</i>
DGaaE	Deutsche Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie
DGP	Deutsche Gesellschaft für Parasitologie e.V.
d.h.	das heißt
DWD	Deutscher Wetterdienst
ECDC	<i>European Centre for Disease Prevention and Control</i>
EF	<i>Ensemble Forecasting</i>
EFSA	<i>European Food Safety Authority</i>
engl.	englisch
ENM	<i>Ecological Niche Modeling</i>
ESRI	<i>Environmental Systems Research Institute</i>
et al.	et alii
FN	<i>False negative</i>
FP	<i>False positive</i>
GCM	<i>Global Circulation Model</i>
ggf.	gegebenenfalls
GIS	<i>Geographic Information System</i>
GLM	<i>Generalized Linear Model</i>
IMPact-Vector	<i>International Multidisciplinary Parasitology and Vector Biology</i>
IPCC	<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i>
ISI	<i>International Statistical Institute</i>
IUCN	<i>International Union for Conservation of Nature (Invasive Species Specialist Group ISSG)</i>
KABS e.V.	Kommunale Aktionsgemeinschaft zur Bekämpfung der Schnakenplage e.V.
Kap.	Kapitel
km	Kilometer
L (1-4)	Larvenstadium (1-4)
MaxEnt	<i>Maximum Entropy Approach</i>
MaxEnt-LFMT	<i>MaxEnt-Limiting-Factor-Mapping-Tool</i>
m	Meter
mm	Millimeter
MPV	Modellierung der potenziellen Verbreitung
Oc.	<i>Ochlerotatus</i>
ÖNM	ökologische Nischenmodellierung
P.	<i>Phlebotomus</i>
ppm	<i>parts per million</i>



RKI	Robert Koch-Institut
RCP	<i>Representative Concentration Pathway</i>
RF	<i>Radioactive Forcing</i>
ROC	<i>Receiver Operating Characteristic</i>
SDM	<i>Species Distribution Modeling</i>
s.	siehe
s.u.	siehe unten
spp.	Spezies pluralis
SRES	<i>Special Report on Emissions Scenarios</i>
syn.	Synonym
Tab.	Tabelle
THG	Treibhausgase
TN	<i>True negative</i>
TP	<i>True positive</i>
TNR	<i>True negative rate</i>
TPR	<i>True positive rate</i>
u.a.	unter anderem
UBA	Umweltbundesamt
USA	Vereinigte Staaten von Amerika
vgl.	vergleiche
W/m <sup>2</sup>	Watt pro Quadratmeter
WHO	<i>World Health Organization</i>
z. B.	zum Beispiel

## Tabellenverzeichnis

<b>Tabelle 1:</b> Vergleich der Culicinae und der Phlebotominae .....	12
<b>Tabelle 2:</b> Übersicht der untersuchten Sandmücken der Gattung <i>Phlebotomus</i> .....	20
<b>Tabelle 3:</b> Überblick über wichtige Spezifikationen der RCP-Szenarien.....	29
<b>Tabelle 4:</b> Kurzzusammenfassung der vier Projekte der vorliegenden Dissertation ...	50

# 1. Zusammenfassung

Der Klimawandel hat einen starken Einfluss auf die Verbreitungsgebiete von Arten. Infolgedessen kann sich das Verbreitungsgebiet verschieben, einschränken oder ausweiten. Sessile und wenig mobile Arten verbleiben aufgrund dieser klimatischen Veränderungen oft in kleinen Refugien oder sterben sogar aus. Mobile Arten dagegen können aus ungünstigen Habitaten abwandern und neue geeignete Gebiete aufsuchen oder sich bei günstigen Bedingungen ausbreiten. Bei thermophilen Arten wird vermutet, dass sie von den klimatischen Änderungen profitieren und sich dadurch wahrscheinlich ausbreiten werden. Eine solche Ausbreitung, wozu auch die Einwanderung von gebietsfremden Arten zählt, hätte nicht nur zahlreiche Konsequenzen für diese Ökosysteme, sondern könnte sich auch zu einem ernstem Gesundheitsrisiko entwickeln, wenn es sich bei den einwandernden Neobiota um krankheitsübertragende Vektorarten handelt. Bei einem Vektor handelt es sich um eine Art, die Krankheitserreger auf einem anderen Organismus, den Wirt, übertragen kann. Stechmücken und Sandmücken als blutsaugende Insekten zählen zu den bekanntesten Vektoren. Sie sind in der Lage, eine Vielzahl von Infektionskrankheiten wie das Denguefieber oder das Gelbfieber, aber auch protozoische Parasiten wie *Leishmania*-Arten zu übertragen. Als thermophile Vektoren sind viele dieser Arten aktuell in ihrer geographischen Verbreitung weitgehend auf tropische und subtropische Gebiete beschränkt. Eine Einwanderung von Vektoren in Gebiete mit gemäßigtem Klima kann zu einer Einschleppung der durch sie übertragenden Erreger führen und damit zum Ausbruch von Infektionskrankheiten. Aufgrund der medizinischen Relevanz der Arten ist es essentiell, die räumliche Verbreitung, sowie die abiotischen Ansprüche der Vektorarten zu kennen, um deren mögliche Ausbreitung nachzuvollziehen.

Vor diesem Hintergrund beschäftigt sich die vorliegende kumulative Dissertation mit den klimawandelinduzierten Änderungen der Habitateignung verschiedener medizinisch relevanter Vektorarten. Dabei wurden die zwei invasiven Stechmückenarten *Aedes albopictus* (I-III) und *Aedes japonicus* (III), sowie zehn in Europa bereits vorkommende Sandmückenarten (IV), untersucht. Unter aktuellen Klimabedingungen sind viele der untersuchten Vektorarten in ihrer Verbreitung auf Südeuropa beschränkt. Die Verbreitung der vergleichsweise kältetoleranten Stechmückenart *Aedes japonicus* sowie der Sandmückenarten *Phlebotomus ariasi*,

*Phlebotomus mascittii* und *Phlebotomus perniciosus*, umfasst jedoch bereits gegenwärtig die gemäßigten Gebiete in Mitteleuropa.

Die Arbeit basiert auf vier (ISI-) Publikationen. Unter Verwendung der ökologischen Nischenmodellierung wurden (klimatisch) geeignete Gebiete unter aktuellen und zukünftigen Klimabedingungen bestimmt. Um dabei sowohl räumliche, als auch zeitliche Aspekte zu berücksichtigen, wurden mehrere räumliche Skalen (Deutschland und Europa), sowie Zeitperioden (2030, 2050 und 2070) betrachtet. Des Weiteren wurden verschiedene Ansätze (einzelne Algorithmen und Konsensus-Modelle) zur Modellierung der Habitateignung verwendet.

Die Ergebnisse dieser Dissertation zeigen eine zukünftige klimawandelbedingte Ausweitung der Gebiete mit geeigneten Habitatbedingungen für viele der betrachteten Arten. Besonders thermophile Arten können vermutlich von den klimatischen Änderungen profitieren und sich infolgedessen ausbreiten. So konnte gezeigt werden, dass die Habitateignung für *Aedes albopictus* insbesondere in Deutschland (I) und in Europa (III) zukünftig deutlich zunimmt. Auch für die Sandmückenarten *Phlebotomus alexandri*, *Phlebotomus neglectus*, *Phlebotomus papatasi*, *Phlebotomus perfilliewi* und *Phlebotomus tobbi* konnte eine deutliche Zunahme der klimatisch geeigneten Gebieten beobachtet werden (IV).

Lediglich Arten, wie die Asiatische Buschmücke *Aedes japonicus* (III) und auch kältetolerante Sandmückenarten (IV) scheinen weniger von diesen klimatischen Veränderungen zu profitieren und könnten in Zukunft sogar aktuell geeignete Gebiete verlieren (klimawandelinduzierte Arealverkleinerung). Bei *Aedes japonicus* könnte dies an einer engeren Nische mit einem Optimum bei vergleichsweise niedrigen Temperaturen liegen.

Um Erkenntnisse über die Umweltfaktoren zu gewinnen, die für das Vorkommen einer Vektorart essentiell sind, wurden Analysen an *Aedes albopictus* als Beispielart durchgeführt (II). Unter aktuellen Klimabedingungen konnten die Wintertemperatur in Nordosteuropa, die Sommertemperatur in Mitteleuropa und die Sommertrockenheit in Südeuropa dabei als die am stärksten limitierenden Faktoren identifiziert werden.

Unter zukünftigen Klimabedingungen bleiben die Wintertemperaturen als am stärksten limitierender Faktor in Nordosteuropa bestehen, die Sommertemperaturen in Mitteleuropa verlieren aber aufgrund der erwarteten Erwärmung an Einfluss. Der Einfluss der Sommertrockenheit als limitierender Faktor wächst hingegen und kann die Verbreitung der Art im Mittelmeerraum potenziell einschränken. Allerdings deuten die

Modellierungsergebnisse an, dass im Mittelmeerraum auch in Zukunft geeignete Habitatbedingungen herrschen werden.

Die aus den dichotomen Modellierungsergebnissen als potenziell geeignet herausgestellten Gebiete stimmen mit den Gebieten, die sich aus den Etablierungskriterien des Europäischen Zentrums für Prävention und Kontrolle von Krankheiten für *Aedes albopictus* ergeben, überein.

Die Ergebnisse dieser Dissertation deuten an, dass die meisten der hier untersuchten Arten vom Klimawandel profitieren werden. In Zukunft werden daher wahrscheinlich mehr Vektorarten geeignete Bedingungen in Mitteleuropa finden, wodurch die Vektordiversität zunehmen wird. Dadurch kann auch das Risiko für einen Ausbruch der durch die Vektoren übertragenen Krankheiten steigen. Mit Hilfe der Modellierungsergebnisse konnten Gebiete mit einem hohen Etablierungsrisiko für die Vektorarten identifiziert werden, welche daher im Fokus künftiger Überwachungsprogramme stehen sollten.

Auch wenn das Vorhandensein eines kompetenten Vektors einen unerlässlichen Risikofaktor für den Ausbruch einer Infektionskrankheit darstellt, gibt es noch weitere Risikofaktoren, wie die Erregerverbreitung. Im Fokus weiterführender Studien sollten daher auch unter anderem die abiotischen Bedingungen für die Entwicklung des Erregers sowie dessen potenzielle Ausbreitung näher untersucht werden. Zudem sollten neben neu eingewanderten Vektorarten auch die heimischen Arten in Bezug auf ihre Vektorkompetenz für die Infektionskrankheiten untersucht werden, da diese ebenfalls als potenzielle Vektoren dienen und somit die Gesundheitsgefahr weiter erhöhen könnten.

Abschließend lässt sich sagen, dass die Nischenmodellierung, trotz ihrer vereinfachenden Annahmen und Unsicherheiten, eine kosteneffiziente und hilfreiche Methode zur Untersuchung klimawandelinduzierter Arealverschiebungen darstellt. Mit Hilfe dieser Methode können daher zukünftig auch noch weitere Vektorarten sowie assoziierte Erreger untersucht werden.

## 2. Einleitung

Arten teilen sich ihren Lebensraum (Habitat) mit vielen anderen Arten mit ähnlichen Standortansprüchen (z. B. an Temperatur, Niederschlag, Nahrungsangebot). Die Gesamtheit dieser artspezifischen und überlebenswichtigen Umweltansprüche bezeichnet man dabei als die ökologische Nische der jeweiligen Art (Pulliam 2000; Peterson et al. 2011).

Innerhalb einer dieser Lebensgemeinschaften (Biozönosen) kommt es zwangsweise zu Interaktionen und Abhängigkeiten zwischen den Arten. Aus diesem Grund haben sich im Laufe der Evolution die verschiedenen Lebewesen an das Zusammenleben mit anderen Arten angepasst (Wittig und Streit 2004; Begon et al. 2006). Diese biotischen Interaktionen können einerseits positiv für beide Beteiligten sein (z. B. Symbiose, Mutualismus), andererseits treten auch für beide Arten negativ geprägte Beziehungen auf (z. B. Konkurrenz). Der Parasitismus dagegen ist eine biotische Interaktion, von der nur ein Partner, der Parasit, profitiert. Es handelt sich dabei um eine antagonistische oder einseitige, hemmende Interaktion, bei der sich eine meist kleinere Art von einem größeren Wirt ernährt bzw. von diesem lebt, ohne ihn (direkt) zu töten (Wittig und Streit 2004; Begon et al. 2006; Lucius und Loos-Frank 2008; Mehlhorn 2012; Goater et al. 2014). Der Begriff „Parasit“ ist abgeleitet von dem griechischen Wort *parasitos*, welches „Beisitzer“ bedeutet und ursprünglich sogenannte Vorkoster an adligen Höfen bezeichnete (Hiepe et al. 2006; Mehlhorn 2012).

Der Parasitismus stellt eine der erfolgreichsten Lebensweisen dar, die sich im Laufe der Evolution entwickelt hat (Poulin und Morand 2000). Parasiten können in verschiedene Kategorien eingeteilt werden. Arten, die den Wirt an der äußeren Oberfläche (in oder auf der Haut) parasitieren (z. B. Läuse oder Flöhe) werden als Ektoparasiten bezeichnet. Endoparasiten dagegen befallen die inneren Organe (z. B. Band- oder Herzwürmer). Parasiten können auch anhand der Dauer, die sie ihren Wirt befallen, klassifiziert werden. Stationäre Arten, wie beispielsweise Läuse oder Bandwürmer, leben in ständigem Kontakt mit ihrem Wirt. Temporäre Parasiten dagegen suchen ihren Wirt nur zeitweise auf, beispielsweise zur Nahrungs- oder Blutaufnahme (Wittig und Streit 2004; Hiepe et al. 2006; Lucius und Loos-Frank 2008). Zu diesen temporären Parasiten gehören neben Zecken auch Stech- und

Sandmücken, bei denen jeweils die Weibchen nur zur Aufnahme der Blutmahlzeit den Wirt aufsuchen (Wittig und Streit 2004; Mehlhorn 2012).

Neben den Parasiten selbst werden auch die Wirte unterschiedlich klassifiziert. Als Endwirt wird der Wirt bezeichnet, in dem der Parasit sich zum geschlechtsreifen Stadium entwickelt. Dagegen wird als Zwischenwirt ein Wirt bezeichnet, in dem zwar eine Weiterentwicklung, beispielsweise eine ungeschlechtliche Vermehrung stattfindet, aber der Parasit nicht die Geschlechtsreife erlangt. Bei Neben- und Reservoirwirten handelt es sich dagegen um weitere Wirte, meist Wirbeltiere (z. B. Hunde oder Nagetiere), von denen aus Parasiten wieder auf den Menschen übertragen werden können. Der Fehlwirt eines Parasiten ist ein Wirt, aus dem sich der Parasit auf natürlichem Wege, aufgrund seines Lebenszyklus nicht mehr befreien kann und/oder die Übertragung auf andere Wirte unterbleibt (Hiepe et al. 2006; Lucius und Loos-Frank 2008; Mehlhorn 2012; Goater et al. 2014).

Eine Parasiteninfektion kann für einen befallenen Wirt teilweise schwerwiegende Folgen haben. So kann es neben Zell- und Gewebeschäden (z. B. durch *Plasmodium* spp.) zu Wucherungen (z. B. durch Leberegel) oder zu Vergiftungen aufgrund der durch den Parasiten ausgeschiedenen Stoffwechselprodukte (z. B. durch *Trypanosoma cruzi*) kommen (Lucius und Loos-Frank 2008; Mehlhorn 2012). Außerdem führen parasitische Infektionen oftmals zu reduzierter Fekundität (Fruchtbarkeit) oder Überlebensfähigkeit des Wirtes (Ebert 2005).

Im Stamm der Arthropoda (Arthropoden, Gliederfüßer) leben mindestens 37% der Arten parasitär. Davon zählt die Mehrheit zu den Ektoparasiten, von denen die meisten auch als Vektoren fungieren. Vektoren sind lebende Organismen, die Krankheitserreger von einem infizierten Wirt auf ein anderes Tier oder den Menschen übertragen können. Zu den Vektoren zählen neben Zecken (Ordnung: Acari), Läusen (Ordnung: Phthiraptera), Flöhen (Ordnung: Siphonaptera) und Wanzen (Ordnung: Hemiptera) auch verschiedene Mückenarten (Ordnung: Diptera) (Wittig und Streit 2004; Mehlhorn 2012; WHO 2016).

Innerhalb der Ordnung der Diptera zählen Stechmücken (Familie: Culicidae) und Sandmücken (Familie: Psychodidae, teilweise auch Phlebotomidae) aus der Unterordnung der Mücken (Nematocera) aufgrund ihrer Vektorfunktion zu den bedeutendsten Familien. Sie beinhalten blutsaugende, parasitär lebende Arten (Mehlhorn 2012) und spielen eine wichtige Rolle bei der Übertragung und potenziellen

Ausbreitung von Krankheitserregern, wie Bakterien, Viren sowie protozoischen Parasiten (Kampen 2007; Mehlhorn 2012).

Die von Vektoren übertragenen Infektionskrankheiten (vektorassoziierte Krankheiten, engl.: *vector-borne diseases*), wie beispielsweise Malaria, Denguefieber, Zikafieber, Leishmaniose oder Lyme-Borreliose, haben eine hohe medizinische Relevanz und stellen weltweit eine erhebliche gesundheitliche Bedrohung dar (WHO 2016). Dabei dienen die hämatophagen Mücken in einigen Fällen als Zwischen- oder Endwirte für die protozoischen Parasiten. Für viele der Erreger ist die Passage durch den Darm des Vektors sogar obligat, da er Teil ihres Entwicklungszyklus ist (Kampen 2007). Findet eine Übertragung von Tieren zum Menschen oder umgekehrt statt spricht man von einer Zoonose. Werden Pathogene nur zwischen Menschen übertragen und stellt somit der Mensch den einzigen (Reservoir-)Wirt der Krankheit dar, handelt es sich um eine Anthroponose.

Während der für den Entwicklungszyklus des Vektors nötigen Blutmahlzeit können verschiedene Pathogene von einem infizierten Wirt aufgenommen und anschließend auf einen anderen Wirt übertragen werden. Heutzutage machen diese vektorassoziierten Krankheiten sogar weltweit mehr als 17% der Infektionskrankheiten aus und sind für über eine Million Todesfälle jährlich verantwortlich (WHO 2016). Davon sind Menschen in Entwicklungsländern, die über eine schlechte Grund- und Trinkwasserversorgung sowie eine unzureichende medizinische Versorgung verfügen, besonders betroffen (Lemon et al. 2008; WHO 2016; CIESIN 2017).

Das Klima beeinflusst die Verbreitung von Krankheiten dabei wesentlich. Nicht nur die einzelnen Stadien innerhalb des Lebenszyklus des Vektors sowie die Entwicklung des Erregers sind temperaturabhängig, sondern auch deren Verbreitungsgebiet wird vom Klima bestimmt (Becker et al. 2010; WHO 2016). Derzeit sind viele vektorassoziierte Krankheiten eher auf wärmere Gebiete der südlichen Hemisphäre beschränkt (Aspöck et al. 2008; Becker 2008; Becker et al. 2010). Es gibt jedoch auch in der nördlichen Hemisphäre wichtige vektorassoziierte Krankheiten, wie beispielsweise die durch Zecken übertragene Lyme-Borreliose (RKI 2013). Diese räumlichen Verbreitungsmuster der Infektionskrankheiten können sich jedoch in Zukunft infolge des Klimawandels stark ändern. Viele der meist wärmeliebenden Vektorarten können durch die Klimaerwärmung profitieren, weiter nördlich geeignete Klimabedingungen finden und sich dadurch möglicherweise in Richtung höherer Breiten und Höhenlagen ausbreiten. Förderlich für eine Ausbreitung ist zudem die Zunahme des globalen

Güterhandels und Reiseverkehrs (Becker et al. 2014a). Eine Etablierung dieser Vektorarten in neuen und nicht-heimischen Gebieten kann für eine Ausbreitung der durch sie übertragenen Krankheit sorgen.

### 2.1. Zielsetzung der Arbeit

Als Folge des Klimawandels wird angenommen, dass sich Arten über ihr natürliches Verbreitungsgebiet hinweg ausbreiten und etablieren können. Dies ist besonders relevant, wenn es sich dabei um Arten von hoher medizinischer Bedeutung handelt, wie beispielsweise Vektorarten von humanpathogenen Krankheitserregern. Aufgrund dessen ist es essentiell, die räumliche Verbreitung dieser Arten zu kennen. Dazu ist es notwendig, die für die Verbreitung ausschlaggebenden Umweltfaktoren zu bestimmen. Trotz andauernder Forschung in diesem Bereich ist die potenzielle Ausbreitung wichtiger Vektoren nicht ausreichend erforscht.

Daher beschäftigt sich die vorliegende Dissertation hauptsächlich mit der Bestimmung (klimatisch) geeigneter Habitate medizinisch relevanter Vektorarten im Zuge des Klimawandels (unter aktuellen und zukünftigen Klimabedingungen) auf unterschiedlichen räumlichen Ebenen (Deutschland und Europa). Zu den hier untersuchten Vektorarten zählen die beiden invasiven Stechmückenarten *Aedes albopictus* (I-III) und *Aedes japonicus* (III) sowie zehn bereits in Südeuropa etablierte Sandmückenarten (IV). Die hier untersuchten Arten sind entweder bereits nachgewiesene Überträger humanpathogener Krankheitserreger oder es gibt Hinweise, die eine Vektorkompetenz vermuten lassen.

Folgende Forschungsfragen standen dabei im Fokus der Arbeit:

- 1.) Wie verändert sich die potenzielle Verbreitung verschiedener Vektorarten durch den Klimawandel?
- 2.) Welche abiotischen Faktoren sind für die Verbreitung besonders relevant?
- 3.) Wie unterscheiden sich die Reaktionen der untersuchten Arten in Hinblick auf die Klimaerwärmung?



Zur Bearbeitung der oben genannten Forschungsfragen wurde die ökologische Nischenmodellierung genutzt. Sie stellt ein effektives Hilfsmittel zur Beantwortung derartiger Fragen dar und findet bereits in vielen ökologischen Disziplinen, darunter Biogeographie und Umweltschutz, Anwendung. Die hier gewonnenen Ergebnisse identifizieren Gebiete, die ein hohes Etablierungsrisiko für die untersuchten Vektorarten aufweisen und können daher dazu beitragen, die Effizienz künftiger Überwachungsprogramme zu steigern. Ferner werden auch die klimatischen Bedürfnisse und Anforderungen der Arten sichtbar und die Ergebnisse tragen dazu bei, das invasive Potenzial von Arten besser einzuordnen.

### **3. Wissenschaftlicher Hintergrund**

#### **3.1. Klima und Klimawandel**

Als Klima wird die durchschnittliche und wiederkehrende Abfolge der meteorologischen Ereignisse an einem bestimmten Ort im jahreszeitlichen Verlauf über einen längeren Zeitraum hinweg (zumeist 30-50 Jahre) bezeichnet (Smith und Smith 2009). Dadurch sind auf der Welt Lebensräume mit stark unterschiedlichen und teilweise extremen (Klima-) Bedingungen vorhanden (z. B. Wüsten, Polarregionen). Lebewesen kommen dabei in diesen unterschiedlichen Lebensräumen, von den tiefsten Ozeangraben bis zu den höchsten Gipfeln der Gebirge oder von den Polen bis zum Äquator, vor (Brown und Gibson 1983; Beierkuhnlein 2007; Boenigk und Wodniok 2014). Das Klima, insbesondere Temperatur und Niederschlag, spielt nicht nur eine essentielle Rolle bei der Mehrzahl an Lebensprozessen, sondern beeinflusst auch die großräumige geografische Verbreitung von Arten und somit ganzen Ökosystemen (Smith und Smith 2009). Auch die Biodiversität innerhalb einer Lebensgemeinschaft wird kontinuierlich durch das Klima geformt (Lovejoy und Hannah 2005).

Die räumliche Verbreitung einer Art wird dabei durch die vorherrschenden Bedingungen definiert. Die Art muss unter den dort herrschenden Umweltbedingungen dauerhaft leben und sich erfolgreich fortpflanzen können. In aquatischen Habitaten werden die Temperatur, die Salinität, die Lichtverhältnisse sowie die Wassertiefe als entscheidende Umweltfaktoren für das Vorkommen von Lebewesen angesehen. In terrestrischen Gebieten dagegen sind die Temperatur, der Niederschlag, die Landnutzung sowie die Bodenbeschaffenheit von enormer Wichtigkeit (Brown und Gibson 1983).

Die heute beobachteten Verbreitungsgebiete sind allerdings nicht nur von den vorherrschenden Umweltfaktoren, sondern auch von historischen Ereignissen geprägt (z. B. historische Entwicklung der Lebensräume, Plattentektonik und Klimageschichte) (Boenigk und Wodniok 2014). Das Klimasystem ist nicht konstant, sondern verändert sich beispielsweise infolge zyklischer Schwankungen der Sonnenintensität, der Präzession der Erde oder auch eher zufälligen Ereignissen wie Vulkanausbrüchen (Smith und Smith 2009). Daher sind auch die Umweltbedingungen nicht statisch, sondern dynamisch und waren im Laufe der Erdgeschichte erheblichen Veränderungen unterworfen.

Neben diesen natürlichen klimatischen Veränderungen hat auch der Mensch einen erheblichen Einfluss auf die Verbreitung von Arten. So wirken beispielsweise die starken Veränderungen der Landoberfläche sowie die verstärkte Emission von Treibhausgasen (THG) auf das Klimasystem ein (UBA 2017). Treibhausgase wie beispielsweise Methan ( $\text{CH}_4$ ) und Kohlenstoffdioxid ( $\text{CO}_2$ ) zählen generell zu den natürlichen Bestandteilen des Klimasystems. Sie absorbieren langwellige Strahlung und geben diese nicht in das Weltall ab, sondern strahlen sie auf die Erdoberfläche zurück, was die untere Atmosphäre erwärmt. Dies resultiert in einem positiven Strahlungsantrieb, einem Maß für die Energiebilanz der Erde beziehungsweise der Atmosphäre. Als Folge dieses natürlichen Treibhauseffekts wird die mittlere Erdtemperatur von  $-18^\circ\text{C}$  auf  $15^\circ\text{C}$  erhöht, was eine lebenswichtige Grundlage für Leben auf der Erde darstellt (Roßbegalle 2015). Die starke Zunahme der durch menschliche Aktivitäten freigesetzten THG, insbesondere von  $\text{CO}_2$  durch die Verbrennung fossiler Brennstoffe, verstärkt diesen natürlichen Effekt jedoch deutlich (IPCC 2007a; Smith und Smith 2009). Dadurch bleibt mehr Strahlungsenergie in der unteren Atmosphäre zurück und erwärmt diese weiter. Diese Erwärmung wird als anthropogener Klimawandel bezeichnet und wird als Ursache dafür angenommen, dass sich die Verbreitungsgebiete von Arten zukünftig nach Norden oder in größere Höhenlagen verschieben werden (Schmidt 2014). Insbesondere bei der Artenzusammensetzung in den gemäßigten Zonen werden starke Veränderungen erwartet (Bairlein und Metzger 2014).

Diese klimatischen Veränderungen können es Arten ermöglichen, sich in neue Gebiete, außerhalb ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes, auszubreiten und sich dort gegebenenfalls zu etablieren. Als Ausbreitung wird eine nicht gerichtete Bewegung bezeichnet. Sie dient der Konkurrenzvermeidung mit den eigenen Geschwistern oder Eltern sowie dazu, sich außerhalb der ursprünglichen Verbreitung anzusiedeln (Beierkuhnlein 2007). Die Veränderung der Gebiete verläuft kontinuierlich und über kürzere Strecken. Fernausbreitungen stellen dabei eher seltene Zufallsereignisse dar, da dabei oftmals Ausbreitungsbarrieren (z. B. Gebirge, Flüsse) überwunden werden müssen. Der globale Tourismus und Handel fördern und ermöglichen jedoch solche Fernausbreitungen immer wieder und sorgen dafür, dass Arten nicht nur Ausbreitungsbarrieren überwinden, sondern auch über weite Distanzen transportiert werden. Durch die Entwicklung eines feinmaschigen globalen Verkehrsnetzes (Straßen, Eisenbahn, Schiff- und Luftverkehr) ist auch das Potenzial

für die Einschleppung und somit der potenziellen Ausbreitung von nicht-heimischen, gebietsfremden Arten gestiegen. Aufgrund dieser starken globalen Vernetzung können Verbindungen zwischen klimatisch ähnlichen Gebieten entstehen und vorherige Barrieren überwunden werden (Beierkuhnlein 2007).

Durch den Klimawandel werden großräumige Veränderungen der weltweiten Vegetation und somit der damit verbundenen Ökosysteme erwartet (Gerten 2014). Aufgrund dessen herrscht im Allgemeinen ein großes Interesse an der Untersuchung solcher klimawandelbedingten Arealverschiebungen, da sie nicht nur zum Aussterben von Arten (Biodiversitätsverlust), sondern auch zur Einwanderung von Schadorganismen führen können. Während nicht mobile Arten sowie Arten, die kleine Refugien besiedeln, vom Aussterben bedroht sind, wird angenommen, dass viele thermophile gebietsfremde Vektorarten immer mehr geeignete Gebiete finden und sich ausbreiten können (Fischer et al. 2009; Nentwig et al. 2011). Eine Ausbreitung solcher Vektoren könnte dabei ebenfalls zu einer Ausbreitung von verschiedenen vektorassoziierten Krankheiten führen.

### **3.2. Arthropoden als krankheitsübertragende Vektoren**

Mittlerweile leben mehrere Milliarden Menschen in über 100 Ländern in Risikogebieten von durch Vektoren ausgelösten Krankheiten. Diese Vektoren zählen in den meisten Fällen zum Stamm der Arthropoden (Gliederfüßer) und zur Klasse der Insekten (WHO 2016; EFSA 2017). Seit langer Zeit werden Arthropoden bereits mit der Übertragung von Krankheitserregern in Verbindung gebracht. Die Ordnung Diptera (Zweiflügler) innerhalb der Klasse der Insekten umfasst etwa 12-15% der bekannten Tierarten und zählt damit zu den ökologisch diversesten Ordnungen (Yeates et al. 2007). Innerhalb der Ordnung können zwei Unterordnungen, die Nematocera (Mücken) und Brachycera (Fliegen) unterschieden werden. Von den etwa 130.000 Arten innerhalb der Diptera zählen ungefähr 11.000 zu den blutsaugenden Arten (Garms 2014).

Im weiteren Verlauf dieser Arbeit werden Vektorarten aus der Unterordnung Nematocera näher betrachtet. Die hier betrachteten Arten stammen aus den Teilordnungen Culicomorpha und Psychodomorpha. Sie enthalten viele blutsaugende und damit meist medizinisch relevante Arten (Lane und Crosskey 1993; Yeates et al. 2007). Im Rahmen dieser Arbeit werden Arten aus diesen beiden Teilordnungen, aus den Familien Culicidae (Stechmücken) und Psychodidae (Schmetterlingsmücken), betrachtet (Tab. 1). Die Arten der Projekte I-III zählen dabei zur Familie Culicidae und

darin zur Unterfamilie der Culicinae. Die Sandmückenarten des vierten Projektes (IV) gehören der Familie der Psychodidae und darunter der Unterfamilie Phlebotominae an.

**Tabelle 1:** Vergleich wichtiger Merkmale der Unterfamilien Culicinae (einer Unterfamilie innerhalb der Stechmücken) und Phlebotominae (Sandmücken).

Erstellt nach Angaben aus Kampen 2007; Becker et al. 2010; Claborn 2010; Depaquit et al. 2010; Maroli et al. 2012; Ready 2013; Becker et al. 2014b; Medlock et al. 2014; KABS 2015; ECDC 2017a; IUCN 2017.

Merkmal	Culicinae	Phlebotominae
Größe	4 - 9mm	1,5 - 3,5mm
Lebenszyklus	Aquatische Lebensphase vorhanden	Aquatische Lebensphase nicht vorhanden
Eiablage	50 - 500 Eier	30 - 70 Eier
Ernährung	Beide Geschlechter ernähren sich von Pflanzensäften	Beide Geschlechter ernähren sich von Pflanzensäften
Blutsaugeverhalten	Nur die Weibchen	Nur die Weibchen
Vektorkompetenz	Vielzahl verschiedener Viren, Bakterien und Parasiten (darunter Dengue-, West-Nil- Gelbfieber- und Chikungunya-Virus oder <i>Plasmodium</i> spp.)	Leishmaniose, Sandmückenfieber, <i>Bartonella</i> spp.
Übertragungsmodus	Salivar Übertragung oder aktive Fortbewegung des Erregers (z. B. Filarien)	Regurgitative Übertragung
Ausbreitung	Manche Arten sind stark invasiv (z. B. <i>Aedes albopictus</i> und <i>Aedes japonicus</i> )	Gelten generell nicht als invasive Arten

### 3.2.1. Stechmücken als Vektoren

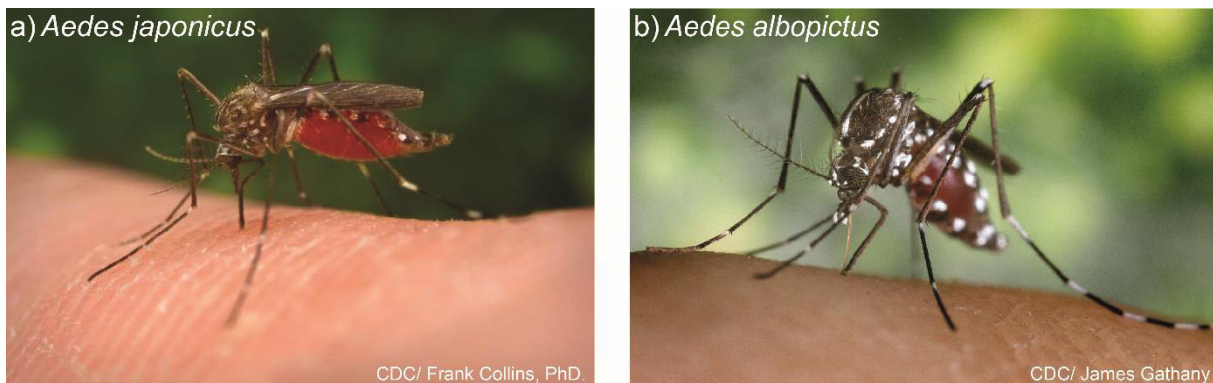
Die Culicidae (Stechmücken) innerhalb der Culicomorpha zählen zu den bekanntesten Vektorarten. Weltweit sind bisher etwa 3500 Stechmückenarten aus ungefähr 42 Gattungen bekannt (Rueda 2008; Becker et al. 2014a). Zwar sind sie, mit Ausnahme des antarktischen Kontinents, auf allen Kontinenten vertreten, die Diversität zwischen den zoogeographischen Regionen unterscheidet sich jedoch stark. Während in der neotropischen Region (vgl. Rueda 2008: umfasst Südamerika, einschließlich Mittelamerika und einen Teil von Mexiko) die größte Artenvielfalt mit etwa 1069 Arten aus 24 Gattungen herrscht, kommen in der Paläarktis (vgl. Edwards 1921 und Rueda 2008: umfasst den nicht-tropischen Teil von Eurasien und Afrika, inklusive der Inseln im Atlantik, Korea und Japan) nur ungefähr 492 Arten verteilt auf 19 Gattungen vor. Die geringste Diversität zeigt die Nearktis (vgl. Rueda 2008: umfasst den nordamerikanischen Kontinent, außerdem Teile von Mexiko) mit etwa 178 Arten aus 13 Gattungen.

Die Familie der Culicidae kann weiterhin in zwei Unterfamilien, die Anophelinae und die Culicinae, unterschieden werden. Beide Unterfamilien enthalten Arten, die in der Lage sind, humanpathogene Krankheitserreger zu übertragen (Becker et al. 2014b). Stechmücken sind in der Lage, eine Vielzahl von humanpathogenen Viren (z. B. Dengue-, Chikungunya- oder West-Nil-Viren) und Parasiten (z. B. *Plasmodium* spp. oder Filarien), die Infektionserkrankungen auslösen können, zu übertragen (Becker et al. 2014b).

In Europa gehören die meisten der medizinisch relevanten Arten zu den drei Gattungen *Anopheles*, *Culex* und *Aedes* (Calzolari 2016). Infolgedessen beschäftigt sich die vorliegende Arbeit insbesondere mit zwei medizinisch relevanten Arten der Gattung *Aedes*. Diese Gattung gehört zur Unterfamilie Culicinae und dort zu dem besonders artenreichen und variablen Stamm (Tribus) Aedini (Harbach 2015; Wilkerson et al. 2015) und wegen der Vielzahl an wichtigen und kompetenten Vektoren zu den drei bekanntesten Stechmückengattungen (Wilkerson et al. 2015).

Die erste der beiden Arten, die hier behandelt wird, ist die Asiatische Buschmücke *Aedes (Finlaya) japonicus japonicus* (Theobald 1901) (*Ae. japonicus*, Syn. *Ochlerotatus japonicus* – *Oc. japonicus*) (Abb. 1a). Die Art stammt ursprünglich aus Ostasien, genauer aus Japan (nördlich der Ryukyu-Inseln) und Teilen der koreanischen Halbinsel (Tanaka et al. 1979; Huber et al. 2012; Ibáñez-Justicia et al. 2014; Kampen und Werner 2014; Kaufman und Fonseca 2014). Im Jahr 1998 wurde in den Vereinigten Staaten von Amerika (USA), in New York und New Jersey, erstmals ein etabliertes Vorkommen der Art außerhalb ihrer ursprünglichen Verbreitung nachgewiesen (Peyton et al. 1999; Schaffner et al. 2009). Seitdem hat sich die Art, die als invasiv gilt (IUCN 2017), deutlich ausgebreitet. In Europa konnte die Art zwar in Frankreich im Jahr 2000 erstmals nachgewiesen werden (Schaffner et al. 2003), gilt aber erst seit 2002 in Europa, aufgrund von Populationen in Belgien, als etabliert (Versteirt et al. 2009; Kampen und Werner 2013). Derzeit sind europaweit mehrere räumlich separierte, etablierte Population der Art, unter anderem in der Schweiz, Frankreich, Deutschland, Österreich, den Niederlanden, Kroatien, Slowenien und Ungarn bekannt (Krüger 2014; Zielke et al. 2016; ECDC 2017b; ECDC 2017c). Da es sich bei *Ae. japonicus* um eine anpassungsfähige, konkurrenzstarke Art handelt (Kampen und Werner 2014), ist es wahrscheinlich, dass sich die Art in Europa und Deutschland weiter ausbreiten wird. Gestützt wird dies durch Funde einer kürzlich neu nachgewiesenen Population der Art in Südbayern, an der Grenze zu Österreich (Zielke

et al. 2016). Die Art wird mit der Übertragung vieler Arboviren (engl.: *arthropod-borne viruses*) in Verbindung gebracht. Untersuchungen der Blutmahlzeiten einzelner Individuen konnten beispielsweise zeigen, dass die Art verschiedene Säuge- sowie Nagetiere als Wirte nutzt, darunter Hirsche, Menschen und Streifenhörnchen (Medlock et al. 2015). Im Labor konnten ferner auch Vögel als Wirte nachgewiesen werden (Sardelis et al. 2003). In Laborstudien konnte zudem die Vektorkompetenz von *Ae. japonicus* für die Übertragung verschiedener Viren, darunter das West-Nil-, das Dengue- und das Japanische-Enzephalitis-Virus, gezeigt werden (Kampen und Werner 2014; Zielke et al. 2016). Im Freiland dagegen gibt es nur wenige Nachweise über die Vektorkompetenz der Art. Aktuelle Untersuchungen stellen zudem die Empfänglichkeit der deutschen *Ae. japonicus* Populationen für eine West-Nil-Virus Infektion in Frage (Huber et al. 2014a).



**Abbildung 1:** Untersuchte Stechmücken. a) Die Asiatische Buschmücke *Aedes japonicus* (III) und b) die Asiatische Tigermücke *Aedes albopictus* (I, II und III).

Die zweite untersuchte Stechmückenart ist die Asiatische Tigermücke *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse 1894) (*Ae. albopictus*) (Abb. 1b). Auch das Verbreitungsgebiet dieser Art liegt in Südostasien (ECDC 2017d) und von dort ausgehend hat sie sich nahezu weltweit (außer in der Antarktis) ausgebreitet (Goubert et al. 2016). In Europa wurde die Art erstmals in 1979 in Albanien identifiziert (Adhami und Reiter 1998). Sie gilt dort als etabliert und wurde zunächst in keinem anderen europäischen Staat gemeldet. In Texas (USA) wurde die Art im Jahr 1985 ebenfalls entdeckt und hat sich von dort auf dem Kontinent ausgebreitet. In den USA ist *Ae. albopictus* derzeit in mindestens 32 Staaten nachgewiesen (Moore und Mitchell 1997). Erst im Jahr 1990 wurde die Art auch in Genua in Norditalien identifiziert (Sabatini et al. 1990), konnte sich dort etablieren und weiter ausbreiten (innerhalb der ersten acht Jahre in über 30 Provinzen) (Romi et al. 1999). Mittlerweile ist die Stechmückenart in

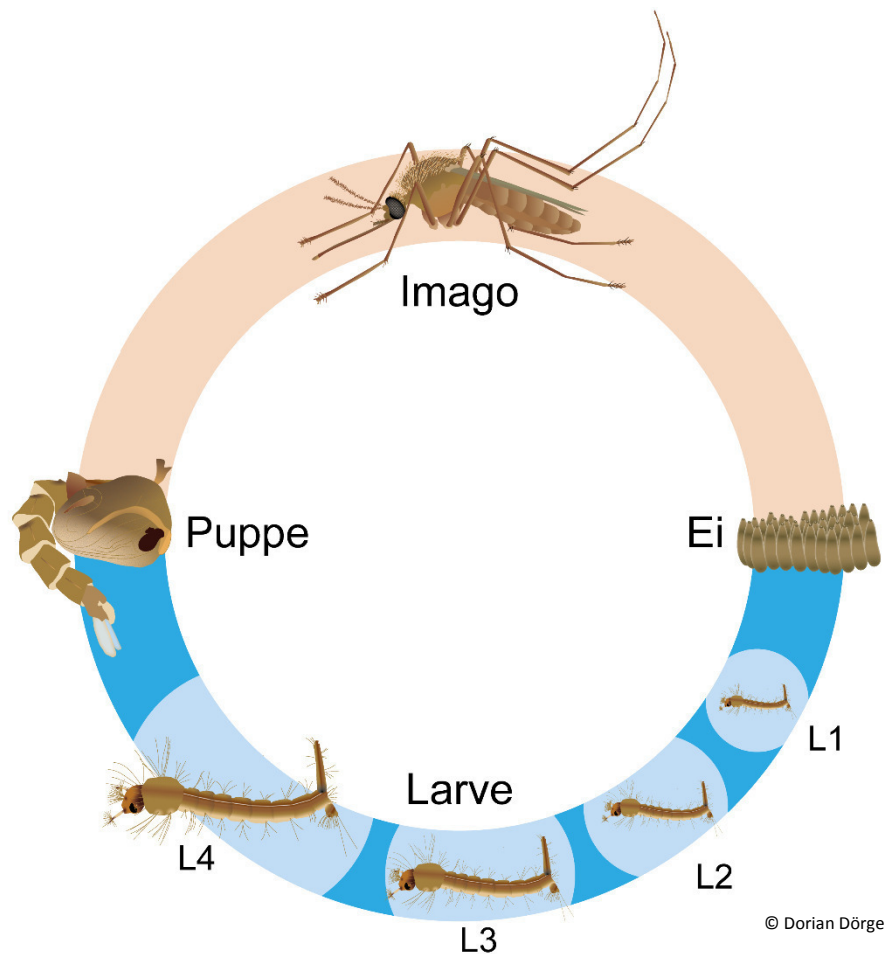
Europa in 25 verschiedenen Staaten etabliert, darunter Albanien, Bulgarien, Frankreich (inklusive Korsika), Griechenland, Italien (inklusive Sardinien und Sizilien), Malta, Rumänien, Spanien, Slowenien, Schweiz, Kroatien (Medlock et al. 2015; Prioteasa et al. 2015; ECDC 2017d; ECDC 2017e). In weiteren europäischen Ländern wie Österreich, Belgien, Deutschland und den Niederlanden, ist die Art bereits aufgetreten, eine Etablierung der Art gilt dort aber noch als ungewiss (ECDC 2017d). Die Asiatische Tigermücke, *Ae. albopictus*, gilt als die sich am stärksten ausbreitende Mückenart und zählt sogar zu den 100 stärksten invasiven Arten weltweit (Goubert et al. 2016; IUCN 2017). Neben ihrem starken Ausbreitungspotenzial und ihrer guten Anpassungsfähigkeit verfügt die Art auch über eine hohe Vektorkompetenz für viele Krankheitserreger (Benedict et al. 2007; Medlock et al. 2015; ECDC 2017d). *Aedes albopictus* beispielsweise ist in der Lage über 20 verschiedene Viren zu übertragen (Paupy et al. 2009). Im Gegensatz zu *Ae. japonicus* konnte jedoch die Vektorkompetenz nicht nur im Labor, sondern auch im Freiland nachgewiesen werden (Paupy et al. 2009). Zu den von der Art übertragenen Erregern zählen unter anderem alle vier Dengue-Virus Stämme, das West-Nil-Virus, das Chikungunya-Virus, das Zika-Virus, sowie *Dirofilaria immitis*, der Hundeherzwurm (Cancrini et al. 2003; Paupy et al. 2009; Gaminade et al. 2017). In Europa wird die Art bereits mit Ausbrüchen des Chikungunya-Virus in Italien und des Dengue-Virus in Frankreich und Kroatien in Verbindung gebracht (Rezza et al. 2007; Vazeille et al. 2008; Paupy et al. 2009; Gould et al. 2010; La Ruche et al. 2010; Gjenero-Margan et al. 2011). In ihrer Auswahl nach einem geeigneten Wirt für die Blutmahlzeit ist die Art dabei eher unspezifisch und nutzt Säugetiere, Vögel und teilweise sogar Reptilien und Amphibien (Medlock et al. 2015). Aufgrund ihrer vielseitigen Vektorkompetenz und ihrer Ausbreitungsfähigkeit, wird die Art als eine starke gesundheitliche Bedrohung für Europa in der Zukunft angesehen (Medlock et al. 2015).

### *Lebenszyklus*

Nach der Befruchtung suchen die Stechmückenweibchen nach einem Wirt für die Blutmahlzeit. Diese ist notwendig zur Vollendung des Lebenszyklus, da Stechmücken aus der Blutmahlzeit die für Eientwicklung benötigten Proteine beziehen. Einige Tage nach der Blutmahlzeit legt ein Stechmückenweibchen, je nach Art, etwa 50-500 Eier, in Wasser oder feuchten Boden ab (Abb. 2). Dazu werden die Eier entweder einzeln oder in kleinen Ei-Schiffchen abgelegt (Becker et al. 2010). Nach der vollendeten



Embryonalentwicklung bricht die Ei-Hülle an der Vorderseite auf und entlässt eine Larve, des ersten Larvenstadiums (L1) ins Wasser. Die aquatisch lebende Larve atmet jedoch atmosphärischen Sauerstoff (AMCA 2014) und ernährt sich beispielsweise von Mikroorganismen, Algen und Detritus (Becker et al. 2010). Alle vier Larvenstadien (L1-L4) sind bei Stechmücken auf Wasser angewiesen, da die Larven nur in Anwesenheit von Wasser schlüpfen (KABS 2015).



**Abbildung 2:** Schematischer Lebenszyklus einer Stechmücke mit den Entwicklungsstadien: Ei, Larve (L1-L4), Puppe und Imago.

Nach Durchlaufen der Larvenstadien treten die Stechmücken in das Puppenstadium ein. In dieser Zeit sind Kopf und Thorax des Insekts zu einem sogenannten Cephalothorax verschmolzen, an dem auch die zur Atmung genutzten Atemröhrchen hängen. Im Gegensatz zu den Larvenstadien nimmt die Stechmückenpuppe keine Nahrung zu sich (Becker et al. 2010). Während des Puppenstadiums, welches oft nur wenige Tage dauert (1-2 Tage), findet die Umgestaltung (Metamorphose) statt.

Das Durchlaufen eines Puppenstadiums zeichnet den holometabolen Entwicklungszyklus der Stechmücken aus (Goater et al. 2014), die Larve macht im Laufe ihrer Entwicklung zum Imago eine vollständige Metamorphose durch. Danach schlüpfen die fertig entwickelten Imagines aus der Puppenhülle. Da die adulten Männchen noch eine Reifephase durchlaufen müssen, schlüpfen diese meist wenige Tage vor den Weibchen (Becker et al. 2010; KABS 2015). Zur Paarung bilden bei den meisten Stechmückenarten die Männchen einen Schwarm, der die Weibchen anlockt. Diese fliegen in den Schwarm hinein und suchen im Anschluss an die Befruchtung nach einem Wirt für die Blutmahlzeit, sodass der Zyklus von neuem beginnt (Becker et al. 2010; KABS 2015).

### 3.2.2. Sandmücken als Vektoren

Die Phlebotominae (Sandmücken) sind eine Unterfamilie der Psychodidae (Schmetterlingsmücken). Derzeit sind weltweit ungefähr 900 Sandmückenarten bekannt (Ready 2013), die größtenteils zu den drei Gattungen *Phlebotomus*, *Sergentomyia* und *Lutzomyia* gehören (Lewis 1971). Während Letztere vornehmlich in der neuen Welt vertreten ist (Wenig et al. 2012), kommen die anderen beiden hauptsächlich altweltlich vor (Lewis 1971; Claborn 2010). Generell kommen Sandmücken in den Tropen, Subtropen und in der gemäßigten Temperaturzone vor (Aspöck et al. 2008; ECDC 2017a). Die 10°C Jahresisotherme (Isotherme = die Verbindungslinie zwischen Orten mit gleicher Temperatur auf der Weltkarte) wird dabei oft als Verbreitungsgrenze angenommen (Naucke 2002).

In Europa konnten bisher ungefähr 25 Sandmückenarten, insbesondere im Mittelmeerraum, nachgewiesen werden (Aspöck et al. 2008). Obwohl ihr Vorkommen nördlich der Alpen lange Zeit ausgeschlossen wurde, konnten einzelne Arten auch in Mitteleuropa nachgewiesen werden (Naucke und Pesson 2000; Aspöck et al. 2008). Darunter beispielsweise *Phlebotomus (Transphlebotomus) mascittii* (Grassi 1908) und *Phlebotomus (Larroussius) perniciosus* (Newstead 1911), die in Teilen Deutschlands und Belgiens nachgewiesen werden konnten (Naucke und Pesson 2000; Depaquit et al. 2005; Aspöck et al. 2008; Naucke et al. 2008; Melaun et al. 2014). Diese Funde könnten zwar auf eine klimawandelbedingte Ausbreitung der Sandmücken hindeuten, mittlerweile wird aber angenommen, dass Sandmückenarten bereits sporadisch in Mitteleuropa vorkommen und bisher lediglich übersehen wurden (Aspöck et al. 2008).

Trotz der zunehmenden Forschung sind die derzeitigen Verbreitungsgrenzen der Sandmückenarten noch weitgehend unbekannt (Naucke 2002).

Innerhalb der Unterfamilie der Phlebotomine können einige Arten als Vektoren fungieren und sich ähnlich wie Stechmücken beim Blutsaugen mit den jeweiligen Krankheitserregern infizieren. Als Wirte für ihre Blutmahlzeit nutzen weibliche Sandmücken dabei unter anderem Nutzvieh, Nagetiere, Hunde, Menschen und teilweise sogar Reptilien, Amphibien und Vögel (Tab. 2) (Naucke 2002; ECDC 2017a). Zwar verfügt jede Sandmückenart über spezifische Wirtpräferenzen, obgleich die Verfügbarkeit der Wirte ein essentieller Faktor bei der Wirtssuche darstellt. Sandmücken sind bei der Wirtssuche eher opportunistisch und nutzen daher möglichst leicht verfügbare Wirte. Infolgedessen stellen Hunde und Menschen in städtischen Bereichen vermutlich wichtige Wirte dar (Menn et al. 2010; ECDC 2017a).

Sandmücken sind dabei in der Lage humanpathogene Erreger wie beispielsweise *Bartonella* spp. (Bartonellose, engl.: *Carrion's disease*) und verschiedene Subtypen des Sandmückenfiebertvirus, wie z. B. das Toskana- und Arbia-*Phlebovirus*, zu übertragen (Naucke 2002; Claborn 2010; Depaquit et al. 2010; Maroli et al. 2012; Medlock et al. 2014). Zudem sind Sandmücken die einzigen bekannten Vektoren, die durch protozoische Parasiten (*Leishmania* spp.) ausgelösten Leishmaniose (Ready 2013). Von den derzeit bekannten Sandmückenarten sind jedoch nicht mehr als 70 Arten in der Lage diese *Leishmania*-Parasiten zu übertragen (Ready 2013).

Im Mittelmeerraum sind bisher vier verschiedene *Leishmania*-Arten, darunter *Leishmania major* (Yakimoff und Schokhor 1914), *Leishmania donovani* (Ross 1903), *Leishmania infantum* (Nicolle 1908) und *Leishmania tropica* (Lühe 1906) nachgewiesen, wobei die Ausbreitung der letzten beiden Arten in Europa als das größte Risiko angesehen wird (Ready 2010; Antoniou et al. 2013).

Die Vektoren in der alten Welt zählen dabei hauptsächlich zur Gattung *Phlebotomus* (Abb. 3) (Lewis 1971; Claborn 2010). Aus diesem Grund wurden in dieser Dissertation auch zehn Sandmückenarten dieser Gattung untersucht (Tab. 2). Alle diese Arten sind bereits in Europa, hauptsächlich im mediterranen Raum, verbreitet und verfügen über nachgewiesene oder zumindest stark vermutete Vektorkompetenz der Leishmaniose-Erreger (Guan et al. 1986; Naucke 2002; Antoniou et al. 2013).



**Abbildung 3:** Aufnahme einer Sandmücke der Gattung *Phlebotomus* (IV).

Zwar gelten Sandmücken mit ihren sogenannten „hüpfenden Flügen“ (engl.: *hopping flights*, viele kurze Flüge, mit Landungen dazwischen) und einer geringen Reichweite von wenigen Metern bis wenige hundert Metern als schlechte Flieger und wenig expansiv (Lewis 1971; Rozendaal 1997; Aspöck et al. 2008), dennoch wird angenommen, dass sie sich durch Klimawandel weiter in Europa ausbreiten können (Medlock et al. 2014; ECDC 2017a).

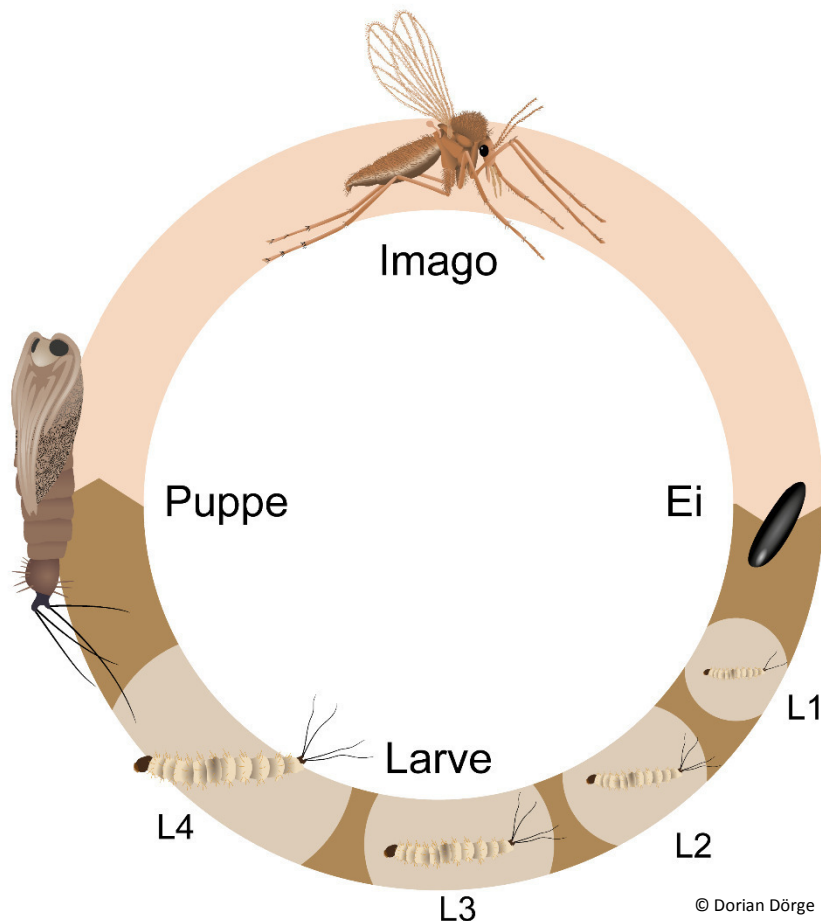
**Tabelle 2:** Übersicht der untersuchten Sandmücken der Gattung *Phlebotomus* mit den Verbreitungsgebieten, den nachgewiesenen Wirten (\*vermutete Wirte), sowie die Vektorkompetenzen.

Zusammengestellt nach Schlein et al. 1982; Schlein et al. 1984; Bettini et al. 1986; Guan et al. 1986; Al-Zahrani et al. 1988; Léger et al. 1988; Gulivard et al. 1996; Léger et al. 2000; Naucke et al. 2002; Maroli et al. 2012; Antoniou et al. 2013; Medlock et al. 2014; Obwaller et al. 2016; ECDC 2017a.

<b>Phlebotomus-Arten</b>	<b>Vorkommen in Europa</b>	<b>Wirte</b>	<b>Vektorkompetenz</b>
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) alexandri</i> (Sinton 1928)	Griechenland, Spanien	Mensch	<i>L. donovani</i> , <i>L. infantum</i>
<i>Phlebotomus (Larroussius) ariasi</i> (Tonnoir 1921a)	Andorra, Frankreich, Italien, Portugal, Spanien	Hund, Mensch	<i>L. infantum</i>
<i>Phlebotomus (Transphlebotomus) mascittii</i> (Grassi 1908)	Belgien, Deutschland, Frankreich, Österreich, Schweiz,	Hund, Mensch	<i>L. infantum</i> (Vektorkompetenz vermutet)
<i>Phlebotomus (Larroussius) neglectus</i> (Tonnoir 1921b)	Albanien, Griechenland, Italien, Kosovo, Kroatien, Mazedonien, Montenegro, Rumänien, Serbien, Slowenien, Türkei, Ungarn, Zypern	Hund*, Mensch, Nagetiere, Pferd,	<i>L. infantum</i>
<i>Phlebotomus (Phlebotomus) papatasi</i> (Scopoli 1786)	Albanien, Bulgarien, Frankreich, Griechenland, Italien, Kroatien, Montenegro, Portugal, Serbien, Spanien, Türkei, Ungarn, Zypern	Hund, Mensch	<i>L. major</i> , <i>L. turanica</i> , <i>Phlebovirus</i> -Serotypen
<i>Phlebotomus (Larroussius) perniciosus</i> (Newstead 1911)	Andorra, Bulgarien, Deutschland, Frankreich, Italien, Kroatien, Malta, Portugal, Schweiz, Spanien	Hund, Mensch, Pferd, Nagetiere	<i>L. infantum</i> , <i>Phlebovirus</i> -Serotypen (Toskana- und Arbia- <i>Phlebovirus</i> )
<i>Phlebotomus (Larroussius) perfiliewi</i> (Parrot 1930)	Albanien, Bosnien und Herzegowina, Frankreich, Georgien, Griechenland, Italien, Kroatien, Mazedonien, Malta, Montenegro, Rumänien, Serbien, Slowenien, Türkei, Ukraine, Ungarn, Zypern	Hund*, Mensch, Schaf, Ziege	<i>L. infantum</i> , <i>Phlebovirus</i> -Serotypen (Toskana- und Arbia- <i>Phlebovirus</i> )
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) sergenti</i> (Parrot 1917)	Bosnien und Herzegowina, Bulgarien, Frankreich, Griechenland, Italien, Portugal, Spanien, Türkei, Zypern	Fledermäuse*, Hund, Mensch	<i>L. aethiopica</i> , <i>L. major</i> , <i>L. tropica</i>
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) similis</i> (Perfiliew 1963)	Griechenland, Türkei	Fledermäuse*, Mensch	<i>L. infantum</i> (Vektorkompetenz vermutet)
<i>Phlebotomus (Larroussius) tobbi</i> (Adler et al. 1930)	Albanien, Kroatien, Griechenland, Türkei, Zypern	Hund*, Schaf, Ziege	<i>L. infantum</i>

### Lebenszyklus

Adulte Sandmücken ernähren sich von Pflanzensäften, dennoch benötigt auch hier das Weibchen die Blutmahlzeit zur Entwicklung des Geleges und damit zum Abschließen ihres Lebenszyklus (Abb. 4). Die Eier werden in geschützte, lockere Erde gelegt (Naucke 2002; Steinhausen 2005), üblicherweise dort, wo viel organisches Material (z. B. in Tierausscheidungen) für die schlüpfenden Larven vorhanden ist und ein warm-feuchtes Milieu herrscht (Claborn 2010). Das Schlüpfen der Larven ist temperaturabhängig und dauert in der Regel zwischen sechs und siebzehn Tagen (Claborn 2010). Die frisch geschlüpften Larven durchlaufen anschließend vier Larvenstadien (L1-L4) und ernähren sich in dieser Zeit von organischem Material (Naucke 2002), wobei sie sich nur geringfügig von der Eiablagestelle entfernen.



**Abbildung 4:** Schematischer Lebenszyklus einer Sandmücke mit den Entwicklungsstadien: Ei, Larve (L1-L4), Puppe und Imago.

Die Überwinterung der Sandmücken erfolgt im vierten Larvenstadium. Anschließend verpuppt sich die Larve und nur wenige Tage später schlüpfen bereits die 2-3mm großen adulten Sandmücken. Diese zeichnen sich durch ihre starke Behaarung, insbesondere an den Flügeln und die v-förmigen Flügelhaltung in der Ruheposition aus (Claborn 2010). Die Entwicklung ist ebenso temperaturabhängig und dauert bei einer Temperatur von etwa 26-28°C (Laborbedingungen) von der Blutmahlzeit des Weibchens bis zu den darauffolgenden adulten Stadien zwischen 40 und 57 Tagen (Naucke 2002).

### 3.3. Ökologische Nischenmodellierung

#### 3.3.1. Theoretischer Hintergrund der Nischenmodellierung

Das Wissen über die räumliche Verbreitung von Arten ist für viele Fachrichtungen (u.a. Biologie, Politik) essentiell. Dies gilt insbesondere auch in Bezug auf den Klimawandel und die damit zusammenhängenden klimatischen Veränderungen, da sich die aktuellen Verbreitungsgebiete von Arten dadurch wahrscheinlich verändern werden. Die ökologische Nischenmodellierung (ÖNM) stellt in dieser Hinsicht ein bedeutendes und häufig verwendetes Werkzeug dar (Guisan und Zimmermann 2000; Guisan und Thuiller 2005; Franklin 2009) und kann beispielsweise für die Planung von Umweltschutzmaßnahmen sowie in der Risikobewertung eingesetzt werden, insbesondere auch für invasive und krankheitsübertragende Arten. In der Nischenmodellierung gibt es keine einheitlichen Benennungsrichtlinien. Infolgedessen werden Begriffe wie Modellierung der potenziellen Verbreitung einer Art (MPV; engl.: *species distribution modeling* - SDM) und ökologische Nischenmodellierung (ÖNM; engl.: *ecological niche modeling* - ENM) in der korrelativen Modellierung parallel und häufig synonym verwendet (Elith und Leathwick 2009; Sillero 2011; Peterson und Soberón 2012; Warren 2012). Die statistisch/korrelative Modellierung (MPV/ÖNM) versucht mit Hilfe von beobachteten Verbreitungsdaten einer Art deren realisierte Nische abzubilden (Peterson et al. 2011; Sillero 2011; Warren 2012). Da jedoch nur eine Untermenge an Dimensionen abgebildet werden kann, wird der Begriff ÖNM von einigen Autoren kritisiert, da eine große Menge an Dimensionen der Nische damit nicht abgebildet werden und somit das Ergebnis überschätzt werden könnte (Peterson und Soberón 2012). Daher befürworten diese Autoren die Nutzung des neutraleren Begriffes MPV (Elith und Leathwick 2009; Franklin 2009). Zwar gilt MPV als der häufiger genutzte Begriff, besonders für korrelative Modelle (Sillero 2011; Peterson

und Soberón 2012), dennoch wird die Bezeichnung als missverständlich kritisiert, da das Ziel der Nischenmodellierung ist, klimatisch geeignete Habitaten zu finden und nicht die direkte Verbreitung bzw. das Vorkommen der Art zu bestimmen (Sillero 2011). Im Verlauf dieser Arbeit wird die Methode fortan als (ökologische) Nischenmodellierung oder ÖNM bezeichnet.

Die Nischenmodelle identifizieren dabei Zusammenhänge zwischen der beobachteten Verbreitung einer Art und den an diesen Fundorten herrschenden Umweltbedingungen (Sillero 2011; Peterson und Soberón 2012). Dadurch können nicht nur wichtige Einblicke in die Toleranzen und Habitatpräferenzen der Arten gewonnen, sondern auch Schätzungen über potenzielle zukünftige Verbreitung der Arten gemacht werden (Franklin 2009; Peterson et al. 2011). Die ÖNM basiert auf einem essentiellen Konzept der Ökologie, der sogenannten ökologischen Nische einer Art. Bereits im Jahr 1917 verknüpfte der amerikanische Naturforscher Joseph Grinnell die Verbreitung der kalifornischen Spottedrossel mit den dort vorherrschenden Umweltfaktoren (Grinnell 1917; Soberón 2007; Peterson et al. 2011). Seine Nischenbezeichnung bezog sich auf die Klima- und Umweltansprüche der Art an das Habitat. Im Vergleich dazu definierte der englische Ökologe Charles Elton 1927 die ökologische Nische einer Art anhand der Rolle einer Art in der Lebensgemeinschaft mit anderen Arten und den biotischen Interaktionen (Elton 1927; Soberón 2007; Peterson et al. 2011).

Eine neuere Definition von Hutchinson unterscheidet die ökologische Nische in eine fundamentale und eine realisierte Nische. Die fundamentale Nische wird als ein  $n$ -dimensionaler Hyperraum (engl.: *n-dimensional hypervolume*), also ein vieldimensionaler Raum mit „ $n$ “ Dimensionen (Anzahl der Faktoren bzw. der Umweltparameter) bezeichnet, in dem jeder Umweltfaktor eine Dimension darstellt (Hutchinson 1957). Dadurch wird die Nische mathematisch beschreibbar. Allerdings müssen nicht alle Kombinationen an Umweltparametern, die in der ökologischen Nische einer Art liegen, auch heutzutage existieren (Williams und Jackson 2007). Bei der fundamentalen Nische handelt es sich um das Gebiet, in dem die abiotischen Umweltfaktoren für die Art geeignet sind. Biotische Interaktionen (z. B. Konkurrenz) werden dabei nicht berücksichtigt. Die realisierte Nische ist der Teil der fundamentalen Nische, den eine Art unter natürlichen Bedingungen und unter Berücksichtigung von biotischen Interaktionen mit anderen Arten tatsächlich noch ausfüllen kann (Hutchinson 1957; Wittig und Streit 2004; Soberón 2007; Smith und Smith 2009; Peterson et al. 2011).



Innerhalb der Nischenmodellierung kann man dabei grob zwei verschiedene Ansätze unterscheiden. Bei statistisch/korrelativen Modellierungsverfahren liefern die Fundpunkte der Art, also die beobachtete Verbreitung, nutzbare Informationen über die Umweltbedürfnisse und somit Standortansprüche der Art. Die Prämisse solcher Verfahren ist daher, dass die Umwelt dort, wo die Art vorkommt, für diese auch geeignet ist (Wiens et al. 2009; Pearson 2010). Diese Modelle schätzen also Teile der realisierten Nische (Guisan und Zimmermann 2000). Im Vergleich dazu basieren mechanistische Modellansätze auf Messungen von intrinsischen und physiologischen Beschränkungen der Art (beispielsweise durch Experimente in Klimakammern). Dabei werden Variablen einbezogen, die die tatsächlichen physiologischen Beschränkungen und Toleranzen der Art einbeziehen. Infolgedessen können solche Modelle kausale Zusammenhänge der Art mit anderen Umweltvariablen, unabhängig von der bekannten Verbreitung, identifizieren. Somit können Informationen über die fundamentale Nische der Art abgeleitet werden (Guisan und Zimmermann 2000).

### *Unberücksichtigte Faktoren*

Biotische Interaktionen werden in mechanistischen Modellansätzen nicht berücksichtigt (Soberón und Peterson 2005). Auch in korrelative Modellierungsansätze werden biotische Interaktionen, wie beispielsweise Konkurrenz, nicht einbezogen (Franklin 2009; Sinclair et al. 2010). Es wird jedoch angenommen, dass durch die Einbeziehung von beobachteten Vorkommensdaten einer Art die biotischen Faktoren indirekt in die Modellierung einbezogen werden und damit der realisierten Nische der Art entsprechen (Guisan und Thuiller 2005; Sinclair et al. 2010). Jedoch reflektieren diese Interaktionen lediglich die biotischen Zusammenhänge unter aktuellen Bedingungen, welche sich in Zukunft durch den schnell voranschreitenden Klimawandel wahrscheinlich deutlich verändern werden (Lovejoy und Hannah 2005; Sinclair et al. 2010).

Der Einfluss der biotischen Interaktionen auf die Verbreitung einer Art ist insbesondere auf kleinen räumlichen Ebenen (z. B. lokale Ebene) vorhanden. Auf großen räumlichen Ebenen, wie beispielsweise auf nationaler oder globaler Ebene, überwiegen andere Umweltfaktoren, wie Klima und Topographie, den Einfluss der biotischen Interaktionen (s. Abb. 5; Peterson et al. 2011).

Umweltvariablen	Räumliche Skalenebene				
	Global > 10 000km	Kontinental 10 000 - 2 000km	Regional 2 000 - 200km	Lokal 10 - 1km	Mikro < 10m
Klima	_____				
Topographie	_____				
Landnutzung	_____				
Bodenbeschaffenheit	_____				
Biotische Interaktionen	_____				

**Abbildung 5:** Skalenabhängige Umweltvariablen (verändert nach Peterson et al. 2011). Einfluss der Umweltfaktoren auf unterschiedlicher räumlicher Ebene.

Die Ausbreitungsfähigkeit spielt bei der beobachteten Verbreitung der Art und besonders im Zuge des voranschreitenden Klimawandels, eine essentielle Rolle. Die klimatischen Änderungen zwingen viele Arte in andere Areale abzuwandern. Nicht alle Arten sind dabei in der Lage, mit diesen Änderungen mitzuhalten (Pearson und Dawson 2003). In der Nischenmodellierung wird die Ausbreitungsfähigkeit von Organismen jedoch nicht berücksichtigt (Franklin 2009). Allerdings können Annahmen über die Ausbreitungsfähigkeit einer Art nachträglich hinzugefügt werden.

Eine dieser Annahmen stellt die Vollausbreitungsannahme (engl.: *full-dispersal*) dar. Diese Annahme geht davon aus, dass alle als geeignet modellierten Gebiete von der Art besiedelt werden können und ihre Ausbreitung keinerlei Limitierungen unterliegt (Jeschke und Strayer 2008). Damit würde die Art in allen geeigneten Habitaten vorkommen und wäre abwesend in den ungeeigneten Habitaten. Allerdings schaffen es viele Arten nicht, alle für sie geeigneten Habitate zu erreichen (Jeschke und Strayer 2008). Außerdem ist die Ausbreitung einer Art nicht nur von ihrer eigenen Ausbreitungsfähigkeit, sondern auch von der Landschaft abhängig, die sie dazu durchwandern müsste. Die durch verstärkte Landnutzung hervorgerufene Fragmentierung stellt gemeinsam mit natürlichen Barrieren (z. B. Gebirge, Flüsse) Hindernisse dar, sodass bei den meisten Arten nicht von einer Vollausbreitung ohne Limitierungen ausgehen kann. Dagegen nimmt die Nichtausbreitungsannahme (engl.: *no-dispersal*) an, dass sich die Art nicht ausbreiten kann.

### 3.3.2. Daten und Schritte in der Nischenmodellierung

Modellierung versucht die beobachtete Verbreitung mit klimatischen und anderen Umweltfaktoren zu verknüpfen. Dabei werden Fundpunkte der Art aus verschiedenen Quellen (z. B. Sammelreisen oder Literatur) genutzt, um auf die Bedürfnisse der Art zu schließen. Zwar ist auch die Nutzung gesicherter Abwesenheitsnachweise möglich, wird aber wegen der schlechten Nachweisbarkeit der Abwesenheit gerade bei mobilen Arten, wie den hier behandelten Vektorarten, nur selten genutzt (Peterson et al. 2011).

Neben den Vorkommensdaten fließen weitere Informationen über die jeweils vorherrschende Umwelt in die Modellierung ein. Diese abiotischen Faktoren, wie beispielsweise Temperatur, Landnutzung oder Topographie, dienen dazu, die geographische Verbreitung der Art zu erklären. Dementsprechend sollten sie die physiologischen und benötigten Umweltansprüche der Art reflektieren. Bei der Auswahl dieser abiotischen Umweltvariablen für ein Modell sollte zusätzlich beachtet werden, dass die verschiedenen Umweltfaktoren unterschiedliche räumliche Ebenen bedienen (Abb. 5; Pearson et al. 2002; Peterson et al. 2011). Somit kann der jeweilige Einfluss der Umweltfaktoren auf die geographische Verbreitung der untersuchten Art stark von der räumlichen Skala abhängen. Diesbezüglich gilt beispielsweise die Temperatur als ein Umweltfaktor, der die Verbreitung auf großen und groben räumlichen Skalen (z. B. global und kontinental) beeinflusst, wohingegen sich das Vorhandensein von Nahrungsressourcen und die Bodenbeschaffenheit eher auf kleinere Skalen beziehen (Abb. 5; Peterson et al. 2011). Da sich die Studien dieser Dissertation auf Europa und Deutschland, also die kontinentale beziehungsweise regionale/nationale räumliche Skala beziehen, wurde hier hauptsächlich mit klimatischen Umweltvariablen gearbeitet, um die Verbreitung der jeweiligen der Arten zu erklären.

Die Daten (Vorkommens- und Klimadaten) können dann unter Verwendung von Modellierungsansätzen genutzt werden, um ein Modell zu entwickeln. Die dadurch entstehenden Nischenfunktionen verdeutlichen zusätzlich die Bedürfnisse der Art in Hinblick auf die jeweiligen unterschiedlichen Umweltfaktoren (Abb. 6).

Der Modellierungsalgorithmus stellt ein wichtiges Kernelement des Modells dar (Peterson et al. 2011). Die verschiedenen Modellierungsalgorithmen unterscheiden sich jedoch in einigen grundlegenden Punkten (Segurado und Araújo 2004; Heikkinen et al. 2006). Die Methoden können sowohl in den genutzten Eingangsdaten (z. B. Präsenz-Abwesenheits- oder reine Vorkommensdaten) als auch dem generellen

Ansatz variieren. Als generelle Ansätze können dabei beispielsweise die logistische Regression (z. B. GLM), der Maximum Entropieansatz (MaxEnt), maschinelles Lernen (engl.: *machine-learning*) (z. B. ANN) oder Klassifikationsmethoden (z. B. CTA) dienen. Außerdem unterscheiden sich die Modellalgorithmen auch in der Ausgabe des Ergebnisses (z. B. kontinuierlicher oder binärer/dichotomer Ausgabe der Habitateignung) (Segurado und Araújo 2004; Franklin 2009; Peterson et al. 2011). Der Modellierungsalgorithmus hat somit einen Einfluss auf die Modellunsicherheit. Die Algorithmen weisen bei identischen Eingabedaten unterschiedliche Unsicherheiten auf, diese können mit der Verwendung eines Konsensus-Modells aus mehreren Algorithmen (EF; engl.: *ensemble forecasting*) berücksichtigt werden, um eine robustere Schätzung zu erhalten.

Das entwickelte Modell kann dann anhand der beobachteten Verbreitung und unter aktuellen Klimabedingungen evaluiert werden, d.h. die als geeignet modellierten Gebiete können mit den beobachteten Fundpunkten verglichen werden (Peterson et al. 2011). Anschließend kann das Modell auch auf einen anderen geographischen Raum (z. B. einen anderen Kontinent) oder eine andere Zeitperiode übertragen werden. Dieser Schritt kann, falls auch dort Fundpunkte bekannt sind, für die weitere Evaluierung genutzt werden (Randin et al. 2006; Peterson et al. 2011).

Um geeignete Habitate für eine Art in der Zukunft oder einem anderen geographischen Gebiet zu finden und damit ihre potenzielle Verbreitung schätzen zu können, werden die Modelle häufig auf räumlicher oder in zeitlicher Skala extrapoliert (d.h. auf ein anderes geographisches Gebiet oder in andere Zeitperiode übertragen, s. Abb. 6). Um dabei die Folgen der zukünftig steigenden Treibhausgase abschätzen zu können, wurden sogenannte globale Klimamodelle (GCMs; engl.: *global circulation models*) entwickelt. Globale Klimamodelle beruhen auf den physikalischen und biochemischen Prozessen der klimarelevanten Subsysteme (z. B. der Atmosphäre, dem Ozean, der Erdbodenbeschaffenheit) sowie deren Kopplungen. Hinsichtlich der Entwicklung des zukünftigen Klimas zeigen alle GMCs ein ähnliches Muster mit einem globalen Temperaturanstieg und verstärkten Regenfällen, sowie einer gesteigerten Häufigkeit von Orkanen und Stürmen. Allerdings wird das Auftreten der Muster nicht überall gleichmäßig erwartet, die stärkste Erwärmung wird für die Wintermonate in der nördlichen Hemisphäre vorhergesagt (Smith und Smith 2009).

Als Basis für die GCMs dienen sogenannte Repräsentative Konzentrationspfade (RCPs; engl.: *representative concentration pathways*). Diese neu entwickelten RCP-

Szenarien ersetzen die SRES-Szenarien (IPCC 2007a; IPCC 2014a). Die früheren SRES-Szenarien basieren auf der demographischen Entwicklung sowie technologischen oder ökonomischen Veränderungen (IPCC 2007a; DWD 2017b). Infolgedessen wurden sie in verschiedene Familien eingeteilt, für die es jeweils ein stellvertretendes Szenarium gibt. Das A1-Szenarium nimmt ein schnelles Wirtschaftswachstum, eine zunächst anwachsende, jedoch ab der Mitte des Jahrhunderts fallende Weltbevölkerung an. Basierend auf der Energienutzung können aus der A1-Familie weitere Szenarien abgeleitet werden, welche sich in der Nutzung der Energiequellen unterscheiden (z. B. A1F1 – intensive Nutzung fossiler Energien oder A1B ausgewogene Nutzung aller Energiequellen) (IPCC 2007a). Das A2-Szenarium hingegen geht von langsamen Veränderungen der Technologien und in der Nutzung der Energiequellen aus. Aufgrund der erwarteten Klimaerwärmung ist dieses Szenarium, wie auch das A1F1 Szenarium, vergleichbar mit dem heutigen RCP 8.5 Szenarium (IPCC 2007a; DWD 2017a; DWD 2017b; IPCC 2014a). Das B1-Szenarium hat bezüglich der Entwicklung der Weltbevölkerung ähnliche Erwartungen wie das SRES A1-Szenarium. Es nimmt aber schnellere Veränderungen und Einführungen von Ressourcen-schonenden und sauberen Technologien an (IPCC 2007a). Aus diesem Grund ist dieses Szenarium eher mit dem aktuellen RCP 4.5 zu vergleichen (DWD 2017a, DWD 2017b). Vergleichbar mit dem RCP 6.0 Szenarium ist das B2-Szenarium. Dieses geht von einer stetig steigenden Weltbevölkerung sowie von einem gemäßigten aber vielfältigen technologischen Fortschritt aus. Das RCP 2.6 Szenarium erwartet aufgrund von starken Klimaschutzmaßnahmen einen deutlichen Rückgang der Treibhausgasemissionen sowie eine globale Erwärmung von weniger als 2°C. Solche Entwicklungen wurden durch die früheren SRES-Szenarien nicht abgedeckt (DWD 2017a, DWD 2017b).

Die RCPs basieren auf unterschiedlichen Treibhausgaskonzentrationen in der Atmosphäre und somit auch auf einem unterschiedlichen Strahlungsantrieb (RF; engl.: *radiative forcing*) bis ins Jahr 2100 im Vergleich zur vorindustriellen Zeit um 1850 (s. Tab. 3) (van Vuuren et al. 2011). Der jeweilige Strahlungsantrieb, also die durch die erhöhte Menge an THG zurückgehaltene Strahlungsenergie in der Atmosphäre, ist namensgebend für die neuesten Klimaszenarien des „Weltklimarates“ (IPCC; engl.: *Intergovernmental Panel on Climate Change*) (IPCC 2014a). So nimmt beispielsweise das RCP 2.6 Szenarium eine Verstärkung des Strahlungsantriebs von 2.6 Watt pro Quadratmeter ( $W/m^2$ ) an und geht damit von der geringsten Erwärmung aus. Die

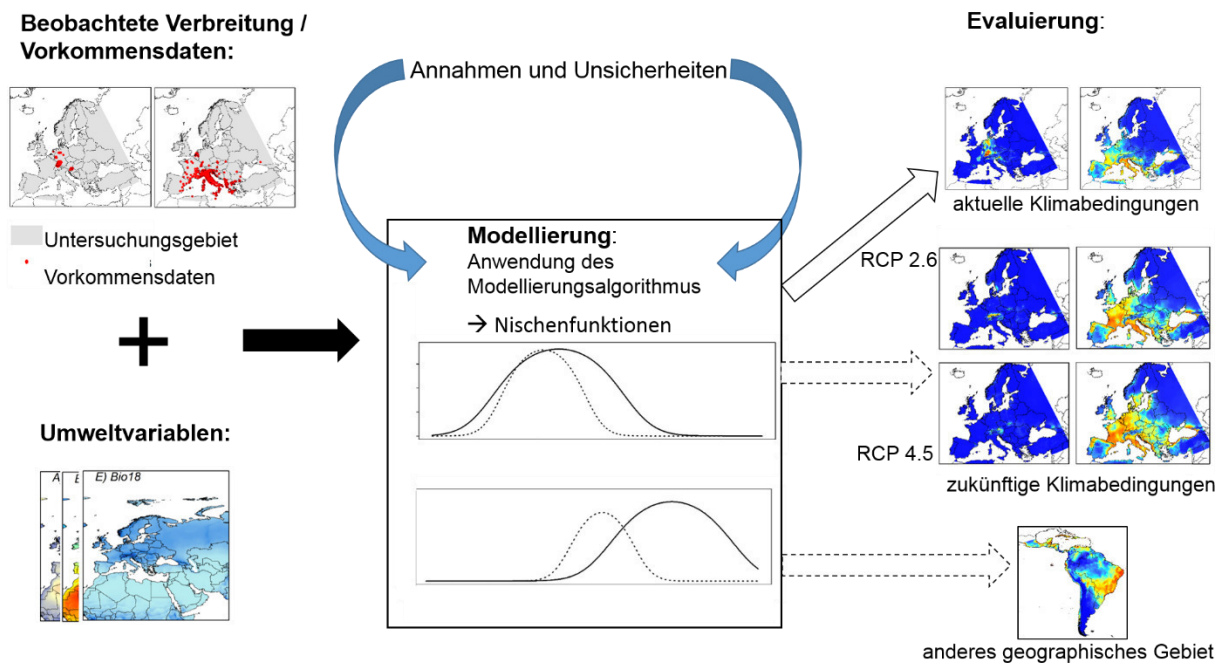
Szenarien RCP 4.5 und RCP 6.0 gehen von einer mittleren Erwärmung aus, während RCP 8.5 von der deutlich stärksten Erwärmung ausgeht (IPCC 2014a; DWD 2017a).

**Tabelle 3:** Überblick über wichtige Spezifikationen der aktuellen RCP-Szenarien der IPCC.  
Erstellt nach IPCC 2007a, van Vuuren et al. 2011, IPCC 2014a und IPCC 2014b.

	<b>RCP 2.6</b>	<b>RCP 4.5</b>	<b>RCP 6.0</b>	<b>RCP 8.5</b>
<b>Strahlungsantrieb</b>	2,6 W/m <sup>2</sup>	4,5 W/m <sup>2</sup>	6,0 W/m <sup>2</sup>	>8,5W/m <sup>2</sup>
<b>Treibhausgasemissionen</b>	<490 ppm CO <sub>2</sub> -Äquivalente	~650 ppm CO <sub>2</sub> -Äquivalente	~850 ppm CO <sub>2</sub> -Äquivalente	>1370 ppm CO <sub>2</sub> -Äquivalente
<b>Erwartete Veränderung der mittleren Oberflächentemperatur bis 2100</b>	Mittelwert: 1°C (rangiert zwischen 0,3-1,7°C)	Mittelwert: 1,8°C (rangiert zwischen 1,1-2,6°C)	Mittelwert: 2,2°C (rangiert zwischen 1,4-3,1°C)	Mittelwert: 3,7°C (rangiert zwischen 2,6-4,8°C)
<b>Vergleichbares SRES-Szenarien (Umfang der erwartete Erwärmung)</b>	Kein vergleichbares Szenarium vorhanden	B1 (1,1-2,9°C)	B2 (1,4-2,8°C)	A2/A1F1 (A2: 2,0-5,4°C, A1F1: 2,4-6,4°C)

Die Projektion des Modells auf andere Zeiträume kann auch zu Unsicherheiten führen, da das Modell auf aktuellen Zusammenhängen zwischen der Art und ihrer Umgebung beruht. Um diese Unsicherheiten mitberücksichtigen zu können, ist es sinnvoll, alle verfügbaren RCP-Szenarien zu betrachten.

Das Ergebnis der ökologischen Nischenmodellierung sind sogenannte Habitateignungskarten (Sillero 2011). Diese zeigen Habitate/Gebiete auf, die klimatisch denen ähneln, in denen die Art aktuell vorkommt.



**Abbildung 6:** Wichtige Schritte in der Nischenmodellierung (schematisch). Verbreitungsdaten werden mit Hilfe eines Modellierungsalgorithmus mit den vorherrschenden Umweltvariablen verknüpft. Das Modell kann an den aktuellen Klimabedingungen evaluiert und auf zukünftige Klimabedingungen oder ein anderes geographisches Gebiet angewendet werden.

Erstellt nach Franklin 2009, Peterson et al. 2011 und Cunze et al. 2016.

### 3.3.3. Annahmen und Unsicherheiten in der Nischenmodellierung

Korrelative Nischenmodelle suchen nach den Zusammenhängen zwischen der aktuellen Verbreitung und den herrschenden Umweltfaktoren und versuchen, daraus artspezifische Bedürfnisse abzuleiten. Dabei wird nicht zwischen den Individuen einer Art unterschieden, sondern eine einheitliche Reaktion auf die klimatischen Änderungen angenommen (Fernández und Hamilton 2015).

Die Modelle beruhen allerdings auf Daten, die lediglich in einem begrenzten Zeitraum oder an einem begrenzten Ort gesammelt wurden und stellen daher nur eine Momentaufnahme dieser Zusammenhänge dar (Guisan und Thuiller 2005). Dies verdeutlicht, dass es aufgrund der Datenqualität sowie der Projektionen in einen anderen Zeitraum zu Unsicherheiten in der Modellschätzung kommen kann. Neben diesen Unsicherheiten beruht die Modellierung auf unverzichtbaren Annahmen (z. B. Annahme des Gleichgewichts- oder Nischenkonservatismus), die um Fehlinterpretationen zu vermeiden, beim Auswerten der Ergebnisse unbedingt beachtet werden sollten (Pearson und Dawson 2003; Guisan und Thuiller 2005; Wiens und Graham 2005; Wiens et al. 2009).

### *Datenqualität*

Die Datenqualität spielt in der Nischenmodellierung eine essentielle Rolle. Besonders statistische Modelle beruhen auf unvoreingenommenen und räumlich ausgeglichenen Verbreitungsdaten und aussagekräftigen Umweltparametern. Diese Umweltparameter sollten, um die ganze Nische zu erfassen, die Bedürfnisse der Art vollständig widerspiegeln (Wiens et al. 2009; Peterson et al. 2011). Allgemein lässt sich sagen, dass die Modellergebnisse direkt und entscheidend von den für das Modell verwendeten Daten abhängen (Peterson et al. 2011). Viele Probennahmen zur Abschätzung der Verbreitung sind jedoch nicht objektiv, sondern weisen eine räumliche Tendenz auf (engl.: *sampling bias*) (Phillips et al. 2009) und wurden meist nicht nach einem standardisierten Ablauf gesammelt (Lobo et al. 2010). Selbst wenn die Verbreitungsdaten unvoreingenommen und objektiv sind, kann es sein, dass sie nicht die ganze Nische der Art abdecken (Peterson et al. 2011), denn in der Nischenmodellierung werden nicht alle Nischendimensionen, sondern lediglich eine Teilmenge davon betrachtet (Sillero 2011). Dadurch besteht das Risiko, wichtige Dimensionen der Nische nicht zu berücksichtigen (Wiens et al. 2009). Um trotz unausgewogener Stichproben ein verlässliches Modell zu erstellen, sollte darauf geachtet werden, dass die Daten die Bedürfnisse der untersuchten Art abbilden können (Wiens et al. 2009). Insbesondere zu kleine Datensätze sowie falsch bestimmte Vorkommens- oder Abwesenheitsnachweise können dazu führen, dass die Nischen der Art nur fehlerhaft dargestellt werden und somit die Zusammenhänge zwischen den beobachteten Daten im Modell geschwächt sind (Wiens et al. 2009; Soberón und Peterson 2011).

### *Nischenkonservatismus*

Der Nischenkonservatismus ist eine wichtige Grundannahme in der Nischenmodellierung (Wiens und Graham 2005; Wiens et al. 2009; Wiens et al. 2010). Nischenkonservatismus geht davon aus, dass die Arten im Laufe der Zeit ihre Ansprüche beibehalten (Wiens und Graham 2005). Diese Annahme ist besonders essentiell, um das erstellte Modell auf andere Gebiete oder auch Zeitperioden zu extrapolieren (Wiens et al. 2009). Durch den fortschreitenden Klimawandel sind Arten jedoch gezwungen zu wandern oder sich anzupassen, um das Risiko des möglichen Aussterbens zu verringern (Wiens und Graham 2005). Langlebige und ausbreitungslimitierte Arten sind besonders von diesem Risiko betroffen (Franks et al.



2007). Gleichzeitig wird bei Arten mit kurzen Generationszeiten davon ausgegangen, dass sie besser mit schnellen Veränderungen zurechtkommen und sich daran ggf. anpassen können (Wiens et al. 2009). Besonders betrifft dies invasive Arten, wie z. B. die Stechmückenart *Ae. albopictus* (I-III), die sich aufgrund ihrer ökologischen Plastizität gut an neue Bedingungen anpassen kann (Paupy et al. 2009; Urbanski et al. 2012).

Aufgrund der Annahme, dass die Nischen von Arten über die Zeit konserviert sind, d.h. beständig sind, beziehen die meisten Modelle keine physiologischen Anpassungen an die Umwelt mit ein (Wiens und Graham 2005; Wiens et al. 2009). Grundsätzlich wird vermutet, dass evolutionäre Veränderungen deutlich langsamer verlaufen und deswegen unbeachtet bleiben können (Davis et al. 2005). Arten mit kurzen Generationszeiten und hoher Plastizität können allerdings möglicherweise mit diesen schnellen Veränderungen mithalten (Wiens et al. 2009; Sinclair et al. 2010).

### *Gleichgewichts- oder Habitatssättigungsannahme*

Eine weitere wichtige Annahme in der Nischenmodellierung stellt die Gleichgewichtsannahme dar. Eine Art ist mit ihrer Umgebung im Gleichgewicht, beziehungsweise die Habitate sind gesättigt, wenn die Art alle die für sie geeigneten Habitate besiedelt hat und in ungeeigneten Habitaten abwesend ist (Elith und Leathwick 2009; Franklin 2009; Wiens et al. 2009; Lobo et al. 2010; Pearson 2010; Peterson et al. 2011).

Da die Umweltbedingungen nicht statisch sind, sondern sich regelmäßig ändern, können Arten diesen Zustand nicht erreichen (Pearson 2010). Ausbreitungslimitierungen, lokales Aussterben oder Störungen (z. B. Feuer) können zur Abwesenheit einer Art in einem Gebiet, trotz klimatischer Eignung, führen (Pulliam 2000; Wiens et al. 2009). Andererseits kann die Art auch in für sie ungeeigneten Habitaten gefunden werden (Pulliam 2000). In solchen sogenannten Senke-Populationen (engl.: *sink population*) ist das „dauerhafte“ Überleben der Art nur unter regelmäßiger Zuwanderung aus der Ausgangspopulation (engl.: *source population*) möglich (Pulliam 2000; Peterson et al. 2011). Das Ausmaß, mit dem die Annahme bei einer Art zutrifft, hängt von unterschiedlichen Faktoren, wie beispielsweise abiotischen Interaktionen oder der Ausbreitungsfähigkeit, ab. Generell wird jedoch vermutet, dass sich mobilere Arten diesem Gleichgewichtszustand besser annähern können (Pearson 2010).

Es wird deutlich, dass Modelle in Bezug auf die Untersuchung der potenziellen zukünftigen Verbreitung, Limitierungen und Vereinfachungen beinhalten. Dennoch stellen sie aufgrund der ungewissen Zukunft sinnvolle Methoden dar, um die ökologischen Konsequenzen des Klimawandels auf die Verbreitung von Arten zu untersuchen. Unter Beachtung der Modelleinschränkungen stellen Nischenmodelle begründete Vermutungen zukünftig wahrscheinlicher Entwicklungen dar (Wiens et al. 2009). Ferner stellen Modelle, insbesondere statistische, aufgrund der geringen Kosten sowie der guten Durchführbarkeit für eine Vielzahl von Arten einen effektiven Weg zur Untersuchung klimawandelbedingter Arealverschiebungen dar (Pearson und Dawson 2003).

### 3.3.4. Bewertung der Modellgüte

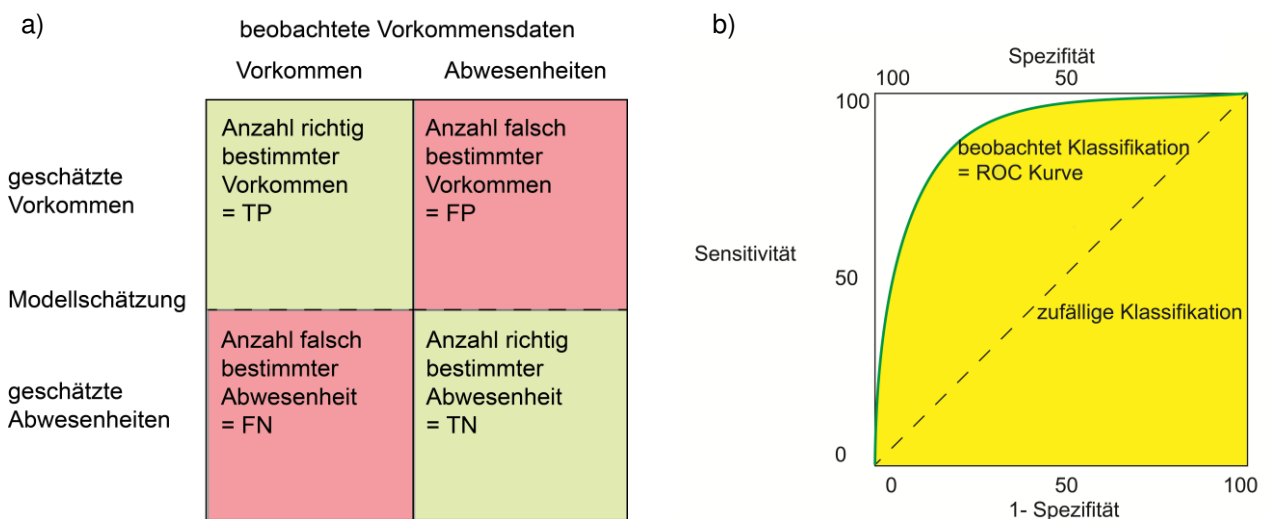
Die Bewertung von Modellen bzw. der Qualität ihrer Schätzung stellt eine Herausforderung dar, da die geschätzten/modellierten Ereignisse häufig nicht getestet werden können, da es sich um mögliche Zukunftsszenarien handelt (Araújo et al. 2005). Daher beschränkt sich die Bewertung auf einige wenige Methoden. Eine dieser Methoden zur Bewertung der Modellgüte ist die Projektion des Modells auf die Region, für die das Modell gebildet wurde. Damit kann überprüft werden, ob die beobachteten Fundpunkte gut von dem Modell abgebildet werden können. Dabei sollte beachtet werden, dass das Modell nicht an die genutzten Vorkommensdaten überangepasst wird (engl.: *overfitting*).

Eine weitere Möglichkeit zur Überprüfung der Modellschätzung ist der AUC-Wert (engl.: *Area Under the Curve value*) dar. Dieser Wert ist ein sehr bekanntes und häufig verwendetes Gütekriterium zur Bewertung von Modellen (Dormann et al. 2004; Franklin 2009; Peterson et al. 2011). Der AUC-Wert gibt den Flächeninhalt unter der sogenannten Grenzoptimierungskurve (engl.: *Receiver Operating Characteristic*, ROC) an und trifft eine Aussage über die Trennschärfe (Diskriminierung) des Modells zwischen Vorkommen und Abwesenheiten (Abb. 7). In einer ROC sind die Werte für die Sensitivität (Rate von richtig bestimmten Vorkommen, engl.: *true positive rate*:  $TPR = TP/(TP + FN)$ ) auf der Y-Achse gegen die Spezifität (Rate von richtig bestimmten Abwesenheiten, engl.: *true negative rate*:  $TNR = TN/(TN + FP)$ ) auf der X-Achse aufgetragen. Beide Werte können dabei zwischen 0 (0% der Werte richtig klassifiziert) und 1 (100% der Werte richtig klassifiziert) liegen. Jeder Punkt auf der

ROC steht dabei für einen bestimmten Klassifikationsschwellenwert (engl.: *cut-off-value*), der die Beobachtungen dementsprechend einteilt.

Gut diskriminierende Modelle haben demnach hohe Werte sowohl bei der Sensitivität als auch bei der Spezifität und der Flächeninhalt unter der Kurve bzw. der AUC-Wert ist groß (Dormann et al. 2004). Der AUC-Wert kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen, wobei ein Wert von 0,5 einer zufälligen Diskriminierung und 1 einer perfekten Trennung zwischen den Vorkommen und Abwesenheiten entspricht. Generell werden AUC-Werte zwischen 0,7-0,8 als akzeptabel, Werte zwischen 0,8-0,9 als ausgezeichnet und Werte über 0,9 als herausragend betrachtet (Dormann et al. 2004; Peterson et al. 2011). Der AUC ist jedoch abhängig von der Prävalenz, d.h. abhängig von der Anzahl an Fundpunkten im gesamten Untersuchungsgebiet, und ist daher nicht zum Vergleichen verschiedener Arten miteinander geeignet. Er kann allerdings helfen zu entscheiden, ob ein bestimmter Algorithmus oder eine bestimmte Variablenauswahl eines Modells besser geeignet sind.

Zur Abschätzung und Bewertung der Modellierungsergebnisse sollte neben den statistischen Verfahren, wie beispielsweise dem AUC, auch überprüft werden, ob die Ergebnisse ökologisch sinnvoll sind (Franklin 2009).



**Abbildung 7:** Modelldiskriminierung. a) Binäre Klassifikationsergebnisse eines Modells im Vergleich zu den beobachteten Vorkommensdaten in einer Wahrheitsmatrix (engl.: *confusion matrix*). b) ROC-Kurve (grün) mit dem Flächeninhalt (gelb) unter der Kurve (AUC).

## 4. Ergebnisse

Im folgenden Abschnitt werden der theoretische Hintergrund, die Methodik, die wichtigsten Ergebnisse sowie die Diskussion der vier Publikationen zusammengefasst, auf denen die vorliegende Dissertation basiert. Die vollständigen Publikationen sind im Anhang (Kap. 7) angefügt. In den vier Projekten dieser Dissertation wurde mit Hilfe von ökologischer Nischenmodellierung nach klimatisch geeigneten Habitaten verschiedener Vektorarten unter aktuellen und zukünftigen Klimabedingungen gesucht. Dabei wurden in allen Studien von Worldclim bereitgestellte Klimadaten genutzt (Version 1.4, Hijmans et al. 2016). Ferner basieren die Zukunftsprojektionen für die Zeitperioden 2021-2040, 2041-2060 und 2061-2080 (kurz 2030, 2050 und 2070) auf dem CSIRO-Mk3.6.0 GCM-Modell (Ramirez und Jarvis 2008; Gordon et al. 2010). Um dabei eine möglichst große Bandbreite an Unsicherheiten bezüglich der Entwicklung des zukünftigen Klimas abzudecken, wurden alle vier aktuell verfügbaren RCP-Szenarien der IPCC genutzt (IPCC 2014a). Die Modellberechnungen wurden studienübergreifend mit dem Statistikprogramm R durchgeführt (Version 3.3.1; R Core Team 2016) und die Ergebnisse anschließend mit der Geoinformationssoftware ArcGIS visualisiert (Version 10.3; ESRI 2014).

### **4.1. Koch LK, Cunze S, Werblow A, Kochmann J, Dörge DD, Mehlhorn H, Klimpel S (2016) Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitology Research* 115 (3): 957-64.**

#### **Zusammenfassung**

Weltweit sind Stechmücken als wichtige Krankheitsüberträger bekannt. Eine Stechmückenart, die in den letzten Jahrzehnten in Europa große Aufmerksamkeit erlangt hat, ist die Asiatische Tigermücke *Ae. albopictus*. Sie stammt ursprünglich aus Asien und ist für ihr hohes invasives Potenzial bekannt (Paupy et al. 2009). Heutzutage gilt *Ae. albopictus* in weiten Teilen Südeuropas als etabliert, darunter in Italien, Spanien, Frankreich und Griechenland (Dalla Pozza und Majori 1992; Schaffner et al. 2001; Aranda et al. 2006; Giatropoulos et al. 2012; ECDC 2015a; ECDC 2015b). Auch in weitere Länder, wie die Niederlande, Belgien und Deutschland wurde die Art durch Warentransport und/oder Tourismus schon eingeschleppt (Schaffner et al. 2000; Scholte et al. 2007; Becker 2008; Pluskota et al. 2008; Kampen et al. 2013; Werner

und Kampen 2015). Eine Etablierung in diesen Ländern gilt allerdings bisher als ungewiss (Pluskota et al. 2008; Werner et al. 2012; Becker et al. 2013; Kampen et al. 2013). Als Folge des fortschreitenden Klimawandels wird angenommen, dass sich wärmeliebende Arten in Europa weiter nach Norden und in größere Höhenlagen ausbreiten können. Daher könnte auch eine Etablierung der thermophilen *Ae. albopictus* in Mitteleuropa begünstigt werden.

Die Art eignet sich wegen ihres fakultativen Blutsaugeverhaltens nicht nur als Brückenvektor (Medlock et al. 2006), sondern verfügt generell über eine hohe Vektorkompetenz (s. Kap. 3.2.1.). Bezieht man bei der Betrachtung der Vektorkompetenz die Lebensdauer mit ein (Brady et al. 2014), übersteigt die Vektorkompetenz von *Ae. albopictus* sogar die von *Aedes aegypti*, die als Hauptvektor für das Dengue- und den Gelbfieber-Virus gilt (Tandon und Ray 2000; Eritja et al. 2005; Moutailler et al. 2009; Paupy et al. 2009; Valerio et al. 2010). Angesichts ihrer medizinischen Relevanz könnte sich *Ae. albopictus* in den neuen Gebieten auch zu einer großen gesundheitlichen Bedrohung entwickeln.

Das Ziel der Studie bestand darin, die aktuelle und zukünftige Habitateignung der Art in Deutschland mit Hilfe der ökologischen Nischenmodellierung zu untersuchen. Basierend auf den Vorkommensdaten der Art aus einer Literaturrecherche (Benedict et al 2007; Fischer et al 2011b; ECDC 2015b) und fünf aussagekräftigen Umweltvariablen wurde das Modell für ganz Europa mit den geographischen Ausmaßen (35°-79°N und 10-45°W) gebildet und anschließend auf Deutschland, das Untersuchungsgebiet dieser Studie, projiziert. Neben der Jahresmitteltemperatur sowie der mittleren Temperatur des wärmsten und kältesten Quartals, dienten der Jahresniederschlag und die Höhe über Normalnull als Umweltvariablen. Um das Modell zu trainieren, wurden die Umweltvariablen der Zeitperiode 1950-2000 verwendet, da diese Zeitperiode weitgehend den Vorkommensdaten der Art entspricht. Das Modell wurde mit MaxEnt, einem etablierten Modellierungsalgorithmus, gebildet (Phillips et al. 2004; Elith et al. 2006; Hijmans und Graham 2006; Phillips und Dudík 2008; Kumar und Stohlgren 2009; Stabach et al. 2009; Trisurat et al. 2009; Reiss et al. 2011; Melaun et al. 2015). Neben den studienübergreifenden Projektionen wurden in dieser Studie zusätzlich empirische Klimadaten des Deutschen Wetterdienstes (DWD) für den Zeitraum 2011-2013 genutzt, um die bereits stattgefundenen klimatischen Änderungen besser abbilden zu können. Neben der Modellierung wurden auch die

wichtigsten Variablen im Modell und ihre Zusammenhänge zu der modellierten Habitatsignung mit Hilfe der MaxEnt-Nischenfunktionen bestimmt.

Das resultierende Modell hatte mit einem AUC-Wert von 0,94 eine sehr gute Modellqualität. Die damit erzielten Modellierungsergebnisse zeigen, dass unter aktuellen Klimabedingungen (2011-2013) bereits zwei Gebiete in West- und Süddeutschland für die Vektorart geeignete klimatische Bedingungen bereitstellen, eines in Nordrhein-Westfalen im Ruhrgebiet und das Zweite in Baden-Württemberg im Raum Freiburg. In Letzterem wird bereits beprobt und *Ae. albopictus* wird regelmäßig in der Nähe einer aus Südeuropa kommenden Hauptverkehrsstraße nachgewiesen. Anhand dieser Nachweise kann darauf geschlossen werden, dass die Art dorthin entweder regelmäßig aus Südeuropa eingeschleppt wird oder sie sich dort bereits etabliert hat (Werner et al. 2012; Kampen et al. 2013; Werner und Kampen 2015). In dem als geeignet modellierten Gebiet in Nordrhein-Westfalen dagegen gibt es derzeit keine Nachweise der Art, was möglicherweise dadurch zu erklären ist, dass sie dorthin noch nicht eingeschleppt wurde. Das restliche Bundesgebiet liefert unter aktuellen klimatischen Bedingungen bisher keine geeigneten Gebiete für die Art.

Zukünftig wird die klimatische Habitatsignung für *Ae. albopictus* in Deutschland erheblich zunehmen. Besonders in Norddeutschland und im Südosten Bayerns werden voraussichtlich günstige Bedingungen für die Art herrschen. Im Allgemeinen nehmen alle RCP-Szenarien einen Temperaturanstieg bis 2100 an (s. Kap. 3.3.2), sodass diese Zunahme der modellierten Habitatsignung für *Ae. albopictus* auch in allen Szenarien zu beobachten ist. Allerdings verläuft dieser Temperaturanstieg in den Szenarien nicht linear und kann in einigen stagnieren oder sogar abnehmen. Es wird daher kein linearer Anstieg der Habitatsignung projiziert.

Laut den Nischenfunktionen wurden Gebiete bis zu einer mittleren Temperatur von mindestens 0°C im kältesten Quartal und zwischen durchschnittlichen Temperaturen von 17-30°C im wärmsten Quartal und bis zu einer Höhe von 750m über Normalnull als geeignet für die Art modelliert. Dies spiegelt sich auch bei der Betrachtung der Gewichtung der Variablen im Modell wieder, bei der sich die mittleren Temperaturen im kältesten sowie im wärmsten Quartal als die aussagekräftigsten Variablen im Modell herausstellten. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Temperatur für die Verbreitung der Vektorart eine essentielle Rolle spielt. Zudem lässt sich eine scheinbare Beschränkung der Art auf geringere Höhenlagen beobachten. Dabei handelt es sich jedoch sehr wahrscheinlich um eine Korrelation mit der Temperatur,

die in großen Höhen meist niedriger bleibt als im Tiefland. Diese Beobachtungen stimmen mit den von der ECDC angedachten Etablierungskriterien der Art überein, die ein Vorkommen der Art in Gebieten mit einer mittleren Wintertemperatur von mehr als 0°C und einer mittleren Jahrestemperatur von über 11°C annehmen (ECDC 2015a; ECDC 2015b; Medlock et al. 2015). Insgesamt unterstreichen die Ergebnisse die Erwartungen, dass *Ae. albopictus* von den zukünftigen Klimaänderungen profitieren kann, mehr geeignete Habitate finden wird und sich daher in Deutschland etablieren könnte. Diese Zunahme von geeigneten Habitaten stimmt zudem auch mit anderen Modellierungen auf europäischer und globaler Ebene überein (z. B. Benedict et al. 2007; Fischer et al. 2011; Fischer et al. 2014; Kraemer et al. 2015a). Unterschiede mit anderen aktuellen Modellierungsstudien sind auf die Verwendung unterschiedlicher Vorkommensdaten, Umweltvariablen sowie Klimaszenarien zurückzuführen. Zwar ist *Ae. albopictus* nicht in der Lage weite Distanzen zu überwinden, weshalb ihre aktive Ausbreitung über weite Distanzen unwahrscheinlich ist, aber die Art kann passiv transportiert werden, beispielsweise durch den globalen Handel und Tourismus (Becker et al. 2008; Deblauwe et al. 2015). Dadurch könnte sie Gebiete mit klimatisch geeigneten Habitatbedingungen erreichen, die außerhalb ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes liegen. Da in Zukunft davon auszugehen ist, dass weder Tourismus noch Handel abnehmen, ist es wahrscheinlich, dass die Art aus Südeuropa erneut nach Deutschland eingeschleppt wird. Es gilt daher, insbesondere wegen ihres starken invasiven Potenzials, als sehr wahrscheinlich, dass sie sich dort in Zukunft etablieren könnte (Werner et al. 2012; Kampen et al. 2013; Werner und Kampen 2015). Die vorliegenden Modellierungsergebnisse tragen nicht nur zu einer besseren Einschätzung der potenziellen Verbreitung bei, sondern helfen auch, Gebiete mit einem hohen Etablierungsrisiko zu identifizieren. Sie könnten daher bereits bestehende Überwachungsprogramme (wie z. B. Becker et al. 2013) optimieren. Von Becker et al. wurden bereits internationale Flughäfen, Häfen und Bahnhöfe beprobt jedoch ließen sie abiotische Umwelteinflüsse (z. B. Klima), welche förderlich für eine Etablierung der Art sein könnten, außer Acht. Wie in dieser Studie gezeigt, können günstige Temperaturen für die Etablierung von *Ae. albopictus* förderlich sein. Daher sollten die als geeignet modellierten Gebiete intensiver untersucht werden und somit helfen die Ausbreitung der Art durch präventive Maßnahmen einzuschränken.

#### **4.2. Cunze S, Kochmann J, Koch LK, Klimpel S (2016) *Aedes albopictus* and its environmental limits in Europe. PLoS One 11 (9):e0162116.**

##### **Zusammenfassung**

Die asiatische Tigermücke *Ae. albopictus* stammt ursprünglich aus den tropischen und subtropischen Regionen Südostasiens. Durch verschiedene Adaptationen (z. B. Überwinterungsfähigkeit der Eier) hat es die Art dennoch geschafft, sich auch in den gemäßigten Breiten zu etablieren (Knudsen et al. 1996; Medlock et al. 2015). *Aedes albopictus* gilt weltweit als eine sich stark ausbreitende Art und rangiert unter den 100 stärksten invasiven Arten (DAISIE 2016; IUCN 2016). Aktuell kommt die Art auf allen Kontinenten, ausgenommen der Antarktis, vor (Medlock et al. 2006; Paupy et al. 2009; Caminade et al. 2012). Bis heute ist die Art in Europa weitgehend auf Südeuropa und die Mittelmeerregion beschränkt (Medlock et al. 2006). Aufgrund des voranschreitenden Klimawandels wird angenommen, dass die Art zukünftig auch klimatisch geeignete Habitate in Mitteleuropa vorfinden wird und infolgedessen ihre Verbreitung nach Norden ausweiten könnte (Fischer et al. 2011a; Koch et al. 2016). Antriebe dieser Ausbreitung sind der fortwährende globale Handel und Tourismus, da die Stechmückenart im Zuge dessen regelmäßig in Gebiete jenseits ihres aktuellen Verbreitungsgebietes eingeschleppt wird.

Bei *Ae. albopictus* handelt es sich um eine wichtige Vektorart für u.a. das Chikungunya- und das Dengue-Virus (Thomas et al. 2012; Koch et al. 2016). Daher ist es wichtig, die Verbreitung der Art und die dafür hauptsächlich verantwortlichen Umweltfaktoren zu kennen, um das invasive Potenzial besser abschätzen zu können. Zunächst wurde mit Hilfe des MaxEnt-Algorithmus (Version 3.3.3k) nach klimatisch geeigneten Habitaten für die Art unter aktuellen und zukünftigen Klimabedingungen gesucht (Phillips et al. 2004; Phillips et al. 2006; Warren und Seifert 2011). Dazu wurden 336 Vorkommensdaten der Art in Europa (35°-79°N und 10°W-45°O, räumliche Auflösung 10 x 10 km) (Kraemer et al. 2015b; Koch et al. 2016), sowie zwei leicht variierende Gruppen an Umweltvariablen verwendet, um die Robustheit der Ergebnisse zu bewerten. Das erste Modell enthielt die Jahresmitteltemperatur, die mittlere Temperatur des wärmsten und des kältesten Quartals, sowie den Niederschlag des wärmsten Quartals und den Jahresniederschlag. Das zweite Modell dagegen beruhte auf der mittleren Temperatur im Januar, der mittleren Sommertemperatur (Juni, Juli und August), dem Niederschlag im Frühjahr (März, April,



Mai) und im Sommer (Juni, Juli und August) und der Photoperiode (Anzahl an Tagen, mit einer Tageslänge größer als 13 Stunden).

In diesem Projekt wurde neben der Nischenmodellierung nach verbreitungs-limitierenden Faktoren gesucht. Diese limitierenden Faktoren wurden mit dem MaxEnt-limitierende-Faktorenwerkzeug (MaxEnt-LFMT, engl.: *MaxEnt-limiting-factor-mapping-tool*) bestimmt (Elith et al. 2010). Dabei wird untersucht, wie stark sich das Modell ändert, wenn jeweils eine der im Modell befindlichen Variablen von ihrem beobachteten Wert auf den Mittelwert gesetzt wird. Demzufolge wird die Variable als die am stärksten limitierende in diesem Gebiet angesehen, bei der die Erhöhung der Habitateignung nach dem Setzen auf ihren Mittelwert stärker ist als bei den anderen Variablen innerhalb des Modells.

Den Modellierungsergebnissen zufolge findet die Art derzeit vor allem im südlichen Europa (u.a. Portugal, Spanien, Italien, großen Teilen von Frankreich und Teilen des Balkans) geeignete Klimabedingungen vor. Nord- und Mitteleuropa sind dagegen für die Art nicht geeignet. Trotz der unterschiedlichen Auswahl von Umweltvariablen stimmen beide Modelle mit der beobachteten Verbreitung gut überein (AUC-Werte > 0,92) und zeigen ähnliche Muster. Dies unterstreicht die Robustheit der Modelle.

Außerdem stimmen die dichotomen Modellierungsergebnisse gut mit den Gebieten überein, die den Etablierungskriterien der ECDC entsprechen. Diese Kriterien zeigen Klimamerkmale auf, die für die Etablierung der Art als wichtig angesehen werden (Medlock et al. 2015; ECDC 2016a). Dazu zählen neben einer durchschnittlichen Wintertemperatur von über 0°C, eine Jahresdurchschnittstemperatur von über 11°C und ein Jahresniederschlag von mindestens 500mm (Roiz et al. 2011; Thomas et al. 2012; Medlock et al. 2015).

In beiden Modellen stellten sich die Variablen der Wintertemperaturen nicht nur als diejenigen Variablen mit dem höchsten Erklärungsgehalt (1. Modell: 61,7% und 2. Modell: 65,7%), sondern auch als die aktuell in Nordosteuropa am stärksten limitierenden Variablen heraus. Dies könnte an den vergleichsweise kalten Wintern des kontinentalen Klimas (große Amplitude im jährlichen Temperaturverlauf) liegen. Wegen des eher milden ozeanischen Klimas sind die Wintertemperaturen im Westen von Europa im Vergleich meist höher und damit nicht der am stärksten limitierende Faktor unter aktuellen Bedingungen. Die Variablen für die Sommertemperaturen stellten sich dort als die am meisten einschränkenden Faktoren heraus. Dies steht vermutlich mit den optimalen Entwicklungstemperaturen für *Ae. albopictus* im

Zusammenhang. Diese liegen bei etwa 25-30°C und somit weit über den durchschnittlichen Sommertemperaturen im westlichen Europa (Straetemans 2008; Medlock et al. 2015). Abgesehen von der Temperatur können geringe Niederschlagsmengen, besonders im Sommer, die Art aufgrund fehlender Brutmöglichkeiten limitieren. So kann vermutlich auch erklärt werden, warum der Sommerniederschlag derzeit als der am meisten limitierende Umweltfaktor in Südeuropa identifiziert wurde.

Unter zukünftigen Klimabedingungen bleibt in Nordosteuropa die niedrige Wintertemperatur als der am stärksten limitierende Faktor bestehen, während sich im restlichen Europa der Niederschlag während der Sommermonate zu dem die Verbreitung am meisten einschränkenden Faktor entwickelt. Das Gebiet, in dem der Sommerniederschlag der größte Limitierungsfaktor ist, weitet sich deutlich aus. Gleichzeitig verringert sich der Bereich, in dem die Sommertemperaturen am stärksten limitierend sind und verschiebt sich nordwärts. Im Allgemeinen wird angenommen, dass die Temperatur größeren Einfluss auf die geographische Verbreitung der Art hat als der Niederschlag (Tran et al. 2013), da hohe Niederschlagsmengen zwar die Verfügbarkeit von Bruthabitaten garantieren, aber dies in trockenen Gebieten teilweise durch anthropogene Wasseransammlungen kompensiert wird.

Neben dem Herausstellen wichtiger Umweltvariablen für die Art, können die erzielten Ergebnisse der Habitataignung hilfreich sein, wenn sie in Überwachungsprogramme und Risikobewertungen auf europäischer Ebene miteinbezogen werden. Dies gilt besonders für Gebiete, in denen *Ae. albopictus* derzeit noch nicht auftritt, die aber unter zukünftigen Klimabedingungen als geeignet modelliert wurden. Der untersuchte Ansatz, insbesondere der der limitierenden Faktoren, liefert plausible und zuverlässige Ergebnisse und ist für weitere Vektorarten, die eine hohe medizinische Bedeutung haben, empfehlenswert.

**4.3. Cunze S, Koch LK, Kochmann J, Klimpel S (2016) *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* - two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe. *Parasites & Vectors* (2016) 9: 573.**

**Zusammenfassung**

Die Ausbreitung von Arten wird durch externe Faktoren wie den globalisierten Handel vorangetrieben. Dabei kann es dazu kommen, dass Arten in Gebiete außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes eingeschleppt werden (Ngoagouni et al. 2015). Da sich infolge des Klimawandels zudem geeignete Habitate vieler Arten nach Nordosten und in höher gelegene Höhenlagen verschieben, werden diese Gebiete für die Etablierung weiterer Arten verfügbar.

Zu diesen gebietsfremden, eingeschleppten Arten zählen auch die beiden ausbreitungsstarken Vektorarten *Ae. albopictus* und *Ae. japonicus*. Sie gehören zu den sich am schnellsten und stärksten ausbreitenden Arten (Buhagiar 2009; Boes et al. 2014). Beide Arten haben sich ausgehend von Asien weltweit verbreitet (Buhagiar 2009; Paupy et al. 2009). Während *Ae. albopictus* aus den tropischen Wäldern in Südostasien stammt (Buhagiar 2009; Paupy et al. 2009; Bonizzoni et al. 2013), kommt *Ae. japonicus* ursprünglich nur in Japan, nördlich der Ryukyu Inseln und der koreanischen Halbinsel, außerhalb der tropischen Gebiete, vor (Kaufman und Fonseca 2014). Innerhalb Europas wurde *Ae. albopictus* das erste Mal 1979 in Albanien nachgewiesen und ist mittlerweile stark im mediterranen Raum verbreitet und etabliert (Celli et al. 1994; Urbanelli et al. 2000; Roiz et al. 2010; Medlock et al. 2012; Priteasa et al. 2015; Roche et al. 2015). Im Vergleich dazu wurde *Ae. japonicus* zwar im Jahr 2000 erstmals in Frankreich gefunden, wurde dort aber zunächst wieder erfolgreich ausgerottet (Schaffner et al. 2003). Sie gilt aber heute nach erneuter Einschleppung in sechs europäischen Ländern (Belgien, den Niederlanden, Schweiz, Österreich, Slowenien und Deutschland) als etabliert (Schaffner et al. 2009; Melaun et al. 2015; Zielke et al. 2015; Zielke et al. 2016). Obwohl auch *Ae. albopictus* in den letzten Jahren regelmäßig in Süddeutschland gefangen wurde (Werner et al. 2012; Werner und Kampen 2015), ist es fraglich, ob diese Individuen zu einer dort bereits etablierten Population gehören.

Aufgrund der hohen medizinischen Relevanz beider Stechmückenarten (s. Kap. 3.2.1.), ist es von großem Interesse, deren aktuelle Verbreitung und mögliche zukünftige Ausbreitung sowie Etablierungschancen zu untersuchen. Daher wurde in der vorliegenden Studie die aktuelle und zukünftige klimatische Habitateignung beider

Stechmückenarten in Europa mit Hilfe eines EF-Ansatzes aus zehn verschiedenen Modellierungsalgorithmen analysiert (s. Kap. 3.3.2.). Zur Modellerstellung wurden die Fundpunkte der Arten (Schaffner et al. 2009; Huber et al. 2012; Zielke et al. 2012; Huber et al. 2014b; Krebs et al. 2014; Kraemer et al. 2015a; Melaun et al. 2015; Zielke et al. 2015; Koch et al. 2016) und sechs Klimavariablen genutzt. Als Umweltvariablen dienten die mittlere Temperatur des kältesten und des wärmsten Quartals, die Temperatursaisonalität (maximale Temperatur des wärmsten Monats minus geringste Temperatur des kältesten Monats) sowie die Niederschlagsmenge des wärmsten Quartals, die Niederschlagssaisonalität (Variation der Niederschlagsmengen innerhalb eines Jahres) und der Jahresdurchschnittsniederschlag (Hijmans et al. 2005). Diese Variablen werden für Stechmücken als relevant angesehen, da sie für die Vollendung ihres Lebenszyklus und die erfolgreiche Fortpflanzung relevant sind (s. Kap. 3.2.1.). Zusätzlich zur Habitategnung wurden mit Hilfe der Nischenfunktionen die Zusammenhänge zwischen der modellierten Habitategnung und den einzelnen Modellvariablen untersucht.

Entsprechend der Modellierungsergebnisse, welche die beobachtete Verbreitung der Arten sehr gut widerspiegeln (*Ae. albopictus* AUC: 0,972 und *Ae. japonicus* AUC: 0,999), konnten bereits unter aktuellen Bedingungen geeignete Gebiete für beide Arten in Europa identifiziert werden. Diese liegen bei *Ae. albopictus* vorwiegend im mediterranen Raum in Südeuropa (warme/heiße Sommer und milde Winter). Diese Art scheint eher an wärmeres Klima angepasst zu sein (Grim et al. 2007; Armistead et al. 2008; Delatte et al. 2009) und infolgedessen vom erwarteten Klimawandel zu profitieren. Basierend auf den Modellierungsergebnissen aller RCP-Szenarien findet die Art in Zukunft vermehrt klimatisch geeignete Gebiete in Europa, insbesondere steigt die Habitategnung in Mitteleuropa. *Aedes japonicus* dagegen ist aktuell eher in klimatisch gemäßigteren Gebieten in Mitteleuropa zu finden (Teile von Frankreich, der Schweiz, Süddeutschland, Österreich sowie Norditaliens und Kroatien). Im Vergleich zu *Ae. albopictus* nehmen die geeigneten Habitate für die eher an kältere Temperaturen angepasste Art *Ae. japonicus* bedingt durch den Klimawandel sogar ab, sodass die Art je nach RCP-Szenarium in Europa nur noch wenige kleine Gebiete mit passenden Bedingungen vorfindet. Diese Ergebnisse basieren allerdings auf der Annahme, dass sich die Art nicht an höhere Temperaturen anpassen kann.

Diese Beobachtungen werden durch die Nischenfunktionen beider Arten gestützt. *Aedes japonicus* weist bezüglich der Temperaturvariablen nicht nur ein geringeres

Optimum im Vergleich zu *Ae. albopictus* auf, sondern auch einen engeren Verlauf der Nischenfunktion. Dieser engere Verlauf könnte die ebenfalls engere natürliche Verbreitung reflektieren. *Aedes albopictus* dagegen deckt mit ihrer geografischen Verbreitung ein Gebiet ab, das über eine Vielzahl unterschiedlicher Bedingungen mit höheren Durchschnittstemperaturen verfügt (s. Kap. 3.2.1.). Allerdings könnten sich die Nischen der Arten während des Invasionsprozesses bereits verändert haben.

Da der Lebenszyklus beider Stechmückenarten gewisse Niederschlagsmengen im Sommer erfordert, wurde angenommen, dass die Kurven der Niederschlagsvariablen ähnlich verlaufen. Diese Vermutung konnte am Beispiel des Jahresniederschlags, bei dem beide Arten ähnlich verlaufende Nischenfunktion zeigen (ähnliche Amplitude und Optimum), bestätigt werden. Allerdings könnten neben den natürlichen Niederschlägen in einem Gebiet vom Menschen bereitgestellte Wasseransammlungen (wie z. B. Regentonnen, Blumenvasenuntersetzer) ebenfalls wichtige Brutgefäße darstellen (Roiz et al. 2010). Dies könnte insbesondere bei *Ae. albopictus* zutreffen, da die Niederschlagsvariablen im Modell nur wenig zur Erklärung der Vorkommen beigetragen haben. Der Jahresniederschlag stellte sich dagegen im Modell von *Ae. japonicus* als wichtige Variable heraus. Dies könnte sich auf die etablierten Populationen dieser Art in den nordalpinen Vorgebirgen (Schweiz) zurückführen lassen, da von dort hohe Niederschlagsmengen bekannt sind (Huber et al. 2014b). Die erwartete Reduktion des Niederschlags angesichts des Klimawandels (IPCC 2014a) wird bei beiden Stechmückenarten im Vergleich zur projizierten Temperaturerhöhung in Europa als weniger wichtig angenommen. Dennoch könnte zukünftige Trockenheit, besonders im Sommer, ein wichtiger Begrenzungsfaktor für Ausbreitungseignisse werden.

In einigen Gebieten in Mittel- und Südeuropa finden nach den Modellen beide Arten klimatisch geeignete Habitatbedingungen vor. Die Modellierung berücksichtigt jedoch keine biotischen Interaktionen wie beispielsweise Konkurrenz. Infolgedessen könnte sich, das als geeignet modellierte Gebiet für *Ae. japonicus* möglicherweise weiter verkleinern, da die Art im Vergleich zu *Ae. albopictus* als konkurrenzschwächere Art in Bezug auf Populationszuwachs und als schwächerer Larvenkonkurrent gilt. Diese Schwäche könnte dadurch aufgewogen werden, dass *Ae. japonicus* früher im Jahr aktiv ist (Kaufman und Fonseca 2014). Durch die früheren Aktivitätsphasen im Jahr kann sich *Ae. japonicus* früher reproduzieren und im Herbst länger aktiv bleiben

(höhere Kältetoleranz, Vermeidung von zu starker Konkurrenz), wodurch die angesprochenen Einbußen aufgeholt werden können.

Bei der Modellierung von *Ae. japonicus* ist jedoch zu beachten, dass die Umweltvariablen für den Zeitraum von 1950-2000 nicht optimal zu den Vorkommensdaten von *Ae. japonicus* (2009-2015) passen, weshalb sie deren Vorkommen möglicherweise nicht ausreichend erklären können. Bei *Ae. albopictus* dagegen treten diese Probleme nicht auf, da der Hauptteil der Fundpunkte im gleichen Zeitraum wie die Umweltvariablen aufgenommen wurden.

Anhand der Modellierungsergebnisse wird deutlich, dass die wärmeliebende *Ae. albopictus* zukünftig deutlich mehr klimatisch geeignete Gebiete finden wird, während viele der derzeit geeigneten Gebiete der kältetoleranteren Art *Ae. japonicus* zukünftig für diese nicht mehr geeignet sein werden. Das zeigt, dass sich die Reaktionen auf klimatischen Änderungen innerhalb einer Gattung unterscheiden können und mit Hilfe der Modellierung artspezifische Bedürfnisse beziehungsweise Reaktionen aufgedeckt werden können.

#### **4.4. Koch LK, Kochmann J, Klimpel S, Cunze S (2017) Modeling the climatic suitability of leishmaniasis vector species in Europe. Scientific Reports 7: 13325.**

##### **Zusammenfassung**

Thermophile Sandmücken sind bisher weitgehend auf tropische und subtropische Gebiete zwischen 50°N und 40°S Breite beschränkt. In Europa gelten jedoch auch einige Arten der Gattung *Phlebotomus* als etabliert. Derzeit beschränkt sich deren Verbreitung jedoch vorwiegend auf Südeuropa und den Mittelmeerraum, darunter Portugal, Spanien, Italien, Kroatien und Griechenland (ECDC 2016b; ECDC 2016c). Allerdings können zukünftig erwartete klimatische Veränderungen dazu führen, dass Sandmücken ihre Verbreitung in Europa ausweiten (Aspöck et al. 2008; Naucke et al. 2008; Ready 2008; Fischer et al. 2010; Gálvez et al. 2010; Medlock et al. 2014; ECDC 2016b). Da es sich bei den Sandmücken um bekannte krankheitsübertragende Vektoren handelt, können sie sich zu einem ernststen Gesundheitsrisiko für den Menschen entwickeln. Sandmücken sind in der Lage eine Vielzahl von Krankheitserregern zu übertragen (s. Kap. 3.2.2.), darunter auch die Leishmaniose, eine durch protozoische *Leishmania*-Parasiten ausgelöste Infektionskrankheit (Naucke et al. 2008; Maroli et al. 2012).

Aufgrund dessen wurde in der vorliegenden Studie mit Hilfe von ökologischer Nischenmodellierung nach potenziell geeigneten Habitaten innerhalb Europas (34°N–72°N und von 12°W–68°O) gesucht. Um dabei eine möglichst gute Schätzung der Eignung der potenziellen Habitate zu erhalten, wurde ein EF-Ansatz, der auf zehn Einzelmodellen basiert, genutzt. Das daraus resultierende Konsensus-Modell deckt Unsicherheiten in der Schätzung der Einzelmodelle ab und gilt somit als robuster. Neben der Bestimmung klimatisch geeigneter Habitate wurden mit Hilfe der binären Modellierungsergebnisse (geeignete Habitate – ungeeignete Habitate) auch Diversitätskarten erstellt, um die Anzahl an Sandmückenarten und somit potenzieller Vektoren im jeweiligen Gebiet zu verdeutlichen.

Die Studie fokussiert sich auf die zehn Sandmückenarten, die laut dem Europäischen Zentrum für die Prävention und die Kontrolle von Krankheiten bereits in Südeuropa etabliert sind (ECDC 2016b; ECDC 2016c). Diese Arten sind alle bestätigte oder zumindest stark vermutete Vektoren der Leishmaniose (Christodoulou et al. 2012; ECDC 2016b; Obwaller et al. 2016). Zur Modellbildung dienten dabei insgesamt 1585 Fundpunkte (alle Arten zusammengefasst) der zehn *Phlebotomus*-Arten, sowie sechs relevante Klimavariablen. Als Klimavariablen wurden die mittlere Temperatur des wärmsten bzw. kältesten Quartals, die jährliche Temperatursaisonalität sowie der Niederschlag des wärmsten bzw. des kältesten Quartals und die Niederschlagssaisonalität verwendet. Diese Variablen gelten als wichtige Faktoren für die Verbreitung der Sandmücken (Kasap und Alten 2005; Kasap und Alten 2006; Simsek et al. 2007; Medlock et al. 2014; Merino-Espinosa et al. 2016).

Nach den Modellergebnissen, die die beobachtete Verbreitung sehr gut wiedergeben (AUC-Werte > 0,95), sind derzeit die meisten der untersuchten Sandmückenarten vornehmlich auf den Mittelmeerraum und Südeuropa beschränkt. Nur wenige, eher kälteliebende Arten, wie *P. mascittii* und *P. ariasi* (Naucke und Pesson 2000; Aransay et al. 2004; Melaun et al. 2014), finden auch nördlicher klimatisch geeignete Habitate. Innerhalb der Modelle stellten sich die Temperaturvariablen als wichtige Variablen für Modellschätzung heraus. Die Niederschlagsvariablen waren dagegen weniger wichtig. Dies lässt sich vermutlich dadurch erklären, dass eine Temperatur von über 15,6°C für mehrere Monate im Jahr für die thermophilen Sandmücken überlebenswichtig ist. Starke Niederschläge können zwar auch die Flugaktivitäten oder das Überleben der Sandmücken beeinflussen, aber sie benötigen nicht wie Stechmücken Wasseransammlungen zur Vollendung ihres Lebenszyklus (Becker et al. 2010).

In Zukunft finden Arten wie *P. perniciosus* und *P. tobbi* im Mittelmeerraum auch weiterhin stabile Habitatbedingungen vor (d.h. aktuell und zukünftig geeignete Habitatbedingungen). Allerdings beschränken sich die klimatisch geeigneten Gebiete in Zukunft nicht mehr nur auf den mediterranen Raum, sondern die meisten Sandmückenarten, insbesondere *P. neglectus*, *P. papatasi* und *P. tobbi*, finden zudem klimatisch geeignete Gebiete in Mittel- und Nordeuropa vor.

Lediglich wenige Arten, die vornehmlich in vergleichsweise kühleren und feuchteren Regionen vorkommen, beispielsweise *P. mascittii* und *P. ariasi*, scheinen nicht von den klimatischen Änderungen zu profitieren. Sie finden zukünftig fast keine als geeignet modellierten Gebiete mehr vor. Des Weiteren sind diese geeigneten Gebiete nach Norden verschoben. Allerdings basieren diese Ergebnisse auf dem RCP-Szenarium 8.5, welches die stärkste Klimaerwärmung annimmt (s. Kap. 3.3.2.). Das bedeutet dass, bei einer geringeren Klimaerwärmung in einem der anderen RCP-Szenarien, die Verschiebung der geeignet modellierten Gebiete in nördliche Richtung gegebenenfalls geringer ausfallen könnte.

Die Modellierungsergebnisse, insbesondere die Diversitätskarten, zeigen eine Zunahme an Vektorarten in Mittel - und Nordeuropa in der Zukunft. Während aktuell nur ein bis drei Vektorarten klimatisch geeignete Bedingungen in Mitteleuropa finden, steigt diese Anzahl unter Betrachtung des RCP-Szenariums 2.6 auf bis zu fünf Arten und bei RCP 8.5 sogar auf bis zu sieben Arten an. Diese Ergebnisse basieren auf einer Vollausbreitungsannahme, könnten aber durch biotische Interaktionen eingeschränkt werden (s. Kap. 3.3.3.). Es wird beispielsweise angenommen, dass *P. ariasi* in kälteren Gebieten konkurrenzstärker ist als *P. perniciosus*, welche als wichtige Vektorart im Mittelmeerraum angesehen wird (Aransay et al. 2004).

Das Vorhandensein eines etablierten Vektors stellt zwar eine unerlässliche Voraussetzung für den Ausbruch einer Krankheit dar, führt jedoch nicht unweigerlich zu einem Ausbruch der Krankheit, da dies zudem auch von dem Vorhandensein sowie den Bedürfnissen des Erregers abhängt. Infolgedessen steigt die Gesundheitsgefahr besonders mit der Ausbreitung der bereits in Südeuropa etablierten *Leishmania*-Arten *Leishmania infantum* und *Leishmania tropica*. Das Gesundheitsrisiko für Leishmaniose-Infektionen in Mitteleuropa scheint bisher relativ gering zu sein, aufgrund der hier gezeigten Ergebnisse ist aber davon auszugehen, dass die thermophilen Sandmücken vom Klimawandel profitieren und sich dorthin ausbreiten könnten. Flusstäler, wie beispielsweise das Rhonetal, könnten dabei als



Einwanderungskorridor dienen. Auch wenn es sich bei den Sandmücken um Organismen mit vergleichsweise schlechten Flugfähigkeiten und geringem Ausbreitungspotenzial handelt, kann dies teilweise durch globalen Handel und Tourismus kompensiert werden. Dabei könnte insbesondere das Reisen mit Hunden, die als wichtige Reservoirwirte der *Leishmania*-Parasiten gelten, nicht nur für die Ausbreitung der Sandmücken, sondern auch für die der Pathogene sorgen.

Um die Ausbreitung der Sandmücken nachzuverfolgen können die hier erzielten Ergebnisse in Überwachungsprogramme miteinbezogen werden. Zusätzlich dazu ist es sinnvoll auch die Reservoirwirte in zukünftigen Untersuchungen zu beachten. Tierbesitzer und Tierschutzorganisationen sollten besser informiert werden, insbesondere bei Reisen in Leishmaniose-Gebiete, um somit das Risiko einer Einschleppung der Krankheit zu verhindern. Darüber hinaus wären auch ein europäisches Meldesystem für Leishmaniose sowie die Bestimmung des lokalen Infektionsrisikos in beliebten Ferienorten nach Menn et al. 2010 vorteilhaft.

## 5. Diskussion

Das Klima ist einer der Hauptfaktoren, der bestimmt wo Tiere und Pflanzen leben können, da die Verbreitung von Arten durch die vorherrschenden Umweltbedingungen geformt wird. Bleiben diese Umweltfaktoren größtenteils stabil, wird angenommen, dass auch die Verbreitung einer Art weitgehend konstant bleibt (Schmidt 2014). Infolge des Klimawandels kommt es jedoch zu klimatischen Veränderungen, welche weitreichende und vielseitige Folgen für verschiedene Taxa in unterschiedlichen geographischen Regionen haben können (Walther et al. 2002; Lovejoy und Hannah 2005). Es wird angenommen, dass wärmeliebende Arten (z. B. aus den Tropen und Subtropen) von den klimatischen Änderungen profitieren können. Aufgrund dessen könnte es zur Einwanderung und Etablierung zahlreicher Neophyten und Neozoen in nördliche/südliche Breiten kommen (Kowarik 2010). Dies kann negative Folgen für die Biodiversität, beispielsweise durch die Verdrängung anderer Arten, in diesen Gebieten haben. Außerdem stellt die Einwanderung und Etablierung krankheitsübertragender Vektorarten eine überaus risikobehaftete Konsequenz der Klimaerwärmung dar. Durch deren Einwanderung besteht die Gefahr, dass auch verschiedene Pathogene und Krankheiten in neue und nicht-endemische Bereiche verschleppt werden. Trotz der medizinischen Relevanz wurde die potenzielle Ausbreitung von Vektorarten, als Folge der zukünftig erwarteten Klimaveränderungen, noch nicht ausreichend untersucht. Aus diesem Grund konzentrieren sich die vier Projekte der vorliegenden Dissertation darauf, die Auswirkungen der Klimaerwärmung auf wichtige Vektorarten zu untersuchen. Dabei sollen Gebiete identifiziert werden, in denen die betrachteten Vektoren aktuell und zukünftig klimatisch geeignete Habitats finden und bestimmt werden welche Faktoren dies beeinflussen.

In der nachfolgenden Diskussion werden die wichtigsten Ergebnisse der vier Projekte (Tab. 4) aufgegriffen, übergreifend diskutiert und die Forschungsfragen behandelt. Abschließend werden die daraus gezogenen Schlussfolgerungen aufgeführt. Anhand weiterführender Fragestellungen wird ein Ausblick auf künftige Forschungsprojekte in diesem Themenbereich gegeben.

**Tabelle 4:** Kurzzusammenfassung der vier Projekte der vorliegenden Dissertation (I-IV).

Projekte	Projekt I	Projekt II	Projekt III	Projekt IV
<b>Thema</b>	Klimatisch hervorgerufene Arealveränderung	Bestimmung klimatischer Verbreitungslimitierungen	Unterschiedliche Reaktionen auf den Klimawandel	Klimatisch hervorgerufene Arealveränderung
<b>Artenanzahl</b>	1 Art		2 Arten	10 Arten
<b>Arten</b>	<i>Aedes albopictus</i>	<i>Aedes albopictus</i>	<i>Aedes albopictus</i> und <i>Aedes japonicus</i>	<i>Phlebotomus alexandri</i> , <i>Phlebotomus ariasi</i> , <i>Phlebotomus mascittii</i> , <i>Phlebotomus neglectus</i> , <i>Phlebotomus papatasi</i> , <i>Phlebotomus perfilliewi</i> , <i>Phlebotomus perniciosus</i> , <i>Phlebotomus sergenti</i> , <i>Phlebotomus similis</i> und <i>Phlebotomus tobbi</i>
<b>Umwelt- bzw. Klimavariablen</b>	5 Variablen (Temperatur, Niederschlag, Höhe)	2 Sets mit 5 Variablen Zusammensetzungen (Temperatur, Niederschlag, Photoperiode)	6 Variablen (Temperatur, Niederschlag)	6 Variablen (Temperatur, Niederschlag)
<b>Untersuchungsgebiet</b>	Deutschland	Europa		
<b>Modellierungsansatz</b>	MaxEnt	MaxEnt + „MaxEnt-limitierende Faktoren-Werkzeug“	Konsensus-Modell: Komposition aus zehn Modellierungs-Algorithmen	
<b>Unsicherheiten</b>	4 RCP Szenarien + 5 Zeitperioden	4 RCP Szenarien + 4 Zeitperioden + 2 Variablenzusammensetzungen	4 RCP Szenarien + 4 Zeitperioden + 10 Modellierungsalgorithmen	4 RCP Szenarien + 4 Zeitperioden + 10 Modellierungsalgorithmen
<b>Hauptergebnisse</b>	Potenzielle Arealausweitung von <i>Aedes albopictus</i> in der Zukunft	Fortschreitender Klimawandel verschiebt regional wirkende limitierende Faktoren	Potenzielle Arealausweitung von <i>Aedes albopictus</i> in der Zukunft, aber potenzieller Habitatverlust für <i>Aedes japonicus</i>	Potenzielle Arealausweitung vieler Sandmückenarten und dadurch wahrscheinlich höhere Vektordiversität in Mitteleuropa

## 5.1. Ergebnisse im Kontext des Klimawandels – Potenzielle Habitatverschiebungen der untersuchten Vektorarten

Im Verlauf des Klimawandels wird angenommen, dass Arten (sowohl einheimische als auch neu-einwandernde) hauptsächlich drei mögliche Reaktionen zeigen: sie können sich anpassen, (aus)sterben oder sich bewegen (Wiens et al. 2009; Hannah 2011).

Basierend auf den Modellierungsergebnissen ist davon auszugehen, dass die meisten der hier untersuchten Arten von dem sich erwärmenden Klima profitieren und somit in Zukunft mehr Vektorarten klimatisch geeignete Habitate in Mitteleuropa finden und sich aufgrund dessen dort etablieren können. Dies zeigt sich beispielsweise bei der Untersuchung der aktuellen und zukünftigen klimatischen Habitateignung für *Ae. albopictus* (I und III). Beide Studien nehmen eine steigende Habitateignung für die Art an. Eine aufgrund der steigenden Habitateignung vermutliche potenzielle Ausbreitung von *Ae. albopictus* wird zudem von den im Projekt II gefundenen limitierenden Faktoren unterstützt. Bisher wird die Verbreitung der Art in Mitteleuropa vor allem durch die Sommertemperaturen beschränkt, welche in Zukunft allerdings an Bedeutung verlieren. Aufgrund dessen ist es wahrscheinlich, dass sich die Art nach Mitteleuropa ausbreiten kann. Die Annahme über eine zukünftige Zunahme an Vektorarten in Mitteleuropa stimmt ferner mit neuen Funden von Stechmücken überein. So konnten in den letzten Jahrzehnten (1995-2012) bereits fünf neue Stechmückenarten in Deutschland nachgewiesen werden, darunter auch als mediterranen und wärmeliebend bekannten Arten, wie *Uranotaenia unguiculata* und *Culiseta longiareolata* (Becker 2014a; Becker 2014b; Lühken et al. 2014).

Ähnlich wie *Ae. albopictus* scheinen die untersuchten, als wärmeliebend geltenden Sandmückenarten (IV) größtenteils von dem sich erwärmenden Klima zu profitieren (z.B. *P. papatasi* oder *P. neglectus*). Zwar wurde lange Zeit ein Vorkommen von Sandmücken, typischen mediterranen Faunenelementen, nördlich der Alpen ausgeschlossen (Aspöck et al. 2008), dennoch konnten in den letzten Jahren Individuen einiger Arten in Mitteleuropa (Belgien, Deutschland und Österreich) nachgewiesen werden (Poepl et al. 2013). Eine klimawandelbedingte, aktive Einwanderung gilt dabei aber als unwahrscheinlich. Es wird stattdessen angenommen, dass diese Sandmücken dort bereits sporadisch in Refugien aus wärmeren Perioden der Erdgeschichte vorkamen, bisher jedoch übersehen wurden (Aspöck et al. 2008; Poepl et al. 2013). Ausgehend von diesen Refugien können sich die thermophilen Sandmücken infolge des Klimawandels vermutlich weiter ausbreiten und damit nicht

mehr nur sporadisch, sondern in größeren Abundanzen vorkommen (Poepl et al. 2013).

Gemäß den Modellierungsergebnissen scheinen aber nicht alle der hier untersuchten Vektorarten von der erwarteten zukünftigen Erwärmung zu profitieren. Arten, wie beispielsweise *Ae. japonicus*, sowie die Sandmückenarten *P. ariasi* und *P. mascittii* verlieren laut der Modellierung (III und IV) große Teile der für sie aktuell geeigneten Gebiete und finden demnach nur noch weiter nördlich vereinzelt klimatisch geeignete Gebiete. In den aktuell geeigneten Gebieten könnten die Arten potenziell aussterben oder weiter nach Norden wandern. Diese unterschiedlichen Reaktionen auf die Klimaerwärmung sind vermutlich auf die artspezifischen Ansprüche, insbesondere ihre Kältetoleranz, zurückzuführen. Diese Bedürfnisse werden auch anhand der unterschiedlichen aktuellen Verbreitung deutlich. Wärmeliebende Arten, wie beispielsweise *Ae. albopictus*, sowie die Mehrzahl der Sandmückenarten (u.a. *P. neglectus* oder *P. papatasi*), sind derzeit in ihrer Verbreitung auf den Mittelmeerraum beschränkt (Aspöck et al. 2008; Fischer et al. 2011a; ECDC 2017a; ECDC 2017e). Als Folge der Klimaerwärmung könne sie sich vermutlich nach Norden ausbreiten (ECDC 2017a; ECDC 2017d; ECDC 2017e). Eher kältetoleranten Arten, wie die Asiatische Buschmücke *Ae. japonicus* (III), sowie die Sandmücken *P. mascittii* und *P. ariasi* (IV) kommen bereits aktuell in gemäßigeren Breiten vor (Kampen und Werner 2014; Melaun et al. 2015; ECDC 2017a).

Diese unterschiedlichen Bedürfnisse werden insbesondere in Projekt III anhand der Nischenfunktionen deutlich. Die modellierte Verbreitung von *Ae. japonicus* im Vergleich zu *Ae. albopictus* in Bezug auf die Temperaturvariablen ist zu kälteren Temperaturen verschoben. Die unterschiedliche Temperaturpräferenz ermöglicht es *Ae. japonicus* möglicher Konkurrenz im selben Habitat auszuweichen und in kühleren Habitaten zu überleben. Die Asiatische Tigermücke *Ae. albopictus* (I-III) gilt als starker Konkurrent gegenüber anderen Stechmückenarten, wie den einheimischen Arten (u.a. *Culex pipiens*) sowie gegenüber ebenfalls eingewanderten Arten wie z. B. *Ae. japonicus* (III) (O'Donnell und Armbruster 2007). Aufgrund dessen könnte die Asiatische Buschmücke *Ae. japonicus* als schwächerer Konkurrent von einer konkurrenzstärkeren Art, wie *Ae. albopictus*, weiter aus geeigneten Gebieten verdrängt werden. Die frühere Saisonalität (früheres Schlüpfen der Eier, frühere Aktivität im Jahr) ermöglicht *Ae. japonicus* allerdings die Vermeidung von starker Konkurrenz mit unter anderem *Ae. albopictus* (Armistead et al. 2012). Auch bei den

Sandmücken sind unterschiedliche Temperaturpräferenzen zu beobachten (IV). Die kältetolerantere Sandmückenart *P. ariasi* gilt gegenüber *P. perniciosus*, dem wichtigsten Vektor im Mittelmeerraum, als starke Konkurrenz in gemäßigten und kälteren Gebieten (Aransay et al. 2004). Möglicherweise können solche kompetitiven Interaktionen die Ausbreitung mancher Vektoren beeinflussen oder in einigen Gebieten sogar verhindern.

Bei der durch den Klimawandel begünstigten potenziellen Ausbreitung solcher krankheitsübertragender Vektoren stellt sich die Frage, ob die jeweiligen Arten in der Lage sind, den klimatischen Änderungen zu folgen und somit in alle für sie geeigneten Gebiete vorzudringen. Um dies besser abschätzen zu können, sollten auch Annahmen über die artspezifische Ausbreitungsfähigkeit beim Interpretieren der Ergebnisse beachtet werden. Alle Modelle in dieser Arbeit beruhen auf der sogenannten Vollausbreitungsannahme (s. Kap. 3.3.1.), d.h. die Arten können sich ohne jegliche Ausbreitungsbarrieren ausbreiten. Im letzten Projekt IV wurde neben der Vollausbreitungsannahme eine weitere Ausbreitungsannahme untersucht. Damit wurde analysiert, wo die Sandmückenarten, bei ausbleibender Ausbreitung (Nichtausbreitungsannahme) weiterhin geeignete Habitatbedingungen vorfinden können (stabile Habitatbedingungen) und in welchen Gebieten sie daraufhin potenziell aussterben würden. In Europa ist eine Ausbreitung jedoch nur möglich, wenn Arten es schaffen, Ausbreitungshindernisse zu überwinden. Die Alpen, das höchste Gebirge Europas, stellen eine starke Ausbreitungsbarriere für die Wanderung von Süden nach Norden dar (Schmidt 2014). Allerdings sind auch Gebirgsregionen stark von der Klimaerwärmung betroffen und die Temperaturen steigen somit auch in den Höhenlagen (Lozán 2014). Aufgrund dessen wird es wahrscheinlicher, dass die Anzahl der Arten, die solche Ausbreitungsbarrieren aktiv überwinden können, zunimmt. Zudem besteht die Möglichkeit, Ausbreitungshindernisse zu umgehen. Dabei stellen Flusstäler, wie beispielsweise die Verbindung zwischen Rhone und Rhein oder das Donautal, wichtige Eintrittspforten für mediterrane Insekten nach Mitteleuropa dar (Schmidt 2014).

Im Vergleich zwischen den hier betrachteten Vektorarten gelten Stechmücken als die mobileren und somit als die Arten mit dem höheren Invasionspotenzial (s. Tab. 1). Beide Stechmückenarten sind für ihre starke (ökologische) Anpassungsfähigkeit bekannt und zählen weltweit zu den invasivsten Arten (Paupy et al. 2009; Kaufman et al. 2012; IUCN 2017). Dennoch ist ihre aktive Ausbreitungsfähigkeit von mehreren

hundert Metern bis wenigen Kilometern eher gering (Becker et al. 2010). Mit Hilfe von Markierungs-Wiederaufnahme-Experimenten (engl.: *mark-recapture-experiments*) der Asiatischen Tigermücke, *Ae. albopictus*, wurden in einigen Studien Ausbreitungsdistanzen von etwa 200-800m nachgewiesen (Niebylski und Craig 1994; Honório et al. 2003; Bellini et al. 2010). Die untersuchten Sandmücken gelten hingegen nicht als invasive Arten und als vergleichsweise schlechte Flieger mit einer sehr geringen Flugreichweite von wenigen Metern bis lediglich wenigen hundert Metern (s. Tab. 1) (Young und Duncan 1994; Alkan et al. 2013; Akhoundi et al. 2016; IUCN 2017). Es ist unwahrscheinlich, dass sich die hier betrachteten Arten, ohne menschliches Zutun, also durch passive Windverdriftung oder eigene aktive Ausbreitung, in alle klimatischen Gebiete ausbreiten können. Allerdings wird die aktive Ausbreitung der Vektoren heutzutage häufig durch menschliche Aktivitäten im Rahmen des globalen Handels und Transports gefördert und somit begünstigt (Becker 2014a). Große Flug- und Seehäfen gelten häufig als wichtige Eintrittspforten nach Mitteleuropa. Eine solche Einschleppung in neue Gebiete ist besonders für die beiden Stechmückenarten (*Ae. albopictus* und *Ae. japonicus*) als wahrscheinlich anzusehen, da die Einschleppung beider Arten in neue Gebiete, z. B. über den Transport von Gebrauchtreifen oder in öffentlichen Verkehrsmitteln ist bereits bekannt (Medlock et al. 2012). Möglich wird diese Form des Transports bei Stechmücken insbesondere aufgrund der gegen Austrocknung resistenten Eier. Diese können große Zeitperioden ohne Wasser überleben und dann in künstlichen Brutgewässern, wie beispielsweise den Altreifen, schlüpfen und dadurch über weite Strecken (über Kontinente hinweg) transportiert werden (Becker 2014a). Der Transport von Sandmücken (IV) gilt aber eher als unwahrscheinlich, da diese Insekten im Gegensatz zu Stechmücken sehr klein und besonders filigran sind und daher den Transport vermutlich nicht überstehen würden. Jedoch könnten sich die bereits nördlich der Alpen vorkommenden Arten, wie beispielsweise *P. mascittii* oder *P. perniciosus*, in klimatisch geeignete Areale ausbreiten (Ready 2010).

Die betrachteten Vektoren zählen zu den ektothermen (wechselwarmen) Tierarten, die über keine eigene Regulation der Körpertemperatur verfügen und dadurch direkt von dem sie umgebenden Klima abhängig sind. Zusätzlich zur potenziellen Ausbreitung können Temperaturveränderungen folglich dazu führen, dass sich die gesamte Aktivitätsperiode der Arten verschiebt, sie beispielsweise früher im Jahr aktiv werden. Infolgedessen kann es durch kürzere Entwicklungszeiten, mehrere Generationen im

Jahr und veränderten Überlebensraten der Vektorarten zu einer starken Vermehrung dieser kommen (Gubler et al. 2009; Cramer 2014; Lühken et al. 2014). Auch die Eiablage, die Nahrungsaufnahme, die Aufnahme der Blutmahlzeit und das Flugverhalten sind temperaturabhängig (Dobler und Pfeffer 2014). Bei *Aedes aegypti*, der Gelbfiebermücke und nahen Verwandten der untersuchten Stechmücken, wurde bereits gezeigt, dass die Blutsaugaktivität unter 18°C deutlich abnimmt (Dobler und Pfeffer 2014).

Trotz der teilweise modellierten Arealverkleinerungen mancher Arten lassen die Ergebnisse der Studien I-IV generell darauf schließen, dass in Zukunft in weiten Teilen Europas (insbesondere Mittel- und Nordeuropas) für eine zunehmende Anzahl krankheitsübertragender Vektoren geeignete Bedingungen für eine Etablierung herrschen werden. Die Modellierungsergebnisse können zur Verbesserung der Überwachungsprogramme genutzt werden, um die potenzielle Ausbreitung und Etablierung von Arten mit invasivem Potenzial und Vektorfunktion besser einschätzen und gegebenenfalls Gegenmaßnahmen einleiten zu können. Sie zeigen Gebiete, die sich nach den klimatischen Bedürfnissen der Art für eine Etablierung eignen und daher intensiv beprobt werden sollten. Zwar ist es aufgrund der eingeschränkten aktiven Ausbreitungsfähigkeit der Vektorarten unwahrscheinlich, dass alle klimatisch geeigneten Gebiete besiedelt werden, es ist jedoch wahrscheinlich, dass die anhaltende Globalisierung diese Einschränkung zumindest teilweise kompensieren kann. Daher sollten auch weiter entfernte, aber als klimatisch geeignet modellierte Gebiete in ein Überwachungsprogramm miteinbezogen werden. Dabei sollten insbesondere auch Flughäfen, Seehäfen und Urlaubsreiserouten, z. B. aus Südeuropa nach Mitteleuropa, berücksichtigt werden. Zudem sollten auch Flusstäler, wie das Rhonetal, regelmäßig beprobt werden, da diese stellen wichtige Einwanderungs- bzw. Einschleppungskorridore für viele Arten darstellen. Aufgrund ihrer starken Bindung an das Klima und insbesondere an die Temperatur stellen Stechmücken, sowie andere thermophile Vektorarten, wichtige Zeigerorganismen (Indikatoren) für den Klimawandel dar (Becker 2014c). Sie könnten dabei für die Erforschung der Konsequenzen und Auswirkungen der klimatischen Änderungen hilfreich sein.



## 5.2. Einordnung und Bewertung der Modellierungsergebnisse

Um die Auswirkungen und Folgen des Klimawandels auf Arten besser abzuschätzen, eignen sich statistische Nischenmodelle als eine objektive und nützliche Methode. Die zu schätzenden Ereignisse liegen aber in der Zukunft, weswegen eine Bewertung der Schätzung nur eingeschränkt möglich ist (Araújo et al. 2005). Dennoch kann die Güte der Modellschätzung anhand der zur Modellbildung genutzten Vorkommensdaten, sowie mit Hilfe des AUC-Gütemaßes grundlegend eingeschätzt werden (s. Kap. 3.3.4.). Die Modelle Projekte I-IV zeigten mit hohen AUC-Werten ( $> 0,9$ ) eine hervorragende Unterscheidung zwischen Vorkommen und Abwesenheiten (Dormann et al. 2004) und bilden zudem die beobachtete Verbreitung der Arten gut ab. Beides weist auf eine robuste und plausible Modellschätzung hin.

Daneben stützen auch weitere Modellierungsstudien die generellen Tendenzen einer steigenden Habitateignung die Vektorarten. So nehmen weitere Modellierungsstudien von *Ae. albopictus* auf globaler (Kraemer et al. 2015a) und europäischer Ebene (Roiz et al. 2011; Fischer et al. 2011a; Caminade et al. 2012; Fischer et al. 2014; Kalan et al. 2017) ebenfalls an, dass die Habitateignung insbesondere in West- und Mitteleuropa steigen wird. Unterschiede in der modellierten Habitateignung liegen hauptsächlich im erwarteten Anstieg der zukünftigen Habitateignung und der Ausdehnung des geeigneten Gebietes nach Osteuropa.

Obwohl auch *Ae. japonicus* auch als Vektor für humanpathogene Krankheitserreger gilt, gibt es im Vergleich zu *Ae. albopictus* deutlich weniger Modellierungsstudien dieser Art (vgl. Melaun et al. 2015; Kalan et al. 2017). Dies liegt vermutlich an der überwiegenden Vektorkompetenz von *Ae. albopictus* (s. Kap. 3.2.1.). Die dennoch vorhandenen Modellierungsstudien von *Ae. japonicus* suchen dabei nach derzeit geeigneten Gebieten der Art in Slowenien (Kalan et al. 2017) und Deutschland (Melaun et al. 2015). Beide Studien gehen bereits aktuell von klimatisch geeigneten Gebieten für die Art im jeweiligen Gebiet aus. Jedoch fallen die als geeignet modellierten Gebiete bei Melaun et al. 2015 im Vergleich zum dritten Projekt (III) kleiner aus, insbesondere in Norddeutschland. Die modellierte Habitateignung in Slowenien ist hingegen bei Kalan et al. 2017 stärker ausgeprägt.

Ähnlich wie bei *Ae. japonicus* werden Sandmücken nur in wenigen Modellierungsstudien in europäischem Kontext behandelt (Fischer et al. 2009; Fischer et al. 2011b; Trajer et al. 2013). Dies liegt vermutlich an ihrem geringen invasiven

Potenzial und ihrer schlechten Ausbreitungsfähigkeit in neue Gebiete, sowie ihrer lange vermuteten Abwesenheit nördlich der Alpen (s. Tab. 1 und vorheriges Diskussionskapitel). Auch diese Studien zeigen generell mit dem vierten Projekt (IV) vergleichbare Ergebnisse. Sie variieren jedoch in nördlicher und östlicher Ausdehnung.

Die Unterschiede in der Modellschätzung der Projekte I-IV zu den hier erwähnten Modellierungsstudien sind vermutlich auf verschiedenen Ursachen, wie die Ausgangsdaten, die Modellierungsalgorithmen sowie die Zukunftsprojektionen, zurückzuführen. Diese Gründe und weitere zu Modellunsicherheiten führende Faktoren werden nachfolgend näher betrachtet. Zwar wurde bei der Modellbildung der einzelnen Teilprojekte dieser Arbeit darauf geachtet, möglichst viele Unsicherheiten auszuräumen, dennoch muss auf einige Einschränkungen der Modelle beim Interpretieren der Ergebnisse geachtet werden (Wiens et al. 2009).

Eine wichtige Quelle für Unsicherheiten und Unterschiede zwischen Modellierungsschätzungen sind die zur Modellbildung genutzten Daten. Mit Hilfe dieser Daten soll auf die Bedürfnisse der Art zurückgeschlossen und die Nische der Art abgebildet werden. Kleine Vorkommensdatensätze, wie beispielsweise bei der Sandmückenart *P. similis* (mit 31 Vorkommensdaten im Untersuchungsgebiet) (IV) können zu unsicheren und unzureichend abgebildeten Darstellungen der Nischen führen (Hernández et al. 2006; Wiens et al. 2009). Im Allgemeinen wird vermutet, dass die Modellsicherheit positiv mit der Menge an vorhandenen Vorkommensdaten zusammenhängt und somit Modelle, die auf einem Datensatz mit mehr Vorkommensdaten beruhen, die bessere Modellschätzung aufweisen. Es können aber auch weniger Fundpunkte ausreichen, um die Nische gut abzubilden und somit ein gutes Modell zu entwickeln, insbesondere bei Arten mit einem engen Toleranzbereich (Hernández et al. 2006; Franklin 2009). Bei Modellen für Arten mit weitreichenden geographischen Verbreitungen können dagegen lokale Anpassungen von Subpopulationen die Modellierung entscheidend beeinflussen und verschlechtern (Stockwell und Peterson 2002; Hernández et al. 2006).

Die Nutzung verschiedener Ausgangsdaten ist vermutlich auch eine Ursache für Unterschiede zwischen den Modellschätzungen von Roiz et al. 2011 und Kalan et al. 2017 zu den Projekten dieser Dissertation (I, III und IV). Dabei nutzen Roiz et al. 2011 nur selbst erhobene Fundpunkte aus Trentino (Nordosten Italiens) zur Modellierung von *Aedes albopictus* und analysieren die potenzielle Habitataignung in dieser Region.

Ähnliches gilt für Kalan et al. 2017, welche zur Modellierung nur selbst aufgenommene Fundpunkte der Sandmücken zwischen 2013 bis 2015 aus Slowenien verwenden um die dortige Habitateignung zu untersuchen. Während die hier dargestellten Projekte I, III und IV auf Fundpunkten aus ganz Europa beruhen und die Habitateignung auf europäischer Ebene untersuchen, bilden Roiz et al. 2011 und Kalan et al. 2017 dagegen die Bedürfnisse und damit geeigneten Gebiete der lokalen Populationen ab. Eine weitere Unstimmigkeit in den Ausgangsdaten wird in Studie III bei der Modellierung von *Ae. japonicus* deutlich. Die genutzten Fundpunkte von *Aedes japonicus* in diesem Projekt stammen aus der Zeit von 2009 bis 2015. Bei der Modellierung wurden sie aber mit empirischen Klimadaten zwischen 1950 – 2000 in Zusammenhang gebracht, was unter der Annahme, dass es in der Zwischenzeit bereits zu einer Klimaerwärmung im Untersuchungsgebiet gekommen ist, zu Unsicherheiten im Modell führen kann. Melaun et al. 2015 umgingen diese Unstimmigkeit, in dem sie die für Deutschland vom Deutschen Wetterdienst bereitgestellten zeitlich hochaufgelösten Daten nutzten und die Vorkommensdaten mit den Klimabedingungen im Zeitraum 2011-2013 in Beziehung setzten. Auf europäischer Ebene war dies im Rahmen des dritten Projektes (III) jedoch nicht möglich, da solche zeitlich hochaufgelösten Klimavariablen im europäischen Kontext nicht zur Verfügung standen. Zwar verwenden Kalan et al. 2017 ebenfalls diese Klimavariablen von Worldclim, jedoch wenden sie zudem einen mittlerweile verfügbaren neuere Satz an Klimadaten, die sogenannten CHELSA-Klimadaten, an. Dieser aktuellere Datensatz stellt Klimadaten für den Zeitraum von 1979-2013 bereit. Eine weitere Möglichkeit eine solche Limitierung zu berücksichtigen stellt die Modellerstellung im natürlichen Verbreitungsgebiet der Art mit anschließender Projektion auf neue Gebiete (z. B. Europa), dar (Fischer et al. 2011a). Allerdings wurde dies aufgrund von fehlenden und ungenauen Verbreitungsdaten von *Ae. japonicus* im natürlichen Verbreitungsgebiet bisher noch nicht realisiert. Die Modellierungsergebnisse von *Ae. albopictus* weisen hingegen keine derartigen Einschränkungen auf, da die Fundpunkte dieser Art weitgehend mit der Zeitperiode der Umweltvariablen übereinstimmen.

Solche Unstimmigkeiten zwischen den Fundpunkten, der Sandmückenarten und den genutzten Umweltvariablen bestehen jedoch auch in der Studie von Trajer et al. 2013. Die Referenzperiode der Umweltvariablen liegt zwar vergleichbar zu Projekt IV in der Zeitperiode von 1961-1990, die zur Modellierung genutzten Vorkommensdaten

stammen allerdings aus dem Jahr 2012. Dies könnte ebenfalls zu Unterschieden in der Modellschätzungen führen, da die verwendeten Vorkommensdaten des vierten Projekts IV im Vergleich dazu, wie auch die Umweltvariablen, hauptsächlich aus der Zeit zwischen 1950-2000 stammen.

Neben der Qualität der Vorkommensdaten können auch die Umweltvariablen einen Ausgangspunkt für Modellunsicherheiten darstellen, beispielsweise, weil diese für verschiedene räumliche Ebenen eine unterschiedliche starke Aussagekraft haben.

Bei der Modellierung wurde daher darauf geachtet, dass die genutzten erklärenden Klimavariablen auch über eine große Aussagekraft auf der jeweils betrachteten räumlichen Ebene, beispielsweise kontinental (II-IV) oder national (I), verfügen (s. Abb. 5). Umweltvariablen wie die Bodenbeschaffenheit oder Landnutzung wurden in den Projekten dieser Arbeit nicht miteinbezogen, da diese stärker auf kleineren räumlichen Ebenen wirken (Mackey und Lindenmayer 2001; Franklin 2009; Wiens et al. 2009; Peterson et al. 2011). Des Weiteren wurde in Projekt II die Modellschätzung mit zwei verschiedenen Sets der Umweltvariablen verglichen. Beide zeigen jedoch ähnliche Modellierungsergebnisse für *Aedes albopictus*, was trotz leicht unterschiedlicher Variablen, auf eine robuste Modellierung hindeutet.

Neben den auf den Daten basierenden Unsicherheiten sollten auch die, der Modellierung unterliegenden Modellannahmen beim Interpretieren der Ergebnisse beachtet werden. Unter der Habitatsättigungsannahme kommt eine Art überall dort vor, wo geeignete Bedingungen vorliegen und fehlt ansonsten (s. Kap. 3.3.3). In diesem Zusammenhang würde eine Ausbreitungslimitierung eine Verletzung der Annahme darstellen. Insbesondere bei den invasiven Stechmückenarten, *Ae. albopictus* und *Ae. japonicus*, könnte die Annahme daher verletzt sein, da die Habitatsättigung dieser Arten gerade in kürzlich eingebrachten Gebieten wahrscheinlich wenig zutrifft (Franklin 2009; Fernández und Hamilton 2015). Insbesondere bei *Ae. japonicus* könnten die stark getrennten Einzelpopulationen in Europa darauf hinweisen, dass die Art sich gerade noch in ihrer Ausbreitungsphase befindet. Im Allgemeinen wird dennoch angenommen, dass besonders mobile und ausbreitungsstarke Arten sich dem Gleichgewichtszustand besser annähern können (Pearson 2010). Um diese Unsicherheit des Modells zu überprüfen, sollte die Ausbreitung der Arten durch ein regelmäßiges und dauerhaftes Monitoring überwacht werden.

Der Nischenkonservatismus stellt neben der Habitatsättigungsannahme eine wichtige Grundannahme in der Nischenmodellierung dar (s. Kap. 3.3.3.). Darin wird vermutet, dass die Nischen der Arten sich nicht verändern, d.h. dass sich Arten nicht an neue klimatische Bedingungen anpassen können. Vor diesem Hintergrund können die modellierten Verluste geeigneter Habitate einiger Arten (III und IV), wie beispielsweise *Ae. japonicus*, *P. ariasi* und *P. mascittii*, relativiert werden. Kommt es durch Anpassungen der Arten zu einer Veränderung der Nische, gleicht dies den Habitatverlust möglicherweise aus.

Die Annahme steht gerade mit der hohen Anpassungsfähigkeit der untersuchten Stechmückenarten in Konflikt. Die Asiatische Tigermücke *Ae. albopictus* verfügt beispielsweise über eine hohe ökologische Plastizität (ökologische Anpassungsfähigkeit) und kann sich daher, vermutlich durch schnelle Anpassungen, an eine Vielzahl von Umweltbedingungen adaptieren (Paupy et al. 2009). Ein Beispiel für eine solche Anpassung stellt vermutlich die bei Kreß et al. 2016 gefundene Kälteakklimatisation der Eier von *Ae. albopictus* dar. Die Autoren konnten dabei eine veränderte Eihülle zwischen diapausierenden und nicht diapausierenden Eiern nachweisen.

Andere Unsicherheiten bzw. Unterschiede bei den Modellierungsergebnissen sind auf die verwendeten Modellierungsalgorithmen zurückzuführen. Generell kann man sagen, dass es nicht einen universell anwendbaren Algorithmus gibt, der für alle Studien und Datensätze die besten Ergebnisse liefert (Escobar und Craft 2016). Jedoch sind sowohl der MaxEnt-Algorithmus aus den Projekten I und II als auch die Verwendung eines Konsensus-Modells aus mehreren Modellierungsalgorithmen (III und IV) etablierte Methoden innerhalb der ökologischen Nischenmodellierung (Elith et al. 2006; Araújo und New 2007; Phillips und Dudík 2008; Franklin 2009; Marmion et al. 2009; Peterson et al. 2011). Der MaxEnt-Algorithmus basiert auf reinen Vorkommensdaten und benötigt daher keine Angaben darüber, wo die Art abwesend ist. Aus diesem Grund eignet sich der Algorithmus gerade auch für invasive Arten mit fehlenden oder unklaren Abwesenheitsnachweisen. Vergleichend dazu nutzen die Modellierungsstudien von Roiz et al. 2011 und Caminade et al. 2012 Algorithmen zur Modellierung von *Ae. albopictus* (logistischen Regression bzw. Overlay-Analyse), die auch auf Abwesenheitsnachweisen beruhen. Zwar kann das Vorkommen einer Art bei einem Monitoring ziemlich verlässlich (mit Ausnahme einer falschen Identifikation) belegt werden, die Abwesenheit dagegen erweist sich in diesem Hinblick als schwierig

(Franklin 2009; Peterson et al. 2011). Als Gründe können, die schlechte Nachweisbarkeit einer Art oder im Falle von saisonal vorkommenden Organismen, das lediglich zeitweise Vorhandensein der Art an einer untersuchten Stelle, angeführt werden. Falsche Abwesenheitsnachweise führen in diesem Hinblick zu einer Schwächung der Modellgenauigkeit.

Konsensus-Modelle haben den Vorteil, dass sie aus mehreren verschiedenen Algorithmen bestehen. Die Unsicherheiten einzelner Algorithmen treten dabei in der Masse zurück und sie ergeben damit eine robustere Modellabschätzung (Marmion et al. 2009). Aufgrund dessen wurde dieser Ansatz in den letzten beiden Projekten (III und IV) angewendet. Diese Methode wurde bisher nicht zur Modellierung dieser Arten verwendet. Autoren, wie beispielsweise Sillero 2011, kritisieren diesen Ansatz jedoch, da aus der Mischung verschiedener Algorithmen auch die Mischung der Beschränkungen, denen sie unterliegen, folgt.

Bei dem Vergleich der Algorithmen wird deutlich, dass beide Ansätze (MaxEnt und Konsensus-Modell) sowohl mit Vor- als auch Nachteilen behaftet sind. Es ist aber dennoch davon auszugehen, dass beide Ansätze nutzbare Modellschätzungen hervorbringen. Deutlich wird dies mit dem Vergleich der Modellierungsergebnisse der Projekte II und III, da in beiden Studien die klimatische Habitateignung für die Stechmückenart *Ae. albopictus* untersucht wird. Während die Habitateignung im zweiten Projekt (II) mit dem MaxEnt-Algorithmus bestimmt wird, basiert die Modellierung im dritten Projekt (III) hingegen auf einem Konsensus-Modell aus mehreren Algorithmen. Trotzdem zeigen beide Studien ähnliche Muster in der Habitateignung für die Art unter aktuellen Klimabedingungen. Leichte Unterschiede auf die leicht variierenden klimatischen Variablen zurückzuführen. Eine Möglichkeit zur Berücksichtigung weiterer algorithmusbedingter Unsicherheiten in der Modellschätzung kann die Anpassung des Konsensus-Modells sein. Die Schätzung dieses Modells wird vermutlich dadurch profitieren wenn nur Algorithmen, die auf reinen Vorkommensdaten beruhen, einbezogen werden.

Auch die Projektion der Modellierungsergebnisse in die Zukunft stellt eine Quelle für Unsicherheiten dar. Diese Zukunftsprojektionen sind zudem eine weitere Ursache für Unterschiede in den Modellschätzungen zwischen den im Rahmen dieser Dissertation durchgeführten Modellierungen und den weiteren genannten Studien. Dabei wurden in den Projekten (I-IV) der vorliegenden Dissertation die aktuellen Klimaszenarien, die sogenannten RCP-Szenarien, aus dem 5. IPCC Sachstandsbericht aus dem Jahr

2014 verwendet. Diese sind im Vergleich zu den früheren SRES-Szenarien weiterentwickelt und entsprechen dem aktuellen Stand der Wissenschaft (Fischer et al. 2014; IPCC 2014a; DWD 2017a; DWD 2017b). Bei diesen neueren Klimaszenarien liegt der Schwerpunkt auf der Treibhausgaskonzentration bis 2100 und dem damit verbundenen Strahlungsantrieb (s. Kap. 3.1. und 3.3.2.). Die weiteren Modellierungsstudien dagegen nutzen entweder keine oder lediglich die älteren SRES-Klimaszenarien, welche auf die anthropogenen Emissionen von Treibhausgasen basieren. Diese Szenarien stammen aus dem 4. IPCC Sachstandsbericht aus dem Jahr 2007 und repräsentieren daher eher den Stand der Wissenschaft aus dem Jahr 2000 (IPCC 2007a; IPCC 2007b; DWD 2017b).

Ferner wurden in den Projekten (I-IV) alle vier verfügbaren RCP-Szenarien genutzt, um dabei eine möglichst große Bandbreite abzudecken. Die übrigen Modellierungsstudien beschränkten sich dagegen meist auf ein oder zwei Klimaszenarien. Darunter die SRES-Szenarium A1B (Fischer et al. 2010; Fischer et al. 2011a; Fischer et al. 2011b; Caminade et al. 2012; Haeberlein et al. 2013; Trajer et al. 2013), A2 (Roiz et al. 2011; Fischer et al. 2010) und B1 (Fischer et al. 2011b). Während A1B, mit der Stärke der angenommenen Klimaerwärmung zwischen den RCP 6.0 und RCP 8.5 anzusiedeln ist, handelt es sich bei dem SRES A2 um ein Klimaszenarium, welches dem RCP 8.5 Szenarium in der erwarteten Klimaerwärmung entspricht. Das B1-Szenarium hingegen entspricht eher dem heutigen RCP 4.5 mit einem mittleren Strahlungsantrieb (s. Tab. 3). Die mit Hilfe der SRES-Klimaszenarien ermittelten Ergebnisse der modellierten Habitategignung können, wie auch die Klimaszenarien, den Szenarien entsprechend eingeordnet werden.

Des Weiteren können auch Faktoren, wie die in den Studien betrachteten Zeitperioden sowie unzureichend in die Modellierung einbezogene Faktoren, zu Abweichungen in den Schätzungen der Modelle führen. Studien, wie Fischer et al. 2011a, Fischer et al. 2011b, Haeberlein et al. 2013 und Trajer et al. 2013, betrachten Zeiträume, die nur teilweise oder sogar gar nicht von den Ergebnissen des jeweiligen Projektes abgedeckt werden. So untersucht Fischer et al. 2011b beispielsweise die potenziell zukünftige Habitategignung für Sandmücken in den Zeitperioden 2011-2040, 2041-2070 und 2070-2100, welche hingegen im vierten Projekt (IV) stattdessen zwischen 2021-2040, 2041-2060 und 2061-2080 analysiert wird, was eine Gegenüberstellung der Ergebnisse deutlich erschwert.

Zusammenfassend lässt sich aber sagen, dass die Modelle der einzelnen Projekte (I-IV) eine robuste und plausible Schätzung, der für die Arten geeigneten Gebiete vornehmen, insbesondere weil darin die aktuellen Vorkommensdaten gut widerspiegelt sind. Des Weiteren stimmen die Ergebnisse trotz bestehender methodischer Unterschiede gut mit den Modellierungsergebnissen anderer Studien überein. Dies untermauert zudem die Robustheit und Aussagekraft der hier entwickelten Modelle. Dennoch handelt es sich bei den hier entwickelten Modellen lediglich um begründete Vermutungen, die auf Annahmen über zukünftige Entwicklungen basieren, wie beispielsweise der zukünftigen Zusammensetzung der Energiegewinnung oder dem Bevölkerungswachstum. Aufgrund dieser unvorhersehbaren Faktoren sind Modellierungen immer mit gewissen Unsicherheiten behaftet und dürfen nicht als unveränderliche Aussagen gewertet werden.

### **5.3. Medizinische Bedeutung einer Ausbreitung der untersuchten Vektoren**

Damit es zu einer Übertragung bzw. einem Ausbruch einer vektorübertragenen Infektionskrankheit kommen kann, müssen verschiedene Bedingungen erfüllt sein. Zu diesen Bedingungen zählt unter anderem das Vorhandensein eines kompetenten Vektors in ausreichender Menge. Um dies zu gewährleisten, muss der Vektor in einem Gebiet geeignete Bedingungen zur eigenen Entwicklung, zum Überleben sowie zur Reproduktion vorfinden. Findet eine Art solche Bedingungen dauerhaft vor und kann sich dort mehrfach fortpflanzen (mindestens drei Generationen), gilt sie dort als etabliert (Becker 2014a).

Die Modellierungsergebnisse der Projekte I, III und IV zeigen deutlich, dass zukünftig mehr Vektoren klimatisch geeignete Gebiete in Europa finden werden und sich potenziell dort etablieren können. Bisher sind viele der thermophilen Vektoren, wie beispielsweise die Asiatische Tigermücke *Ae. albopictus* (II) noch stark von der Temperatur in ihrer Verbreitung limitiert. Neben den Studien dieser Dissertation erwarten weitere Studien eine Ausbreitung verschiedener Vektoren, wie beispielsweise Gnizen, Stechmücken und Zecken, in nördliche Richtung (Fischer et al. 2011c; Kahl und Dautel 2014; Lühken et al. 2014). Damit müssen sich auch Gebiete mit derzeit gemäßigttem Klima (z. B. Europa und Nordamerika) in Zukunft neuen und wichtigen infektionsbezogenen Herausforderungen stellen (Cramer 2014). Besondere Aufmerksamkeit sollte den Vektorarten zufallen, die bereits in Mitteleuropa etabliert



sind: darunter fallen die Asiatische Buschmücke *Ae. japonicus*, die sich nach einer erfolgreichen Etablierung in Nordamerika auch in Europa etablieren konnte (Schneider 2011; ECDC 2017c) und Sandmückenarten wie *P. mascittii* in Mitteleuropa (Naucke und Schmitt 2003; Obwaller et al. 2016). Alle in dieser Dissertation betrachteten Vektoren sind in der Lage, humanpathogene Krankheitserreger zu übertragen (s. Kap. 3.2.1 und 3.2.2.) (Paupy et al. 2009; Becker et al. 2011; Medlock et al. 2014). Sandmücken sind in der Lage Sandmücken-Fieber, vesikuläre Stomatitis (Bläschenentzündung) sowie die durch einzellige Parasiten ausgelöste Leishmaniose zu übertragen (Gubler 2009). Im Vergleich dazu sind Stechmücken, wie die hier untersuchten *Aedes*-Arten, in der Lage verschiedene Viren (z. B. Chikungunya, Dengue- und Gelfieber-Virus), sowie Filarien (z. B. *Wuchereria bancrofti*) zu übertragen (Gubler 2009).

Im Vergleich zu *Ae. albopictus* gilt *Ae. japonicus* zwar auch als kompetenter Vektor für eine Vielzahl von humanpathogenen Krankheitserregern, jedoch erfolgte ein großer Teil der Nachweise lediglich unter Laborbedingungen, die Vektorkompetenz der Art für diese Erreger im Freiland ist hingegen noch nicht belegt (Huber et al. 2014a). Kürzlich konnte anhand von Infektionsexperimenten im Labor zudem gezeigt werden, dass die deutsche *Ae. japonicus* Population aus Baden-Württemberg vermutlich nicht in der Lage ist, sich mit dem West-Nil-Virus zu infizieren (Huber et al. 2014a). Jedoch wurden in den letzten Jahren weitere Populationen der Art gefunden, die sich genetisch von der Population aus Baden-Württemberg unterscheiden und daher gegebenenfalls auch für andere Erreger vektorkompetent sein könnten. Außerdem gibt es auch heimische vektorkompetente Arten in Deutschland, darunter beispielsweise die Arten des *Culex pipiens*-Komplexes. Diese konnten in einer Vektorkompetenzstudie etwa als potenzieller Überträger des West-Nil-Virus identifiziert werden, wobei höhere Temperaturen die Übertragung begünstigen (Vogels et al. 2017).

Das Vorhandensein eines kompetenten Vektors stellt zwar für die Ausbruch einer solchen Infektionskrankheit eine unerlässliche Voraussetzung dar (Gratz 1999; Medlock et al. 2012; Avšič-Županc 2013), aber daneben ist auch das Vorkommen des Erregers, welcher die Krankheit auslöst, entscheidend (Cramer 2014). Da auch die Verbreitung der Erreger durch die Klimabedingungen beeinflusst wird, ist es nachvollziehbar, dass der Klimawandel das Risiko birgt, die Erreger und damit auch die Krankheiten in neue Gebiete zu verschieben (Cramer 2014). Trotz der erwarteten Verschleppung der Erreger nach Mitteleuropa ist die Vektorkompetenz heimischer und

bereits etablierter Vektorarten bisher nur unzureichend untersucht. Daher ist es empfehlenswert, diese Vektorkompetenz heimischer und etablierter Vektoren umgehend zu erforschen. Ein Beispiel dafür ist die Vektorkompetenz der Sandmücke *P. mascittii*, welche bisher lediglich als stark mutmaßlicher Vektor der Leishmaniose gilt (Obwaller et al. 2016). Abgesehen von der Verbreitung des Erregers ist auch dessen Entwicklung temperaturabhängig, weshalb die Inkubationsperiode, durch Temperaturveränderungen ebenfalls beeinflusst wird. Die Inkubationsperiode bezeichnet die Zeit, in der sich der Arbovirus oder Parasit nach der Aufnahme der Blutmahlzeit im Vektor entwickelt, um weiter übertragen werden zu können (Pfeffer und Dobler 2014).

Auch das Vorhandensein passender Reservoirwirte hat einen Einfluss auf einen Ausbruch einer solchen Krankheit, da diese Wirte geeignete Überlebensbedingungen für das Pathogen bereitstellen, damit weitere Vektoren die Erreger aufnehmen können. Bei vielen durch Stechmücken vermittelten Arboviren (z. B. dem West-Nil oder dem Usutu-Virus) gelten Vögel als wichtige Reservoirwirte. Dabei können insbesondere durch Zugvögel diese Erreger in neue Gebiete eingeschleppt und dort auf den Menschen übertragen werden (Bairlein und Metzger 2014). Im Falle der durch Sandmücken übertragenen Leishmaniose, stellen Nagetiere sowie Hunde wichtige Reservoirwirte dar (Gubler 2009; Garms 2014; Navea-Pérez et al. 2015; Obwaller et al. 2016). Dies birgt ein hohes Risiko, da es sich bei Nagern, wie beispielsweise der Hausratte (*Rattus rattus*) und der Hausmaus (*Mus musculus*), um weit verbreitete, kulturfolgende Arten handelt (Navea-Pérez et al. 2015). Hunde sind als Reservoirwirte ebenfalls von besonderer Bedeutung. Einerseits werden derzeit regelmäßig Hunde von Hilfsorganisationen aus Gebieten mit hohen Leishmaniose-Infektionsraten (z. B. Südeuropa) nach Mitteleuropa eingeführt, andererseits begünstigen zunehmende Reiseaktivitäten von Menschen mit ihren Hunden in Leishmaniose-Gebiete die Ausbreitung des Erregers (Maroli et al. 2008; Ready 2010). Es gilt daher als wahrscheinlich, dass südeuropäische *Leishmania*-Arten, wie *Leishmania infantum*, zukünftig auch in Mittel- und Nordeuropa vorkommen können. Eine zusätzliche Einschleppung anderer *Leishmania*-Arten (z. B. *L. braziliensis* oder *L. mexicana*) gilt aber aufgrund fehlender kompetenter Vektorarten sowie Reservoirwirte als unwahrscheinlich (Ready 2010).

Neben der Zunahme der Leishmaniose wird auch mit einer Zunahme von den mit Stechmücken assoziierten Krankheiten, wie beispielsweise dem Chikungunya-,

Dengue- oder West-Nil-Fieber, insbesondere Mitteleuropa, gerechnet (Cramer 2014). Derzeit herrschen bereits günstige Bedingungen für einige durch Stechmücken übertragene Krankheiten in Südeuropa. Dort kam es bereits gelegentlich zu regionalen autochthonen Epidemien, wie beispielsweise von Chikungunya in 2007 in Italien oder Dengue in 2010 an der Côte d'Azur (Tomasello und Schlangenhaut 2013; Cramer 2014). Es wird angenommen, dass die weitere Ausbreitung der Pathogene zu einem großen Teil von der Ausbreitung der kompetenten Vektoren, wie beispielsweise *Ae. albopictus*, abhängt (Cramer 2014).

Zur Abschätzung von Krankheitsausbrüchen in der Zukunft ist es außerdem empfehlenswert weitere essentielle Faktoren, wie beispielsweise Angaben zur landestypischen Gesundheitsversorgung oder der Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Krankheitsepidemien, mit in die Risikoanalysen einzubeziehen. Einen Ansatz hierfür liefern Brady et al. in 2012 zur Risikoabschätzung von Dengue mit der Einbeziehung von Ausgaben des öffentlichen Gesundheitswesens pro Kopf und Angaben zum Auftreten der Krankheit basierend auf wichtigen Gesundheitsorganisationen (z. B. Weltgesundheitsorganisation WHO oder den Zentren für Krankheitskontrolle und Prävention CDC).

### **5.4. Schlussfolgerungen und Ausblick**

Auf der ganzen Welt sind Stech- und Sandmücken als wichtige krankheitsübertragende Vektoren bekannt. Der fortschreitende Klimawandel bietet insbesondere den wärmeliebenden Vektorarten aus tropischen und subtropischen Gebieten die Möglichkeit, sich auszubreiten und in neuen Gebieten zu etablieren. Zudem wird eine Ausbreitung durch den globalen Handel und Tourismus weiter gefördert. Obwohl Vektoren eine hohe medizinische Relevanz haben, sind die potenziellen Auswirkungen des Klimawandels auf ihre Verbreitung nur unzureichend untersucht. In der vorliegenden Arbeit ist eine weitreichende Untersuchung dieser Thematik für eine Vielzahl an Vektorarten erfolgt. Anhand der Ergebnisse wird die Notwendigkeit deutlich, die Verbreitung und die potenzielle Ausbreitung dieser Vektoren zu überwachen. Die hier gewonnenen Ergebnisse schätzen einen Zuwachs klimatisch geeigneter Gebiete für viele der Vektoren. Sie können genutzt werden, um Überwachungsprogramme zu verbessern, da die als klimatisch geeigneten modellierten Gebiete Areale mit einem hohen Etablierungspotenzial der Vektorarten darstellen.

Im Vergleich zu den hier genutzten korrelativen Modellen setzen mechanistische Modellansätze gute Kenntnisse über die ökologische Nische einer Art voraus. Diese Kenntnisse müssen, falls nicht vorhanden, zunächst in aufwendigen Experimenten, zum Beispiel Klimakammerexperimenten, bestimmt werden. Generell sind diese Ansätze bisher aufgrund des fehlenden Wissens über die Bedürfnisse der Arten und der nicht möglichen Züchtung mancher Arten im Labor jedoch noch selten. Sie könnten aber eine gute Möglichkeit darstellen um korrelative Modelle damit zu validieren und die Ergebnisse zu vergleichen. Außerdem können in mechanistische Modellansätze, in der statistischen Modellierung eher ungeachtet Faktoren, wie Konkurrenz, besser einbezogen werden. Solche vernachlässigten Faktoren sollten getestet werden, da sie die Ausbreitung potenziell einschränken können. Ähnlich verhält es sich mit der Einbeziehung der Ausbreitungsfähigkeit der Vektorarten in die Modelle. Dadurch können noch realistischere Modellschätzungen erzielt werden. Auch die Verwendung von Konsensus-Modellen, welche im Vergleich zu Einzelalgorithmen robustere Schätzungen liefern, kann von der ausschließlichen Verwendung von Algorithmen, die auf Vorkommensnachweisen basieren, profitieren.

Zusätzlich zu den neu einwandernden Arten sollten die in Europa bereits heimischen Arten (z. B. die Arten des *Culex pipiens*-Komplexes) intensiv auf ihre Vektorkompetenz untersucht werden, da diese ebenfalls bei vorhandener Vektorkompetenz und Vorhandensein des Erregers zu einem erhöhten Infektionsrisikobeitragen könnten. In diesem Zusammenhang sollte auch die Ausbreitung der Erreger, wie beispielsweise des West-Nil oder des Usutu-Virus, im Fokus zukünftiger Forschung stehen, da mit deren Verschleppung erst Ausbrüche der Krankheit möglich werden. Ferner wäre es sinnvoll, die Wirtspräferenzen sowie die vorhandenen Reservoirwirte (wie beispielsweise Hunde und Vögel) näher zu betrachten, um frühzeitige Übertragungen der Infektionskrankheiten zu verhindern.

Abschließend lässt sich sagen, dass die hier genutzten korrelativen Nischenmodelle trotz ihrer Einschränkungen und Verbesserungen eine robuste und kostengünstige Möglichkeit darstellen, Gebiete mit einer hohen Habitataignung zu identifizieren und die Auswirkungen des Klimawandels abzuschätzen. Die gezeigten Methoden sollten daher auch zur Abschätzung der Ausbreitung weiterer Vektorarten eingesetzt werden, um identifizierte Gebiete die in Zukunft geeignete Bedingungen für eine Art bieten rechtzeitig beproben zu können und einer Ausbreitung und Etablierung entgegenzuwirken.

## 6. Literaturverzeichnis

- Adhami J, Reiter P (1998) Introduction and establishment of *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skuse (Diptera: Culicidae) in Albania. *Journal of the American Mosquito Control Association* 14 (3): 340-343.
- Adler S, Theodor O, Lourie EM (1930) On sandflies from Persia and Palestine. *Bulletin of Entomological Research* 21: 529-539.
- Akhoundi M, Kuhls K, Cannet A, Votýpka J, Marty P, Delaunay P, Sereno D (2016) A historical overview of the classification, evolution, and dispersion of *Leishmania* parasites and sandflies. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 10 (3): e0004349.
- Alkan C, Bichaud L, de Lamballerie X, Alten B, Gould E, Charrel RN (2013) Sandfly-borne phleboviruses of Eurasia and Africa: epidemiology, genetic diversity, geographic range, control measures. *Antiviral Research* 100 (1): 54–74.
- Al-Zahrani MA, Peters W, Evans DA, Ching Chin I, Smith V, Lane RP (1988) *Phlebotomus sergenti*, a vector of *Leishmania tropica* in Saudi Arabia. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 82: 416.
- AMCA (2014) American Mosquito Control Association. Mosquito life cycle. Internet: <http://www.mosquito.org/page/lifecycle> (aufgerufen am 29.05.2017).
- Antoniou M, Gramiccia M, Molina R, Dvorak V, Volf P (2013) The role of indigenous phlebotomine sandflies and mammals in the spreading of leishmaniasis agents in the Mediterranean region. *Eurosurveillance* 18 (30): 1-8.
- Aranda C, Eritja R, Roiz D (2006) First record and establishment of the mosquito *Aedes albopictus* in Spain. *Medical and Veterinary Entomology* 20 (1): 150-152.
- Aransay AM, Testa JM, Morillas-Marquez F, Lucientes J, Ready PD (2004) Distribution of sandfly species in relation to canine leishmaniasis from the Ebro Valley to Valencia, northeastern Spain. *Parasitology Research* 94 (6): 416-420.
- Araújo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M (2005) Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11: 1504-1513.
- Araújo MB, New M (2007) Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22 (1): 42-47.
- Armistead JS, Arias JR, Nishimura N, Lounibos LP (2008) Interspecific larval competition between *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae) in Northern Virginia. *Journal of Medical Entomology* 45 (4): 629-37.
- Armistead JS, Nishimura N, Arias JR, Lounibos PL (2012) Community ecology of container mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Virginia following invasion by *Aedes japonicus*. *Journal of Medical Entomology* 49 (6): 1318-1327.
- Aspöck H, Gerersdorfer T, Formayer H, Walochnik J (2008) Sandflies and sandfly-borne infections of humans in Central Europe in the light of climate change. *Wiener Klinische Wochenschrift* 120: 24-29.

- Avšič-Županc T (2013) Mosquito-borne diseases - a new threat to Europe? *Clinical Microbiology and Infection* 19 (8): 683-684.
- Bairlein F, Metzger B (2014) Klimawandel, Zugvögel und ihre Rolle bei der Übertragung der Verbreitung von Infektionskrankheiten - zunehmende "Gefahr" in Zeiten klimatischer Veränderung? In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) *Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen*. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 3.2.9, 384 Seiten.
- Becker N (2008) Influence of climate change on mosquito development and mosquito-borne diseases in Europe. *Parasitology Research* 103: 19-28.
- Becker N, Petrič D, Zgomba M, Boase C, Dahl C, Lane J, Kaiser A (2010) Mosquitos and their control. Springer-Verlag, Heidelberg, 2. Auflage, 577 Seiten.
- Becker N, Huber K, Pluskota B, Kaiser A (2011) *Ochlerotatus japonicus japonicus* - a newly established neozoon in Germany and a revised list of the German mosquito fauna. *European Mosquito Bulletin* 29: 88-102.
- Becker N, Geier M, Balczun C, Bradersen U, Huber K, Kiel E, Krueger A, Luehken R, Orendt C, Plenge-Boenig A, Rose A, Schaub GA, Tannich E (2013) Repeated introduction of *Aedes albopictus* into Germany, July to October 2012. *Parasitology Research* 112 (4): 1787-1790.
- Becker N, Jöst A, Storch V (2014a) Neue Arten als Vektoren: die Invasion der Stechmücken. *Biologie Unserer Zeit* 6 (44): 400-408.
- Becker N, Krüger A, Kuhn C, Plenge-Bönig A, Thomas SM, Schmidt-Chanasit J, Tannich E (2014b) Stechmücken als Überträger exotischer Krankheitserreger in Deutschland. *Bundesgesundheitsblatt - Gesundheitsforschung - Gesundheitsschutz*, 57 (5): 531-540.
- Becker N (2014c) Die Stechmückenfauna Deutschlands im Wandel der Zeit - Stechmücken als Indikatoren für Klimaveränderung. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) *Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen*. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 3.2.7, 384 Seiten.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) *Ecology - from individuals to ecosystem*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford & Carlton, 4. Auflage, 750 Seiten.
- Beierkuhnlein C (2007) *Biogeographie*. Ulmer UTB, Stuttgart, 1. Auflage, 400 Seiten.
- Bellini R, Albieri A, Balestrino F, Carrieri M, Porretta D, Urbanelli S, Calvitti M, Morretti R, Maini S (2010) Dispersal and survival of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) males in Italian urban areas and significance for sterile insect technique application. *Journal of Medical Entomology* 47 (6): 1082-1091.
- Benedict MQ, Levine RS, Hawley WA, Lounibos LP (2007) Spread of the tiger: global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 7 (1): 76-85.

- Bettini S, Gramiccia M, Gradoni L, Atzeni MC (1986) Leishmaniasis in sardinia: II. Natural infection of *Phlebotomus perniciosus* Newstead, 1911, by *Leishmania infantum* Nicolle, 1908, in the province of Cagliari. Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene 80 (3): 458-459.
- Boenigk J, Wodniok S (2014) Biodiversität und Erdgeschichte. Springer Verlag, Berlin Heidelberg, Auflage 2014, 401 Seiten.
- Boes KE, Ribeiro JMC, Wong A, Harrington LC, Wolfner MF, Sirot L (2014) Identification and characterization of seminal fluid proteins in the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*. PLoS Neglected Tropical Diseases 8 (6): 1-14.
- Bonizzoni M, Gasperi G, Chen X, James AA (2013) The invasive mosquito species *Aedes albopictus*: current knowledge and future perspectives. Trends in Parasitology 29 (9): 460-8.
- Brady OJ, Gething PW, Bhatt S, Messina JP, Brownstein JS, Hoen AG, Moyes CL, Farlow AW, Scott TW, Hay SI (2012) Refining the global spatial limits of Dengue virus transmission by evidence-based consensus. PLoS Neglected Tropical Diseases 6 (8): e1760.
- Brady OJ, Golding N, Pigott DM, Kraemer MUG, Messina JP, Reiner Jr. RC, Scott TW, Smith DL, Gething PW (2014) Global temperature constraints on *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* persistence and competence for dengue virus transmission. Parasites & Vectors 7 (338): 1-17.
- Brown JH, Gibson AC (1983) Biogeography. The C.V. Mosby Company, St. Louis, Missouri, 2. Auflage, 643 Seiten.
- Buhagiar JA (2009) A second record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Diptera: Culicidae) in Malta. European Mosquito Bulletin 27: 65-7.
- Calzolari M (2016) Mosquito-borne diseases in Europe: an emerging public health threat. Reports in Parasitology 5: 1-12.
- Caminade C, Medlock JM, Ducheyne E, McIntyre KM, Leach S, Matthew B, Morse AP (2012) Suitability of European climate for the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*: recent trends and future scenarios. Journal of the Royal Society Interface 9 (75): 1-10.
- Caminade C, Turner J, Metelmann S, Hesson JC, Blagrove MSC, Solomon T, Morse AP, Baylis M (2017) Global risk model for vector-borne transmission of Zika virus reveals the role of El Niño 2015. Proceedings of the National Academy of Sciences 114 (1): 119-124.
- Cancrini G, Frangipane Di Regalbono A, Ricci I, Tessarin C, Gabrielli S, Pietrobelli M (2003) *Aedes albopictus* is a natural vector of *Dirofilaria immitis* in Italy. Veterinary Parasitology 118 (3-4): 195-202.
- Celli G, Bellini R, Carrieri M (1994) Survey on *Aedes albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae) infestation in Desenzano del Garda (Brescia province-Italy). Bollettino dell'Istituto di Entomologia "Guido Grandi" della Università degli Studi di Bologna 48: 211-217.

- Christodoulou V, Antoniou M, Ntais P, Messaritakis J, Ivonic V, Dedet JP, Pratlong F, Dvorak V, Tselentis Y (2012) Re-emergence of visceral and cutaneous leishmaniasis in the Greek Island of Crete. *Vector-Borne and Zoonotic Disease* 12 (3): 214-222.
- CIESIN (2017) Center for International Earth Science Information Network. Current status of vector-borne diseases around the world. Internet: <http://www.ciesin.org/TG/HH/veclev3a.html> (aufgerufen am 04.12.2017).
- Claborn DM (2010) The biology and control of leishmaniasis vectors. *Journal of Global Infectious Diseases* 2 (2): 127-134.
- Cramer JP (2014) Globale Zunahme von Tropenkrankheiten. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) *Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen*. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, Deutschland, 2. Auflage, Kap. 3.2.1, 384 Seiten.
- Cunze S, Koch LK, Kochmann J, Klimpel S (2016) *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* - two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe. *Parasites & Vectors* 9 (1): 573.
- Cunze S, Kochmann J, Koch LK, Klimpel S (2016) *Aedes albopictus* and its environmental limits in Europe. *PLoS ONE* 11 (9):e0162116.
- DAISIE (2016) Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. Internet: <http://www.europe-aliens.org/> (aufgerufen am 12.02.2016).
- Dalla Pozza G, Majori G (1992) First record of *Aedes albopictus* establishment in Italy. *Journal of the American Mosquito Control Association* 8 (3): 318-320.
- Davis MB, Shaw RG, Etterson JR (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology* 86 (7): 1704-1714.
- Deblauwe I, Demeulemeester J, De Witte J, Hendy A, Sohier C, Madder M (2015) Increased detection of *Aedes albopictus* in Belgium: no overwintering yet, but an intervention strategy is still lacking. *Parasitology Research* 114 (9): 3469-3477.
- Delatte H, Gimonneau G, Triboire A, Fontenille D (2009) Influence of temperature on immature development, survival, longevity, fecundity, and gonotrophic cycles of *Aedes albopictus*, vector of chikungunya and dengue in the Indian Ocean. *Journal of Medical Entomology* 46 (1): 33-41.
- Depaquit J, Naucke TJ, Schmitt C, Ferté H, Léger N (2005) A molecular analysis of the subgenus *Transphlebotomus* Artemiev, 1984 (*Phlebotomus*, Diptera, Phlebotomidae) inferred from ND4 mtDNA with new northern records of *Phlebotomus mascittii* Grassi, 1908. *Parasitology Research* 95 (2): 113-116.
- Depaquit J, Grandadam M, Fouque F, Andry PE, Peyrefitte C (2010) Arthropod-borne viruses transmitted by phlebotomine sandflies in Europe: a review. *Eurosurveillance* 15 (10): 1-8.



- Dobler G, Pfeffer M (2014) Bedeutung der Klimafaktoren für die Ausbreitung und Übertragung von Arbovirus-Infektionen. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 3.2.3, 384 Seiten.
- Dormann CF, Blaschke T, Lausch A, Schröder B, Söndgerath D (Hrsg.) (2004) Gütemaße für Habitatmodelle. Habitatmodelle - Methodik, Anwendung, Nutzen. Tagungsband zum Workshop vom 8.-10. Oktober 2003 am UFZ Leipzig. UFZ-Berichte 9/2004, 171 Seiten.
- DWD (2017a) Deutscher Wetterdienst. RCP-Szenarien. Internet: <https://www.dwd.de/DE/klimaumwelt/klimawandel/klimaszenarien/rcp-szenarien.html> (aufgerufen am 01.05.2017).
- DWD (2017b) Deutscher Wetterdienst. SRES-Szenarien. Internet: [https://www.dwd.de/DE/klimaumwelt/klimawandel/klimaszenarien/sres-szenarien\\_node.html](https://www.dwd.de/DE/klimaumwelt/klimawandel/klimaszenarien/sres-szenarien_node.html) (aufgerufen am 01.05.2017).
- Ebert D (2005) Ecology, epidemiology, and evolution of parasitism in *Daphnia*. National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information, Bethesda (MD), 319 Seiten. Internet: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK2036/> (aufgerufen am 05.04.2017).
- ECDC (2015a) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. *Aedes albopictus* - current known distribution in Europe, July 2015. Internet: [http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/vector-maps/Pages/VBORNET\\_maps.aspx](http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/vector-maps/Pages/VBORNET_maps.aspx) (aufgerufen 31.07.2015).
- ECDC (2015b) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. *Aedes albopictus* - factsheet for experts. Internet: <http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/mosquitoes/Pages/aedes-albopictus.aspx> (aufgerufen am 31.07.2015).
- ECDC (2016a) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. *Aedes albopictus* - factsheet for experts. Internet: <http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/mosquitoes/Pages/aedes-albopictus.aspx> (aufgerufen am 03.03.16).
- ECDC (2016b) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. Phlebotomine sand flies – factsheet for experts. Internet: <https://ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/facts/phlebotomine-sand-flies> (aufgerufen am 21.03.2016).
- ECDC (2016c) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. Plebotomine maps. Internet: [http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/vector-maps/Pages/VBORNET\\_maps\\_sandflies.aspx](http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/vector-maps/Pages/VBORNET_maps_sandflies.aspx) (aufgerufen am 21.03.2016)

- ECDC (2017a) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. Phlebotomine sand flies - Factsheet for experts. Internet: <https://ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/facts/phlebotomine-sand-flies> (aufgerufen am 20.08.2017).
- ECDC (2017b) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. *Aedes japonicus* - current known distribution in Europe, April 2017. Internet: <https://ecdc.europa.eu/en/publications-data/aedes-japonicus-current-known-distribution-europe-april-2017> (aufgerufen am 05.06.2017).
- ECDC (2017c) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. *Aedes japonicus* - current known distribution in Europe, September 2017. Internet: <https://ecdc.europa.eu/en/publications-data/aedes-japonicus-current-known-distribution-september-2017> (aufgerufen am 13.11.2017).
- ECDC (2017d) European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. *Aedes albopictus* - factsheet for experts. Internet: <https://ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/facts/mosquito-factsheets/aedes-albopictus> (aufgerufen am 20.08.2017).
- ECDC (2017e) European Centre for Disease Prevention and Control. Health Topics. Mosquito Maps. Publications & data. *Aedes albopictus* - current known distribution: September 2017. Internet: <https://ecdc.europa.eu/en/publications-data/aedes-albopictus-current-known-distribution-september-2017> (aufgerufen am 20.08.2017).
- Edwards FW (1921) A revision of the mosquitos of the Palaearctic region. Bulletin of Entomological Research 12 (3): 263-351.
- EFSA (2017) European Food Safety Authority. Vektorübertragene Krankheiten. Internet: <https://www.efsa.europa.eu/de/topics/topic/vector-borne-diseases> (aufgerufen am 23.07.2017).
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, McC Overton J, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29 (2): 129-151.
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40 (1): 677-697.
- Elith J, Kearney M, Phillips S (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1 (4): 330-342.
- Elton C (1927) *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London, 1. Auflage, 207 Seiten.

- Eritja R, Escosa R, Lucientes J, Marqués E, Molina R, Roiz D, Ruiz S (2005) Worldwide invasion of vector mosquitoes: present European distribution and challenges for Spain. *Biological Invasions* 7: 87-97.
- Escobar LE, Craft ME (2016) Advances and limitations of disease biogeography using ecological niche modeling. *Frontiers in Microbiology* 7: 1-21.
- ESRI (2014) ArcGIS Desktop: Release 10.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fernández M, Hamilton H (2015) Ecological niche transferability using invasive species as a case study. *PLoS ONE* 10 (3): 1-17.
- Fischer D, Thomas S, Stahlmann R, Beierkuhnlein C (2009) Der Klimawandel als Herausforderung für biogeographische Analysen von Krankheitsvektoren - Szenarien für Bayern. In: Strobl J (Hrsg.) *Angewandte Geoinformatik 2009: Beiträge zum 21. AGIT-Symposium Salzburg*. Heidelberg, 1. Auflage, Seiten 208-217.
- Fischer D, Thomas SM, Beierkuhnlein C (2010) Temperature-derived potential for the establishment of phlebotomine sandflies and visceral leishmaniasis in Germany. *Geospatial Health* 5 (1): 59-69.
- Fischer D, Thomas SM, Niemitz F, Reineking B, Beierkuhnlein C (2011a) Projection of climatic suitability for *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae) in Europe under climate change conditions. *Global and Planetary Change* 78 (1-2): 54-64.
- Fischer D, Moeller P, Thomas SM, Naucke TJ, Beierkuhnlein C (2011b) Combining climatic projections and dispersal ability: a method for estimating the responses of sandfly vector species to climate change. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 5 (11): 1-13.
- Fischer D, Thomas SM, Beierkuhnlein C (2011c) Modelling climatic suitability and dispersal for disease vectors: the example of a phlebotomine sandfly in Europe. *Procedia Environmental Sciences* 7: 164-169.
- Fischer D, Thomas SM, Neteler M, Tjaden NB, Beierkuhnlein C (2014) Climatic suitability of *Aedes albopictus* in Europe referring to climate change projections: comparison of mechanistic and correlative niche modelling approaches. *Eurosurveillance* 19 (6): 1-13.
- Franks SJ, Sim S, Weis AE (2007) Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 1278-1282.
- Franklin J (2009) *Mapping species distributions. Spatial interference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge, 1. Auflage, 340 Seiten.
- Gálvez R, Descalzo MA, Miró G, Jiménez MI, Martín O, Dos Santos-Brandao F, Guerrero I, Cubero E, Molina R (2010) Seasonal trends and spatial relations between environmental/meteorological factors and leishmaniosis sand fly vector abundances in Central Spain. *Acta Tropica* 115 (1-2): 95-102.

- Garms R (2014) Tropenmedizinisch relevante Insekten. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 3.2.5, 384 Seiten.
- Gerten D (2014) Klimawandel und Verschiebung der Vegetationszonen. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 2.8, 384 Seiten.
- Giatropoulos A, Emmanouel N, Koliopoulos G, Michaelakis A (2012) A study on distribution and seasonal abundance of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) population in Athens, Greece. *Journal of Medical Entomology* 49 (2): 262-269.
- Gjenero-Margan I, Aleraj B, Krajcar D, Lesnikar V, Klobučar A, Pem-Novosel I, Kurečić-Filipović S, Komparak S, Martić R, Duričić S, Betica-Radić L, Okmadžić J, Vilibić-Čavlek T, Babić-Erceg A, Turković B, Avšić-Županc T, Radić I, Ljubić M, Šarac K, Benić N; Mlinarić-Galinović G (2011) Autochthonous dengue fever in Croatia, August - September 2010. *Eurosurveillance* 16 (9): 1-4.
- Goater TM, Goater CP, Esch GW (2014) Parasitism - the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, Cambridge, 2. Auflage, 524 Seiten.
- Gordon H, O'Farrell S, Collier M, Dix M, Rotstayn L, Kowalczyk E, Hirst T, Watterson I (2010) The CSIRO Mk3.5 Climate Model. CAWCR Technical Report, Ausgabe 21. Aspendale: CSIRO Marine and Atmospheric Research, 74 Seiten.
- Goubert C, Minard G, Vieira C, Boulesteix M (2016) Population genetics of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*, an invasive vector of human diseases. *Heredity* 117 (3): 125-134.
- Gould EA, Gallian P, De Lamballerie X, Charrel RN (2010) First cases of autochthonous dengue fever and chikungunya fever in France: from bad dream to reality! *Clinical Microbiology and Infection* 16 (12): 1702-1704.
- Grassi GB (1908) Intorno ad un Nuovo flebotomo. *Atti della Reale Accademia dei Lincei Rendiconti (Serie 5)* 17: 681-682.
- Gratz NG (1999) Emerging and resurging vector-borne diseases. *Annual Review of Entomology* 44 (1): 51-75.
- Grim DC, Jackson BT, Paulson SL (2007) Abundance and bionomics of *Ochlerotatus j. japonicus* in two counties in southwestern Virginia. *Journal of the American Mosquito Control Association* 23 (3): 259-263.
- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk* 34 (4): 427-433.
- Guan LR, Xu YX, Li BS, Dong J (1986) The role of *Phlebotomus alexandri* Sinton, 1928 in the transmission of kala-azar. *Bulletin of the World Health Organization* 64 (1): 107-112.

- Gubler DJ (2009) Vector-borne diseases. Report of an informal expert consultation, SEARO 28 (2): 1-31.
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- Gulivard E, Gallego M, Fisa R, Rispaill P, Pratlong F, Martinez-Ortega E, Gallego J, Rioux JA (1996) Infestation naturelle de *Phlebotomus ariasi* et *Phlebotomus perniciosus* (Diptera-Psychodidae) par *Leishmania infantum* (Kinetoplastida-Trypanosomatidae) en Catalogne (Espagne). *Parasite* 3: 191-192.
- Haeberlein S, Fischer D, Thomas SM, Schleicher U, Bogdan C, Beierkuhnlein C, (2013) First assessment for the presence of phlebotomine vectors in Bavaria, Southern Germany, by combined distribution modeling and field surveys. *PLoS ONE* 8 (11): 1-7.
- Hannah L (2011) *Climate change biology*. Academic Press, Amsterdam, 1. Auflage, 400 Seiten.
- Harbach RE (2015) Mosquito taxonomic inventory. Internet: <http://mosquito-taxonomic-inventory.info/simpletaxonomy/term/6065> (aufgerufen am 20.07.16).
- Heikkinen RK, Luoto M, Araújo MB, Virkkala R, Thuiller W, Sykes MT (2006) Methods and uncertainties in bioclimatic envelope modelling under climate change. *Progress in Physical Geography* 30 (6): 751-777.
- Hernández PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- Hiepe T, Lucius R, Gottstein B (Hrsg.) (2006) *Allgemeine Parasitologie: Mit den Grundzügen der Immunologie, Diagnostik und Bekämpfung*. MVS Medizinverlage Stuttgart GmbH & Co. KG, Stuttgart, 1. Auflage, 477 Seiten.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25 (15): 1965-1978.
- Hijmans RJ, Graham CH (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12 (12): 2272-2281.
- Hijmans RJ, Cameron S, Parra J, Jones P, Jarvis A, Richardson K (2016) *WorldClim - global climate data*. Internet: <http://www.worldclim.org/version1> (aufgerufen am 05.01.2016).
- Honório NA, da Costa Silva W, Leite PJ, Gonçalves JM, Lounibos LP, Lourenço-de-Oliveira R (2003) Dispersal of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in an urban endemic dengue area in the State of Rio de Janeiro, Brazilian *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (2): 191-198.

- Huber K, Pluskota B, Jöst A, Hoffmann K, Becker N (2012) Status of the invasive species *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in southwest Germany in 2011. *Journal of Vector Ecology* 37 (2): 462-465.
- Huber K, Jansen S, Leggewie M, Badusche M, Schmidt-Chanasit J, Becker N, Tannich E, Becker SC (2014a) *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) from Germany have vector competence for Japan encephalitis virus but are refractory to infection with West Nile virus. *Parasitology Research* 113 (9): 3195-3199.
- Huber K, Schuldt K, Rudolf M, Marklewitz M, Fonseca DM, Kaufmann C, Tsuda Y, Junglen S (2014b) Distribution and genetic structure of *Aedes japonicus japonicus* populations (Diptera. Culicidae) in Germany. *Parasitology Research* 113 (9): 3201-10.
- Hutchinson GE (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Ibáñez-Justicia A, Kampen H, Braks M, Schaffner F, Steeghs M, Werner D, Zielke D, Den Hartog W, Brooks M, Dik M, van de Vossenberg B, Scholte, EJ (2014) First report of established population of *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera, Culicidae) in the Netherlands. *Journal of the European Mosquito Control Association* 32: 9-13.
- IPCC (2007a) Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report (AR4) of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [(Hrsg.) Core Writing Team, Pachauri RK and Reisinger A]. IPCC, Genf, Schweiz, 104 Seiten.
- IPCC (2007b) Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate change 2007: Synthesis Report. Klimaänderung 200: Synthesebericht. Zusammenfassung für politische Entscheidungsträger*. [(Hrsg.) Deutsche IPCC-Koordinierungsstelle]. IPCC, Berlin, 70 Seiten.
- IPCC (2014a) Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report (AR5) of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [(Hrsg.) Core Writing Team, Pachauri RK and Meyer LA]. IPCC, Genf, Schweiz, 151 Seiten.
- IPCC (2014b) Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate change 2014: Synthesis Report. Summary for Policymakers. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report (AR5) of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [(Hrsg.) Core Writing Team, Pachauri RK and Meyer LA]. IPCC, Genf, Schweiz, 31 Seiten.
- IUCN (2016) International Union for Conservation of Nature. Invasive Species Specialist Group. *Global Invasive Species Database*. Internet: [http://www.iucngisd.org/gisd/100\\_worst.php](http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php) (aufgerufen am 12.02.16).

- IUCN (2017) International Union for Conservation of Nature. Invasive Species Specialist Group. Global Invasive Species Database. Internet: [http://www.iucngisd.org/gisd/100\\_worst.php](http://www.iucngisd.org/gisd/100_worst.php) (aufgerufen am 01.08.2017).
- Jeschke JM, Strayer DL (2008) Usefulness of bioclimatic models for studying climate change and invasive species. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134: 1-24.
- KABS (2015) Kommunale Aktionsgemeinschaft zur Bekämpfung der Schnakenplage e.V. Stechmücken Lebenszyklus. Internet: [http://www.kabsev.de/1/1\\_4/1\\_4\\_1/](http://www.kabsev.de/1/1_4/1_4_1/) (aufgerufen am 29.05.2017).
- Kahl O, Dautel H (2014) Zur Biologie und Ökologie von Zecken und ihre Ausbreitung nach Norden. In: Lozán JL, Graßl H, Jendritzky L, Reise K (Hrsg.) Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen, Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2.Auflage, Kap. 3.2.12, 384 Seiten.
- Kalan K, Ivović V, Glasnović P, Buzan E (2017) Presence and potential distribution of *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Slovenia. *Journal of Medical Entomology* 54: 1510-1518.
- Kampen H (2007) Mechanismen der Übertragung von Krankheitserregern durch hämatophage Arthropoden. *Medizinische Welt* 58 (7-8): 334-341.
- Kampen H, Kronefeld M, Zielke D, Werner D (2013) Further specimens of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (Diptera, Culicidae) trapped in southwest Germany. *Parasitology Research* 112 (2): 905-907.
- Kampen H, Werner D (2014) Out of the bush: the Asian bush mosquito *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera, Culicidae) becomes invasive. *Parasites & Vectors* 7 (1): 59.
- Kasap OE, Alten B (2005) Laboratory estimation of degree-day developmental requirements of *Phlebotomus papatasi* (Diptera: Psychodidae). *Journal of Vector Ecology* 30 (2): 328-333.
- Kasap OE, Alten B (2006) Comparative demography of the sand fly *Phlebotomus papatasi* (Diptera: Psychodidae) at constant temperatures. *Journal of Vector Ecology* 31 (2): 378-385.
- Kaufman MG, Stanuszek WW, Brouhard EA, Knepper RG, Walker ED (2012) Establishment of *Aedes japonicus japonicus* and its colonization of container habitats in Michigan. *Journal of Medical Entomology* 49 (6): 1307-1317.
- Kaufman MG, Fonseca DM (2014) Invasion biology of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae). *Annual Review of Entomology* 59: 31-49.
- Knudsen AB, Romi R, Majori G (1996) Occurrence and spread in Italy of *Aedes albopictus*, with implications for its introduction into other parts of Europe. *Journal of the American Mosquito Control Association* 12 (2): 177-183.
- Koch LK, Cunze S, Werblow A, Kochmann J, Dörge DD, Mehlhorn H, Klimpel S (2016) Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitology Research* 115 (3): 957-964.

- Koch LK, Kochmann J, Klimpel S, Cunze S (2017) Modeling the climatic suitability of leishmaniasis vector species in Europe. *Scientific Reports* 7:13325.
- Kowarik I (2010) Biologische Invasionen. Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. Ulmer Verlag, Stuttgart (Hohenheim), 2. Auflage, 320 Seiten.
- Kraemer MUG, Sinka ME, Duda KA, Mylne AQN, Shearer FM, Barker CM, Moore CG, Carvalho RG, Coelho GE, Van Bortel W, Hendrickx G, Schaffner F, Elyazar IRF, Teng HJJ, Brady QJ, Messina JP, Pigott DM, Scott TW, Smith DL, Wint WGR, Golding N, Hay SI (2015b) Data from: the global distribution of the arbovirus vectors *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* occurrence. *Scientific data* 2: 1-18.
- Kraemer MUG, Sinka ME, Duda KA, Mylne AQN, Shearer FM, Barker CM, Moore CG, Carvalho RG, Coelho GE, Van Bortel W, Hendrickx G, Schaffner F, Elyazar IRF, Teng HJJ, Brady QJ, Messina JP, Pigott DM, Scott TW, Smith DL, Wint WGR, Golding N, Hay SI (2015a) The global distribution of the arbovirus vectors *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*. *eLife* 4: 1-18.
- Krebs T, Bindler P, L'Ambert G, Toty C, Perrin Y, Jourdain F (2014) Scientific Note. First establishment of *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera. Culicidae) in France in 2013 and its impact on public health. *Journal of Vector Ecology* 39 (2): 437-440.
- Kreß A, Kuch U, Oehlmann J, Müller R (2016) Effects of diapause and cold acclimation on egg ultrastructure: new insights into the cold hardiness mechanisms of the Asian tiger mosquito *Aedes (Stegomyia) albopictus*. *Journal of Vector Ecology* 41 (1): 142-150.
- Kumar S, Stohlgren TJ (2009) Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Journal of Ecology and Natural Science* 1 (4): 94–98.
- Kürger A (2014) *Aedes*-Arten als Überträger von Arboviren. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 3.2.4, 384 Seiten.
- Lane RP, Crosskey RW (Hrsg.) (1993) Medical insects and arachnids. Chapman & Hall, London, 1. Auflage, 723 Seiten.
- La Ruche G, Souarès Y, Armengaud A, Peloux-Petiot F, Delaunay P, Desprès P, Lenglet A, Jourdain F, Leparç-Goffart I, Charlet F, Ollier L, Mantey K, Mollet T, Fournier JP, Torrents R, Leitmeyer K, Hilairet P, Zeller H, Van Bortel W, Dejour-Salamanca D, Grandadam M, Gastellu-Etchegorry M (2010) First two autochthonous dengue virus infections in metropolitan France, September 2010. *Eurosurveillance* 15 (39): 1-5.
- Léger N, Gramiccia M, Gradoni L, Madulo-Leblond G, Pesson B, Ferté H, Boulanger N, Killick-Kendrick R, Killick-Kendrick M (1988) Isolation and typing of *Leishmania infantum* from *Phlebotomus neglectus* on the island of Corfu Greece. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 82: 419-420.



- Léger N, Depaquit J, Ferté H, Rioux JA, Gantier JC, Gramiccia M, Ludovisi A, Michaelides A, Christophi N, Economides P (2000) Les phlébotomes (Diptera-Psychodidae) de Lîle de Chypre. II - Présence de *Leishmania (Leishmania) infantum* Nicolle, 1908 (Zymodeme MON 1) chez *Phlebotomus (Larrousius) tobbi* Adler et Theodor, 1930. Parasite 7: 143-146.
- Lemon SM, Sparling PF, Hamburg MA, Relman DA, Choffnes ER, Mark A (2008) Vector-borne diseases. Understanding the environmental, human health, and ecological connections. Workshop summary. The National Academies Press, Washington, D.C., 1. Auflage, 327 Seiten. Internet: [https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK52941/pdf/Bookshelf\\_NBK52941.pdf](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK52941/pdf/Bookshelf_NBK52941.pdf) (aufgerufen am 25.08.2017).
- Lewis DJ (1971) Phlebotomid sandflies. Bulletin of the World Health Organization 44 (4): 535-551.
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Hortal J (2010) The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. Ecography 33 (1): 103-114.
- Lovejoy TE, Hannah L (Hrsg.) (2005) Climate Change and Biodiversity. Yale University Press, New Haven & London, 1. Auflage, 440 Seiten.
- Lozán JL (2014) Über die Auswirkungen des Klimawandels in den Gebirgsregionen. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 2.13, 384 Seiten.
- Lucius R, Loos-Frank B (2008) Biologie von Parasiten. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2. Auflage, 564 Seiten.
- Lühe M (1906) Handbuch der Tropenkrankheiten. Verlag von Johann Ambrosius Barth, Leipzig, 3. Auflage, 203 Seiten.
- Lühken R, Steinke S, Kiel E (2014) Potentieller Einfluss von Klimaveränderungen auf Stechmücken und Gitzten und die Bedeutung lokaler Umweltfaktoren in Deutschland. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 3.2.17, 384 Seiten.
- Mackey BG, Lindenmayer DB (2001) Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. Journal of Biogeography 28: 1147-1166.
- Marmion M, Parviainen M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W (2009) Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. Diversity and Distributions 15 (1): 59-69.
- Maroli M, Rossi L, Baldelli R, Capelli G, Ferroglio E, Genchi C, Gramiccia M, Mortarino M, Pietrobelli M, Grandoni L (2008) The northward spread of leishmaniasis in Italy: evidence from retrospective and ongoing studies on the canine reservoir and phlebotomine vectors. Tropical Medicine & International Health 13 (2): 256-264.

- Maroli M, Feliciangeli MD, Bichaud L, Charrel RN, Gradoni L (2012) Phlebotomine sandflies and the spreading of leishmaniasis and other diseases of public health concern. *Medical and Veterinary Entomology* 27 (2): 123-147.
- Medlock JM, Avenell D, Barrass I, Leach S (2006) Analysis of the potential for survival and seasonal activity of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in the United Kingdom. *Journal of Vector Ecology* 31 (2): 292–304.
- Medlock JM, Hansford KM, Schaffner F, Versteirt V, Hendrickx G, Zeller H, Van Bortel W (2012) A review of the invasive mosquitoes in Europe: ecology, public health risks, and control options. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 12 (6): 435-447.
- Medlock JM, Hansford KM, Van Bortel W, Zeller H, Alten B (2014) A summary of the evidence for the change in European distribution of phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) of public health importance. *Journal of Vector Ecology* 39 (1): 72-77.
- Medlock JM, Hansford KM, Versteirt V, Cull B, Kampen H, Fontenille D, Hendrickx G, Zeller H, Van Bortel W, Schaffer F (2015) An entomological review of invasive mosquitoes in Europe. *Bulletin of Entomological Research* 105 (6): 637-663.
- Mehlhorn H (2012) *Die Parasiten des Menschen: Erkrankungen erkennen, bekämpfen und vorbeugen*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 7. Auflage, 324 Seiten.
- Melaun C, Krüger A, Werblow A, Klimpel S (2014) New record of the suspected leishmaniasis vector *Phlebotomus (Transphlebotomus) mascittii* Grassi, 1908 (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) - the northernmost phlebotomine sandfly occurrence in the Palearctic region. *Parasitology Research* 113 (6): 2295-2301.
- Melaun C, Werblow A, Cunze S, Zotzmann S, Koch LK, Mehlhorn H, Dörge DD, Huber K, Tackenberg O, Klimpel S (2015) Modeling of the putative distribution of the arbovirus vector *Ochlerotatus japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitology Research* 114 (3): 1051-1061.
- Menn B, Lorentz S, Naucke TJ (2010) Imported and travelling dogs as carriers of canine vector-borne pathogens in Germany. *Parasites & Vectors* 3 (34): 1-7.
- Merino-Espinosa G, Corpas-López V, Callejón-Fernández R, Porcel-Rodríguez L, Díaz-Sáez V, Gállego M, Ballart C, Molina R, Jiménez M, Morillas-Márquez F, Martín-Sánchez J (2016) Differential ecological traits of two *Phlebotomus sergenti* mitochondrial lineages in southwestern Europe and their epidemiological implications. *21* (5): 630-641.
- Moore CG, Mitchell CJ (1997) *Aedes albopictus* in the United States: ten-year presence and public health implications. *Emerging Infectious Diseases* 3 (3): 329-334.
- Moutailler S, Barré H, Vazeille M, Failloux AB (2009) Recently introduced *Aedes albopictus* in Corsica is competent to chikungunya virus and in a lesser extent to dengue virus. *Tropical Medicine and International Health* 14 (9): 1105-1109.

- Naucke TJ, Pesson B (2000) Presence of *Phlebotomus (Transphlebotomus) mascittii* Grassi, 1908 (Diptera: Psychodidae) in Germany. *Parasitology Research* 86 (4): 335-336.
- Naucke TJ (2002) Leishmaniose, eine Tropenkrankheit und deren Vektoren (Diptera, Psychodidae, Phlebotominae) in Mitteleuropa. *Denisia, des Oberösterreichischen Landesmuseums* 6 (184): 163-178.
- Naucke TJ, Schmitt C (2003) Is leishmaniasis becoming endemic in Germany? *International Journal of Medical Microbiology* 293: 179-181.
- Naucke TJ, Menn B, Massberg D, Lorentz S (2008) Sandflies and leishmaniasis in Germany. *Parasitology Research* 103: 65-68.
- Navea-Pérez HM, Díaz-Sáez V, Corpas-Lopéz V, Merino-Espinosa G, Morillas-Márquez F, Martín-Sánchez J (2015) *Leishmania infantum* in wild rodents: reservoirs or just irrelevant incidental hosts? *Parasitology Research* 114 (6): 2363-2370.
- Nentwig W, Bacher S, Brandl R (2011) *Ökologie kompakt*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 3. Auflage, 371 Seiten.
- Newstead R (1911) The papataci flies (*Phlebotomus*) of the Maltese Islands. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 5: 139-186.
- Ngoagouni C, Kamgang B, Nakouné E, Paupy C, Kazanji M (2015) Invasion of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) into central Africa: what consequences for emerging diseases. *Parasites & Vectors* 8: 191.
- Nicolle C (1908) Sur 3 cas d'infection splénique infantile à corps de Leishman, observés en Tunisie. *Les archives de l'Institut Pasteur Tunis* 4: 126.
- Niebylski ML, Craig GB (1994) Dispersal and survival of *Aedes albopictus* at a scrap tire yard in Missouri. *Journal of the American Mosquito Control Association* 10 (3): 339-343.
- Obwaller AG, Karakus M, Poepl W, Töz S, Özbel Y, Aspöck H, Walochnik J (2016) Could *Phlebotomus mascittii* play a role as a natural vector for *Leishmania infantum*? New data. *Parasites & Vectors* 9 (1): 458.
- O'Donnell DL, Armbruster P (2007) Comparison of larval foraging behavior of *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology* 44 (6): 984-989.
- Parrot L (1917) Sur un nouveau phlébotome algérien *Phlebotomus sergenti*, sp. nov. *Bulletin De La Societe De Pathologie Exotique* 10: 564-567.
- Parrot L (1930) Notes sur les Phlébotomes. IV. *Phlebotomus perfilliewi* n. sp. *Archives de l'Institut Pasteur d'Algerie* 8: 383-385.
- Paupy C, Delatte H, Bagny L, Corbel V, Fontenille D (2009) *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: from the darkness to the light. *Microbes and Infection* 11 (14-15): 1177-1185.

- Pearson RG, Dawson TP, Berry PM, Harrison PA (2002) SPECIES: a spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling* 154: 289-300.
- Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species : are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12 (5): 361-371.
- Pearson RG (2010) Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. *American Museum of Natural History, Lessons in Conservation* 3: 54-89.
- Perfiliew PP (1963) *Paraphlebotomus grimmi* Porchinskyi, 1876 and related species (in Russian). *Trudy Voenno-Meditsinskoi Akademii RKKA* 149: 69-79.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martíne-Meyer E, Nakamura M, Bastos Auaúja M (2011) *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press, Princeton, 1. Auflage, 328 Seiten.
- Peterson AT, Soberón J (2012) Species distribution modeling and ecological niche modeling: getting the concepts right. *Natureza & Conservação* 10 (2): 102-107.
- Peyton EL, Campbell SR, Candeletti TM, Romanoski M, Crans WJ (1999) *Aedes (Finlaya) japonicus japonicus* (Theobald), a new Introduction into the United States. *Journal of the American Mosquito Control Association* 15 (2): 238-241.
- Pfeffer M, Dobler G (2014) *Biologie, Ökologie und medizinische Bedeutung von Stechmücken in Deutschland*. In: Lozán JL, Graßl H, Jendritzky L, Reise K (Hrsg.) *Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen*, Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 3.2.6, 384 Seiten.
- Phillips SJ, Dudík M, Schapire RE (2004) A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the 21<sup>th</sup> International Conference on Machine learning (ICML`04)* 655-662, Banff, Canada.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling* 190 (3): 231-259.
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Phillips SJ, Dudík M, Elith J, Graham CH, Lehmann A, Leathwick J, Ferrier S (2009) Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19 (1): 181-197.
- Pluskota B, Storch V, Braunbeck T, Beck M, Becker N (2008) First record of *Stegomyia albopicta* (Skuse) (Diptera: Culicidae) in Germany. *European Mosquito Bulletin* 26: 1-5.
- Poepl W, Obwaller AG, Weiler M, Burgmann H, Mooseder G, Lorentz S, Rauchenwald F, Aspöck H, Walochnik J, Naucke TJ (2013) Emergence of sandflies (Phlebotominae) in Austria, a Central European country. *Parasitology Research* 112 (12): 4231-4237.

- Poulin R, Morand S (2000) The Diversity of Parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75 (3): 277-293.
- Prioteasa LF, Dinu S, Fălcuță E, Ceianu CS (2015) Established population of the invasive mosquito species *Aedes albopictus* in Romania, 2012-14. *Journal of the American Mosquito Control Association* 31 (2): 177-181.
- Pulliam HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- Ramirez J, Jarvis A (2008) High resolution statistically downscaled future climate surfaces. International Center for Tropical Agriculture (CIAT); CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS). Internet: <http://ccafs-climate.org/data/> (aufgerufen am 05.01.2016).
- Randin CF, Dirnböck T, Dullinger S, Zimmermann NE, Zappa M, Guisan A (2006) Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography* 33 (10): 1689-1703.
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Version 3.3.1. Internet: <https://www.R-project.org/> (aufgerufen am 21.06.2016).
- Ready PD (2008) Leishmaniasis emergence and climate change. *Revue scientifique et technique (International Office of Epizootics)* 27 (2): 399-412.
- Ready PD (2010) Leishmaniasis emergence in Europe. *Eurosurveillance* 15 (10): 19505.
- Ready PD (2013) Biology of phlebotomine sand flies as vectors of disease agents. *Annual Review of Entomology* 58: 227-250.
- Reed TE, Schindler DE, Waples RS (2011) Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. *Conservation Biology* 25 (1): 56-63.
- Reiss H, Cunze S, König K, Neumann H, Kröncke I (2011) Species distribution modelling of marine benthos: a North Sea case study. *Marine Ecology Progress Series* 442: 71-86.
- Rezza G, Nicoletti L, Angelini R, Romi R, Finarelli AC, Panning M, Cordioli P, Fortuna C, Boros S, Magurano F, Silvi G, Angelini P, Dottori M, Ciufolini MG, Majori GC, Cassone A (2007) Infection with chikungunya virus in Italy: an outbreak in a temperate region. *Lancet* 370: 1840-1846.
- RKI (2013) Robert Koch Institut: Infektionskrankheiten A-Z. Borreliose (Lyme-Borreliose). Internet: <http://www.rki.de/SharedDocs/FAQ/FSME/Zecken/Zecken.html> (aufgerufen am 01.04.2017).
- Roche B, Léger L, L'Ambert G, Lacour G, Foussadier R, Besnard G, Barré-Cardi H, Simard F, Fontenille D (2015) The spread of *Aedes albopictus* in Metropolitan France: contribution of environmental drivers and human activities and predictions for a near future. *PLoS ONE* 10 (5): 1-13.

- Roiz D, Rosa R, Arnoldi D, Rizzoli A (2010) Effects of temperature and rainfall on the activity and dynamics of host-seeking *Aedes albopictus* females in northern Italy. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 10 (8): 811-816.
- Roiz D, Neteler M, Castellani C, Arnoldo D, Rizzoli A (2011) Climatic factors driving invasion of the tiger mosquito (*Aedes albopictus*) into new areas of Trentino, Northern Italy. *PLoS ONE* 6 (4): 4-11.
- Romi R, Di Luca M, Majori G (1999) Current status of *Aedes albopictus* and *Aedes atropalpus* in Italy. *Journal of the American Mosquito Control Association* 15 (3): 425-427.
- Ross R (1903) Further notes on Leishman's bodies. *British Medical Journal* 1401: 5.
- Roßbegalle T (2015) Fachdidaktische Entwicklungsforschung zum besseren Verständnis atmosphärischer Phänomene. Treibhauseffekt, saurer Regen und stratosphärischer Ozonabbau als Kontexte zur Vermittlung von Basiskonzepten der Chemie. Logos Verlag Berlin, Berlin, Band 189, 469 Seiten.
- Rozendaal JA (1997) Mosquitos and other biting diptera. In: World Health Organization (Hrsg.) *Vector control. Methods for the use by individuals and communities.* World Health Organization, Genf, Kap. 1, 425 Seiten.
- Rueda LM (2008) Global diversity of mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) in freshwater. *Hydrobiologia* 595 (1): 477-487.
- Sabatini A, Raineri V, Trovato G, Coluzzi M (1990) *Aedes albopictus* in Italy and possible diffusion of the species into the Mediterranean area. *Parassitologia* 32 (3): 301-304.
- Sardelis MR, Turell MJ, Andre RG (2003) Experimental transmission of St Louis encephalitis virus by *Ochlerotatus japonicus*. *Journal of the American Mosquito Control Association* 19 (2): 159-162.
- Schaffner F, Van Bortel W, Coosemans M (2000) First record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* in Belgium. *Journal of the American Mosquito Control Association* 20 (2): 201-203.
- Schaffner F, Boulétreau B, Guillet B, Guilloteau J, Krach S (2001) *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) established in metropolitan France. *European Mosquito Bulletin* 9: 1-3.
- Schaffner F, Chouin S, Guilloteau J (2003) First record of *Ochlerotatus (Finlaya) japonicus japonicus* (Theoblad, 1901) in metropolitan France. *Journal of the American Mosquito Control Association* 19 (1): 1-5.
- Schaffner F, Kaufmann C, Hegglin D, Mathis A (2009) The invasive mosquito *Aedes japonicus* in central Europe. *Medical and Veterinary Entomology* 23 (4): 448-451.
- Schlein Y, Warburg A, Schnur LF, Gunders AE (1982) Leishmaniasis in the Jordan Valley II. Sandflies and transmission in the central endemic area. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 76 (5): 582-586.

- Schlein Y, Warburg A, Schnur LF, Le Blancq SM, Gunders AE (1984) Leishmaniasis in Israel: reservoir hosts, sandfly vectors and leishmanial strains in the Negev, Central Arava and along the Dead Sea. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 78 (4): 480-484.
- Schmidt O (2014) Südländische Insekten überwinden die Alpen. In: Lozán JL, Grassl H, Karbe L, Jendritzky G (Hrsg.) *Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen*. Verlag Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2. Auflage, Kap. 2.4, 384 Seiten.
- Schneider K (2011) Breeding of *Ochlerotatus japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) 80 km north of its known range in southern Germany. *European Mosquito Bulletin* 29: 129-132.
- Scholte EJ, Jacobs F, Linton YM, Dijkstra E, Fransen J, Takken W (2007) First Record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* in the Netherlands. *European Mosquito Bulletin* 22: 5-9.
- Scopoli GA (1786) *Deliciae florae et faunae insubricae seu novae, aut minus cognitae species plantarum et animalum quas in Insubria Austriaca tam spontaneas, quam exoticas vidit, descripsit, et aeri incide curavit*. Ticini, Typo Rey de Italia Imperia Monasterio San Salvatoris. Pars I: 1-86, Pars II: 1-115, Pars III: 1-87.
- Segurado P, Araújo MB (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31: 1555-1568.
- Sillero N (2011) What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling* 222: 1343-1346.
- Simsek FM, Alten B, Caglar SS, Ozbel Y, Aytakin AM, Kaynas S, Belen A, Kasap OE, Yaman M, Rastgeldi S (2007) Distribution and altitudinal structuring of phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) in southern Anatolia, Turkey: their relation to human cutaneous leishmaniasis. *Journal of Vector Ecology* 32 (2): 285-291.
- Sinclair SJ, White MD, Newell GR (2010) How useful are species distribution models for managing biodiversity under future climates? *Ecology and Society* 15 (1): 8.
- Sinton JA (1928) The synonymy of the Asiatic species of *Phlebotomus*. *Indian Journal of Medical Research* 16 (2): 297-324.
- Skuse FAA (1894) The banded mosquito of Bengal. *Indian Museum Notes* 3 (5): 20.
- Smith TM, Smith RL (2009) *Ökologie*. Pearson Studium, München, 6. Auflage, 1008 Seiten.
- Soberón J, Peterson AT (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Soberón J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10 (12): 1115-1123.

- Soberón J, Peterson AT (2011) Ecological niche shifts and environmental space anisotropy: a cautionary note. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1348-1355.
- Stabach JA, Laporte N, Olupot W (2009) Modeling habitat suitability for grey crowned-cranes (*Balearica regulorum gibbericeps*) throughout Uganda. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 1 (5): 177-186.
- Steinhausen I (2005) Untersuchung zur Verbreitung von Sandmücken (Phlebotomen) in Deutschland mit Hilfe geographischer Informationssysteme (GIS). Unveröff. Diplomarbeit. Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Institut für Medizinische Parasitologie.
- Stockwell DRB, Peterson AT (2002) Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148 (1):1-13.
- Straetemans M (2008) on the behalf of the ECDC consultation group on vector-related risk for chikungunya virus transmission in Europe. Vector-related risk mapping of the introduction and establishment of *Aedes albopictus* in Europe. *Eurosurveillance* 13 (1-3): 1-2.
- Tanaka K, Mizusawa K, Saugstad ES (1979) A revision of the adult and larval mosquitoes of Japan (including the Ryukyu Archipelago and the Ogasawara Islands) and Korea (Diptera: Culicidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 16: 1-987.
- Tandon N, Ray S (2000) Host feeding pattern of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Kolkata, India. *Dengue Bulletin* 24: 117-120.
- Theobald FV (1901) A monograph of the Culicidae of the world. British Museum of Natural History, London, IV. Auflage, 639 Seiten.
- Thomas S, Obermayr U, Fischer D, Kreyling J, Beierkuhnlein C (2012) Low-temperature threshold for egg survival of a post-diapause and non-diapause European aedine strain, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Parasites & Vectors* 5 (1): 1-7.
- Tomasello D, Schlangenhaut P (2013) Chikungunya and dengue autochthonous cases in Europe, 2007-2012. *Travel Medicine and Infectious Disease* 11 (5): 274-284.
- Tonnoir A (1921a) Une nouvelle espèce européenne du genre *Phlebotomus* (*Phlebotomus ariasi*). *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 61: 53-56.
- Tonnoir A (1921b) Une nouvelle espèce européenne du genre *Phlebotomus* (*Ph. neglectus*). *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 61: 333-336.
- Trajer AJ, Bede-Fazekas A, Hufnagel L, Horvath L, Bobvos J, Paldy A (2013) The effect of climate change on the potential distribution of the European *Phlebotomus* species. *Applied Ecology and Environmental Research* 11 (2): 189-208.



- Tran A, L'Ambert G, Lacour G, Benoît R, Demarchi M, Cros M, Cailly P, Aubry-Kientz M, Balenghien T, Ezanno P (2013) A rainfall- and temperature-driven abundance model for *Aedes albopictus* populations. *International Journal of Environmental Research and Public Health* 10 (5): 1698-1719.
- Trisurat Y, Alkemade R, Arets E (2009) Projecting forest tree distributions and adaptation to climate change in northern Thailand. *Journal of Ecology and Natural Environment* 1 (3): 55-63.
- UBA (2017) Umweltbundesamt (UBA). Klima und Energie. Klimawandel. Klima & Treibhauseffekt. Internet: <https://www.umweltbundesamt.de/themen/klima-energie/klimawandel/klima-treibhauseffekt#extpart-1> (aufgerufen am 30.11.2017).
- Urbanelli S, Bellini R, Carrieri M, Celli G (2000) Population structure of *Aedes albopictus* (Skuse): the mosquito which is colonizing Mediterranean countries. *Heredity* 84 (3): 331-337.
- Urbanski J, Motoyoshi M, O'Donnell D, DeCotiis M, Toma T, Armbruster P (2012) Research Highlights. Evolution: invasive mosquito adapts fast. *Nature* 483: 8-9.
- Valerio L, Marini F, Bongiorno G, Facchinelli L, Pombi M, Caputo B, Maroli M, della Torre A (2010) Host-feeding patterns of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in urban and rural contexts within Rome province, Italy. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 10 (3): 291-294.
- van Vuuren DP, Edmonds J, Kainuma M, Riahi K, Thomson A, Hibbard K, Hurtt GC, Kram T, Krey V, Lamarque JF, Masui T, Meinshausen M, Nakicenovic N, Smith SJ, Rose, SK (2011) The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change* 109 (1): 5-31.
- Vazeille M, Jeannin C, Martin E, Schaffner F, Failloux AB (2008) Chikungunya: a risk for Mediterranean countries? *Acta Tropica* 105 (2): 200-202.
- Versteirt V, Schaffner F, Garros C, Dekoninck W, Coosemans M, Van Bortel W (2009) Introduction and establishment of the exotic mosquito species *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Belgium. *Journal of Medical Entomology* 46 (6): 1464-1467.
- Vogels CBF, Göertz GP, Pijlman GP, Koenraadt CJM (2017) Vector competence of northern and southern European *Culex pipiens pipiens* mosquitoes for West Nile virus across a gradient of temperatures. *Medical and Veterinary Entomology* 31 (4): 358-364.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Warren DL, Seifert SN (2011) Ecological niche modeling in Maxent. The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21 (2): 335-342.

- Warren DL (2012) In defense of 'niche modeling'. *Trends in Ecology and Evolution* 27 (9): 497-500.
- Weng JL, Young SL, Gordon DM, Calborn D, Petersen C, Ramalho-Ortigao M (2012) First report of phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) in Kansas and Missouri, and a PCR method to distinguish *Lutzomyia shannoni* from *Lutzomyia vexator*. *Journal of Medical Entomology* 49 (6): 1460-1465.
- Werner D, Kronefeld M, Schaffner F, Kampen H (2012) Two invasive mosquito species, *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus japonicus*, trapped in southwest Germany, July to August 2011. *Eurosurveillance* 17 (4): 1-4.
- Werner D, Kampen H (2013) The further spread of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera, Culicidae) towards northern Germany. *Parasitology Research* 112 (10): 3665–3668.
- Werner D, Kampen H (2015) *Aedes albopictus* breeding in southern Germany, 2014. *Parasitology Research* 114 (3): 831-834.
- WHO (2016) World Health Organization media centre: vector-borne diseases. Fact Sheet N°387. Internet: <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs387/en/> (aufgerufen am 01.04.2017).
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche Conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (1): 519-539.
- Wiens JA, Stralberg D, Jongsomjit D, Howell CA, Snyder MA (2009) Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19729-19736.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Jonathan Davis T, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, Mc Cain CM, Stephens PR (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13 (10): 1310-1324.
- Wilkerson RC, Linton YMM, Fonseca DM, Schultz TR, Price DC, Strickman DA (2015) Making mosquito taxonomy useful: a stable classification of tribe Aedini that balances utility with current knowledge of evolutionary relationships. *PLoS ONE* 10 (7): 1-26.
- Williams JW, Jackson ST (2007) Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5 (9): 475-482.
- Wittig R, Streit B (2004) *Ökologie*. Ulmer UTB, Stuttgart, 1. Auflage, 304 Seiten.
- Yakimoff WL, Schokhor NI (1914) Recherches sur les maladies tropicales humaines et animales au Turkestan-II. La leishmaniose cutanée spontanée du chien au Turkestan. Repartition de la Leishmaniose caninè au Turkestan. *Bulletin De La Societe De Pathologie Exotique* 7: 185-187.
- Yeates DK, Wiegmann BM, Courtney GW, Meier R, Lambkin C, Pape T (2007) Phylogeny and systematics of Diptera: two decades of progress and prospects. *Zootaxa* 1668: 565-590.

- Young DG, Duncan MA (1994) Guide to the identification and geographic distribution of *Lutzomyia* sand flies in Mexico, the West Indies, Central and South America (Diptera: Psychodidae). Memoirs of the American Entomological Institute, Associated Publishers, Gainesville, Florida, 54. Ausgabe, 881 Seiten.
- Zielke DE, Werner D, Schaffner F, Kampen H, Fonseca DM (2012) Unexpected patterns of admixture in German populations of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) underscore the importance of human invention. Plos ONE 9 (7): e99093.
- Zielke DE, Ibáñez-Justicia A, Kalan K, Merdić E, Kampen H, Werner D (2015) Recently discovered *Aedes japonicus japonicus* (Diptera. Culicidae) populations in the Netherlands and northern Germany resulted from a new introduction event and from a split from an existing population. Parasites & Vectors 8 (1): 40.
- Zielke DE, Walther D, Kampen H (2016) Newly discovered population of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Upper Bavaria, Germany, and Salzburg, Austria, is closely related to the Austrian/Slovenian bush mosquito population. Parasites & Vectors 9 (1): 163.

## 7. Anhang

Erklärung der Autorenanteile und Publikation „Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Germany“ (I)

**Koch LK**, Cunze S, Werblow A, Kochmann J, Dörge DD, Mehlhorn H, Klimpel S  
Publiziert in *Parasitology Research* (2016) 115 (3): 957-964  
DOI: 10.1007/s00436-015-4822-3

## Anlage 1

### Erklärung zu den Autorenanteilen

an der Publikation / des Manuskripts (Titel):

Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Germany

Status (*submitted, under review, in revision, accepted*): accepted

Ab *accepted* Name der Zeitschrift\*1: Parasitology Research

Beteiligte Autoren\*2 (Namen mit eindeutigen Kürzeln):

Lisa K. Koch (Promovierender), Sarah Cunze (SC), Antje Steinbrink (AS), Judith Kochmann (JK), Dorian D. Dörge (DD), Heinz Mehlhorn (HM), Sven Klimpel (SK)

### Was hat der Promovierende bzw. was haben die Koautoren beigetragen?

#### (1) zu Entwicklung und Planung

Promovierender: 50%  
Co-Autor SC: 15%  
Co-Autor AS: 5%  
Co-Autor JK: 10%  
Co-Autor DD: 5%  
Co-Autor HM: 5%  
Co-Autor SK: 10%

#### (2) zur Durchführung der einzelnen Untersuchungen und Experimente

Promovierender: 75%  
Co-Autor SC: 25%

#### (3) zur Erstellung der Datensammlung und Abbildungen

Promovierender: 80%  
Co-Autor SC: 20%

#### (4) zur Analyse und Interpretation der Daten

Promovierender: 75%  
Co-Autor SC: 25%

#### (5) zum Verfassen des Manuskripts

Promovierender: 50%  
Co-Autor SC: 15%  
Co-Autor AS: 5%  
Co-Autor JK: 10%  
Co-Autor DD: 5%  
Co-Autor HM: 5%  
Co-Autor SK: 10%

Datum/Ort: Frankfurt, 07.03.18

---

Unterschrift Promovend: \_\_\_\_\_

### Zustimmende Bestätigungen der oben genannten Angaben

Unterschrift Betreuer: \_\_\_\_\_ Datum/Ort: Frankfurt

Ggfs. Unterschrift *corresponding author* : \_\_\_\_\_ Datum/Ort: Frankfurt

# Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Germany

Lisa K. Koch<sup>1</sup> · Sarah Cunze<sup>1</sup> · Antje Werblow<sup>1</sup> · Judith Kochmann<sup>1</sup> ·  
Dorian D. Dörge<sup>1</sup> · Heinz Mehlhorn<sup>2</sup> · Sven Klimpel<sup>1</sup>

Received: 20 August 2015 / Accepted: 10 November 2015 / Published online: 4 December 2015  
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

**Abstract** Climatic changes raise the risk of re-emergence of arthropod-borne virus outbreaks globally. These viruses are transmitted by arthropod vectors, often mosquitoes. Due to increasing worldwide trade and tourism, these vector species are often accidentally introduced into many countries beyond their former distribution range. *Aedes albopictus*, a well-known disease vector, was detected for the first time in Germany in 2007, but seems to have failed establishment until today. However, the species is known to occur in other temperate regions and a risk for establishment in Germany remains, especially in the face of predicted climate change. Thus, the goal of the study was to estimate the potential distribution of *Ae. albopictus* in Germany. We used ecological niche modeling in order to estimate the potential habitat suitability for this species under current and projected future climatic conditions. According to our model, there are already two areas in western and southern Germany that appear suitable for *Ae. albopictus* under current climatic conditions. One of these areas lies in Baden-Wuerttemberg, the other in North-Rhine Westphalia in the Ruhr region. Furthermore, projections under future climatic conditions show an increase of the modeled habitat suitability throughout Germany. *Ae. albopictus* is supposed to be better acclimated to colder temperatures than other tropical vectors and thus, might become,

triggered by climate change, a serious threat to public health in Germany. Our modeling results can help optimizing the design of monitoring programs currently in place in Germany.

**Keywords** Asian tiger mosquito · Climate change · Ecological niche modeling · Maxent · Species distribution modeling

## Introduction

All over the world mosquitoes are known as nuisance biters. Due to the ongoing climate change the potential range of more and more species may shift northwards. Due to global trade and tourism species are passively transported over large distances (Becker 2008) and may thus be able to reach sites outside the old range with newly suitable habitat conditions. The re-emergence of arthropod-borne viruses in Europe is considered one of the consequences of species redistributions, with tropical mosquitoes functioning as vectors for serious diseases. Tropical mosquitoes often belong to the genera *Anopheles* or *Aedes*. One mosquito species that gained attention in Europe over the last decades is the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (*Ae. albopictus*). This species is indigenous to Asia and possesses strong invasion ability (Paupy et al. 2009). First records from Europe date back to 1979 in Albania where it was most likely introduced with goods on ships from Chinas (Adhami and Reiter 1998).

Today, the species has established populations at least in 12 European countries including Italy, Spain, France, and Greece (Dalla Pozza and Majjori 1992; ECDC 2015a, b; Schaffner et al. 2001; Aranda et al. 2006; Giatropoulos et al. 2012). *Ae. albopictus* has already been introduced into the Netherlands, Belgium, and Germany, presumably with “lucky bamboo” from China to horticultural companies in the Netherlands,

✉ Lisa K. Koch  
lisa.koch@senckenberg.de

<sup>1</sup> Institute for Ecology, Evolution and Diversity; Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre (BiK-F); Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung (SGN), Goethe-University (GU), Max-von-Laue-Str. 13, 60438 Frankfurt/ M., Germany

<sup>2</sup> Institute for Parasitology, Heinrich Heine University, Universitätsstr. 1, 40225 Düsseldorf, Germany

with used tires from the US and Japan to Belgium, and with tourism from southern Europe to Germany (Schaffner et al. 2000; Scholte et al. 2007; Becker 2008; Pluskota et al. 2008; Kampen et al. 2013; Werner and Kampen 2015). However, despite multiple findings, it is still unclear whether the species managed to establish in these countries (Pluskota et al. 2008; Werner et al. 2012; Becker et al. 2013; Kampen et al. 2013).

The changing climate is assumed to increase the risk of an establishment of *Ae. albopictus* in northern Europe, e.g., in Germany. Generally, the species is susceptible to infections with many arthropod-borne viruses and some nematode species (see Table 1) and can also function as a transmitter of those. For instance, *Ae. albopictus* is thought to be responsible for a recent outbreak of chikungunya in Italy and dengue in France and Croatia (Rezza et al. 2007; La Ruche et al. 2010; Gjenero-Margan et al. 2011). Given the species' high medical importance, it could also become a major threat to human health in Germany. In 2011, Becker et al. (2013) initiated a

first surveillance network including international airports, harbors, and train stations as sampling sites. However, the authors did not account for environmental factors that might promote an establishment of the species. Despite a predicted global rise in temperature, there will certainly be differences in the habitat suitability for mosquitoes depending on, for instance, altitude or precipitation levels.

Due to expected future climatic changes, we assume that *Ae. albopictus* will be able to extend its European range northward and thus could establish permanently in Germany. Against this background, we used ecological niche modeling (ENM) in order to project the current and future habitat suitability for *Ae. albopictus* in Germany. Our results should lead to a better understanding of the species' potential distribution and may identify areas with a high risk of an establishment of *Ae. albopictus* in Germany. Furthermore, the modeling results will help optimizing the monitoring in the frame of a surveillance program to hinder the species spread.

**Table 1** Overview of vector competence of *Aedes albopictus*. Data from Mitchell (1991), Paupy et al. (2009) and Cancrini et al. (2003a, b)

Disease	Family	Field-caught infected mosquito	Vector competence (laboratory experiment)	
			Infection (of the mosquito)	Transmission (to host)
Cache Valley virus	CVV	Bunyaviridae	+	
Potosi virus	POTV		+	+
Tensaw virus	TENV		+	
Jamestown Canyon virus	JCV		+	+
La Crosse virus	LACV		+	+
San Angelo virus	SAV		+	+
Keystone virus	KEYV		+	
Trivittatus virus	TVT		+	
Oropouche virus	OROV		+	
Rift-Valley-Fever virus	RVFV		+	+
Dengue virus 1, 2, 3, 4	DENV	Flaviviridae	+	+
Japanese encephalitis virus	JEV		+	+
St. Louis encephalitis virus	SLEV		+	+
West Nile virus	WNV		+	+
Yellow fever virus	YEV		+	+
Chikungunya virus	CHIKV	Togaviridae	+	+
Eastern equine encephalitis virus	EEEV		+	+
Mayaro virus	MAYV		+	+
Ross-River virus	RRV		+	+
Sindbis virus	SINV		+	+
Venezuelan equine encephalitis virus	VEEV		+	+
Western equine encephalitis virus	WEEV		+	+
Getah virus	GETV		+	+
Orungo virus	ORUV	Reoviridae	+	+
Nodamura virus	NOV	Nodaviridae	+	
<i>Dirofilaria immitis</i>	<i>D. immitis</i>	Onchocercida	+	
<i>Dirofilaria repens</i>	<i>D. repens</i>		+	

## Methods

### Occurrence data

Based on an intensive literature research using references named in Benedict et al. (2007), Fischer et al. (2011) and the European Centre for Disease Prevention and Control (ECDC 2015b), we compiled an occurrence database for Europe. Records of individuals that were not established or with unclear status were not taken into account. For modeling we used 96 occurrence points for *Ae. albopictus* in Europe.

### Environmental data

For selection of environmental variables we followed the “expert knowledge-based model” by Fischer et al. (2011). Thus, four climatic variables (namely bio01: annual mean temperature, bio10: mean temperature of the warmest quarter, bio11: mean temperature of the coldest quarter, and bio12: annual precipitation) and altitude provided by WorldClim (<http://www.worldclim.org/>) were chosen.

### Model training

In order to train our model we used variables representing the climatic conditions between 1950 and 2000 and considered the following spatial extent: latitude: 35°N–79°N, longitude: 10°W–45°E and a spatial resolution of 5 arc min (~10 km). The time period of the climatic data used for training (1950–2000) widely matches the time period of the occurrence data. For instance in Italy, many of the occurrence records date back to the early 1990s. A maximum entropy approach was used and implemented in the software Maxent (Phillips et al. 2004; Phillips and Dudík 2008). This correlative and presence-only ENM-method is a good-performing tool (Elith et al. 2006), which is commonly applied to model potential distributions of species under current or future climatic conditions (Hijmans and Graham 2006; Kumar and Stohlgren 2009; Stabach et al. 2009; Trisurat et al. 2009; Reiss et al. 2011; Melaun et al. 2015).

### Habitat suitability maps

WorldClim data representing the period between 1950 and 2000 was used to map the habitat suitability for *Ae. albopictus* in Germany under current climatic conditions. Additionally, we used data from the Deutscher Wetterdienst (DWD) representing the average climatic conditions (empirical data) between 2011 and 2013 in Germany (see Melaun et al. 2015 for further details on these data). Assuming that climate change has already taken place, these data better reflect the current climatic conditions prevailing in Germany. We did not

use the DWD data for model training as they were only available for Germany. In order to display the potential habitat suitability for *Ae. albopictus* under future climatic condition in Germany, we projected the habitat suitability for the time periods 2021–2040, 2041–2060, and 2061–2080. For data on future climatic conditions, four Representative Concentration Pathways (RCP) scenarios were available at CIAT (<http://www.ccafs-climate.org/data/>): RCP2.6, RCP4.5, RCP 6.0, and RCP 8.5 (5th Assessment report, IPCC 2013). We used the data based on the global circulation model CSIRO-Mk3.6.0. For projections, a spatial resolution of 30 arc sec (~1 km) was applied.

## Results

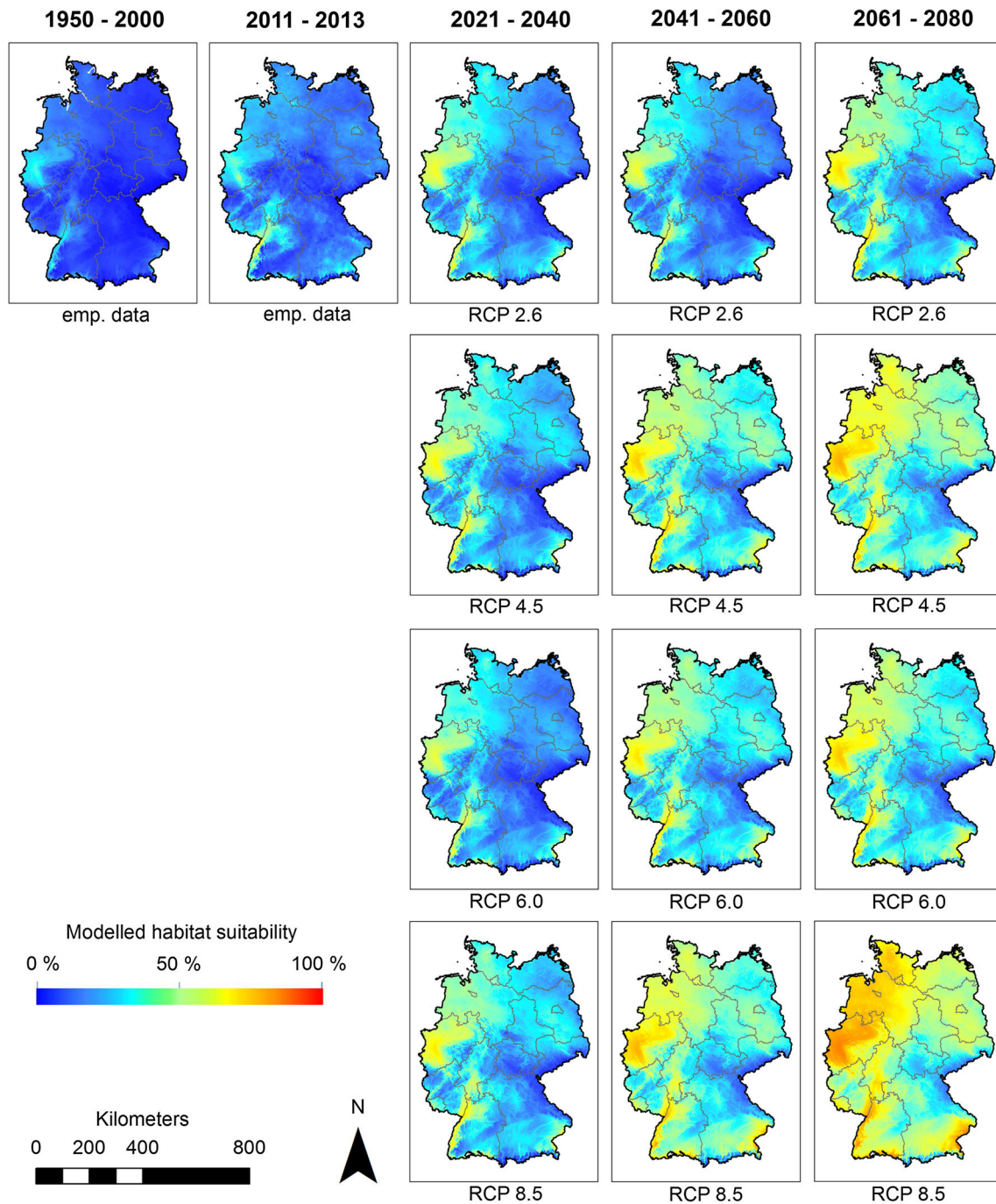
### Modeled habitat suitability under current and future climatic conditions (Fig. 1)

According to our model (AUC value=0.944, average over 10 runs), there are already two areas in Germany that are suitable for *Ae. albopictus* under current climatic conditions (2011–2013). One area lies in western Baden-Wuerttemberg around Freiburg and northwards. The other area is the Ruhr region in North Rhine-Westphalia. Other parts of Germany are modeled to be currently unsuitable for the species. The projections for all considered future time periods under different RCPs indicate an enlargement of area with suitable habitat conditions and show a similar pattern over all Germany. With regard to the future, best climatic conditions for *Ae. albopictus* are modeled to prevail in northern Germany and the southeastern (Bavaria) and southwestern parts (around Freiburg). Considering the RCP 2.6 scenario, the modeled habitat suitability increases the least compared to the other RCPs, followed by the RCP 6.0 and the RCP 4.5. The highest increase of modeled habitat suitability for *Ae. albopictus* in Germany is projected under the RCP 8.5.

### Variable importance (Table 2)

All five variables used for modeling were investigated according to their relative contributions to the model by reevaluating the model on permuted data (Table 2). The mean temperature of the coldest quarter (bio11) was identified as the variable contributing the most to the model, followed by the mean temperature of the warmest quarter (bio10), with a permutation importance of nearly 75 % (bio10 and bio11 together). The other three variables contributed to a lesser extent to the model.





**Fig. 1** Modeling results for *Aedes albopictus* in Germany. Continuous modeling results: warmer colors (on a scale from blue to red) indicate areas with higher modeled habitat suitability

### One-variable response curves for *Ae. albopictus* within Europe (Fig. 2)

The one-variable response curves show the modeled habitat suitability for *Ae. albopictus* depending on only one variable. Considering the variable bio11, *Ae. albopictus* is modeled to find suitable conditions up to a mean temperature of the coldest quarter of 0 °C if a threshold of 22.15 % is

applied. This is the threshold that minimizes the difference between sensitivity and specificity and is a commonly applied threshold in order to transform the continuous modeling output into a binary format. Considering the mean temperature of the coldest quarter the optimum is modeled to be around 6.5 °C. Regarding the mean temperature of the warmest quarter (bio10), the species is modeled to presumably occur in regions with temperatures between 17 and 30 °C according to the above mentioned threshold, with a modeled optimum

**Table 2** Permutation importance for the variables used in the ecological niche modeling for *Ae. albopictus* considering the range of the respective environmental variable within Europe

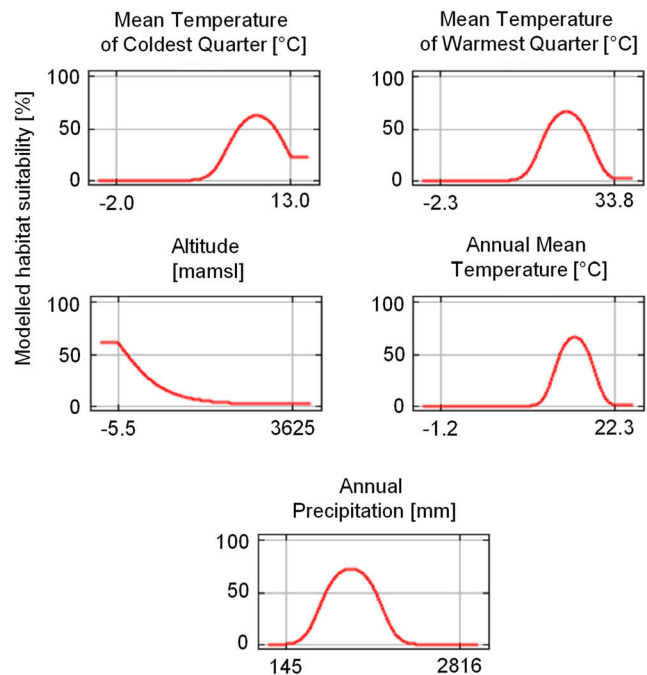
Variable	Permutation importance [%]
bio11 Mean temperature of coldest quarter [0.1 °C]	49.3
bio10 Mean temperature of warmest quarter [0.1 °C]	25.9
bio01 Annual mean temperature [0.1 °C]	8.4
bio12 Annual precipitation [mm]	7.1
alt Altitude [m]	9.3

around 24 °C. In terms of the annual mean temperature (bio01) and the annual precipitation (bio12), the species is modeled to be present in regions with a mean annual temperature between 10 and 18 °C with a modeled optimum around 14.5 °C and between 160–1700 mm with a modeled optimum around 1200 mm, respectively. The modeled habitat suitability decreases with increasing altitude. Applying the equal training sensitivity and specificity threshold of 22.15 %, the species is modeled to occur in areas up to 750 m above mean sea level (mamsl).

## Discussion

The aim of the present study was to investigate the habitat suitability for the well-known disease vector *Ae. albopictus* in Germany under current and future climate conditions. Our results underline the assumption that *Ae. albopictus* will find, promoted by climate change, more and more suitable habitats and has the potential to become established in Germany in the future. The overall increase in modeled habitat suitability in Germany as well as the regions where *Ae. albopictus* can be expected corroborates other previous niche modeling results on a global and European scale (e.g., Benedict et al. 2007; Fischer et al. 2011, 2014; Kraemer et al. 2015). Small-scale differences in the modeled distribution patterns between the current study and other studies can be explained by the use of different subsets of occurrence data, environmental variables, and climate scenarios.

Different projections of future climate conditions exist that largely differ in their underlying socioeconomic assumptions. Here, we tried to aim for a robust assessment of *Ae. albopictus*' potential future range and to account for some uncertainties. Thus, we chose to apply four different models on future climatic conditions provided by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). The different models (RCPs) chosen resulted in a range of potential distributional patterns for *Ae. albopictus* in Germany under future climatic conditions.

**Fig. 2** Response curves for the one-variable-models indicate the ecological requirements of *Ae. albopictus* in Europe

Whereas all the RCP scenarios agree in projecting a temperature rise until 2100, the rise of them is not always linear and could stagnate or even decrease in some scenarios and varies between regions. This might explain why projected habitat suitability does not generally increase from RCP 2.6 via RCP 4.5 and RCP 6.0 to RCP 8.5.

Under current climatic conditions, our model revealed two suitable areas for the mosquito in Germany, one around the Ruhr region in North Rhine-Westphalia and another in an even larger area in western Baden-Wuerttemberg. The latter is currently monitored and individuals are regularly recorded, particularly in southwest Baden-Wuerttemberg which is evidence that the species is likely to get or even has been established in this region already (Werner et al. 2012; Kampen et al. 2013; Werner and Kampen 2015). The sites where *Ae. albopictus* individuals have been found in southwest Baden-Wuerttemberg are located near the highways, a main road toward southern Europe. In North Rhine-Westphalia the species has not been found yet as far as we know. This could be explained by the fact that the species has not been introduced there.

Under future climatic conditions *Ae. albopictus* was modeled to find more suitable habitat conditions in Germany. According to our results, the suitability for the species will increase markedly in northern Germany, whereas the suitability in southern Germany will increase as well but more slowly except for an area in southeast of Bavaria. This pattern was present in all of the modeling results based on the four different RCPs. Although it seems tempting to argue that the future distribution of the species will be restricted to lower

altitudes, the modeled pattern might rather reflect a correlation of altitude with the mean temperature of the coldest quarter; the latter being the variable with the highest influence in the model. This means that the regions identified as potentially suitable habitats in northern and southern Germany will presumably have milder winters due to their lower altitudes. Furthermore, our findings are in accordance with the commonly known establishment thresholds of the ECDC for *Ae. albopictus* (ECDC 2015a, b; Medlock et al. 2015). These thresholds are based on previous research that estimated the species potential distribution or distribution limits using field-caught specimen. According to these thresholds, the species may occur in regions with mean winter temperature higher than 0 °C and mean annual temperatures of higher than 11 °C (Medlock et al. 2015). It seems likely that such climatic conditions will match with lower altitudes first. Moreover, for optimal development, including breeding sites for egg deposition, the mosquito species requires at least 500 mm of annual rainfall and a summer temperature of 25–30 °C (Medlock et al. 2015). This is supported by the results of one-variable response curves, where similar ranges for rainfall and summer temperature were identified.

Results of the model suggest that habitat conditions will become more and more suited to fit *Ae. albopictus* requirements, in different parts of Germany, in the future. However, does this consequently mean that the species will establish self-recruiting populations in all of these specific regions? Although *Ae. albopictus* does not actively spread over large distances, females are likely to be transported passively, given that female mosquitoes sometimes follow humans into their cars for a blood meal (Paupy et al. 2009; Werner and Kampen 2015). Another common way of introduction of this species is trade, e.g., the transport of used tires (Deblauwe et al. 2015). As tourism and also trading are both not assumed to decrease in the near future, further introductions to Germany, e.g., by travel tourism (e.g., from southern Europe) of the species seem very likely. Thus, further introductions of the species in Germany are likely to continue. Considering the risk of establishment after successful introductions, recent findings of eggs suggest that this might indeed be possible (Kampen et al. 2013).

The Asian tiger mosquito is a species with a high competitive ability and ecological plasticity (Paupy et al. 2009). In some countries, *Ae. albopictus* even started to displace other famous vector species like the yellow fever mosquito *Aedes aegypti* or exploit other species (e.g., *Culex pipiens*) habitats (Paupy et al. 2009). Generally, the species can deal with a wide range of conditions and adapt very fast (Paupy et al. 2009) which might allow *Ae. albopictus* to survive colder winters in areas with cooler climate. Some laboratory experiments showed that populations from southern Europe can overcome freeze periods of up to −10 °C (Thomas et al. 2012; Kampen and Werner 2015). Furthermore,

preadaptations to colder temperatures in the source locations might also facilitate a faster establishment in colder regions. Nawrocki and Hawley (1987) already demonstrated that *Ae. albopictus* populations of the temperate zone in Asia have dormancy during their egg stage which separates them from *Ae. albopictus* populations from the tropical zone of Asia. Another example is populations in southern Europe, which are assumed to be secondary introductions from Northern America. Thus, populations introduced into Europe might have already adapted to temperate climate during their establishment in another non-native range. Due to this kind of overwintering adaptation, the species might be able to spread further northwards in Europe and even further than other important disease vectors (e.g., *Ae. aegypti*). In support of this, a recent review on invasive aedine mosquito species called attention to *Ae. albopictus* species, suggesting that apart from *Ae. aegypti*, this species would be the most detrimental invader in Europe and should, therefore, be monitored (Zgomba and Petric 2008; Medlock et al. 2015).

Our model projects a clear enlargement of the area modeled to be suitable for *Ae. albopictus* in Germany under future climatic conditions. Thus, our results suggest that an establishment (overwintering, breeding, eggs) of the species in Germany seems likely in the future, and regular records of the species, particularly in southwest Baden-Wuerttemberg, are evidence that the species might get or even has been established in Germany already (Werner et al. 2012; Kampen et al. 2013; Werner and Kampen 2015).

A successful establishment bears the risk of health risks in Germany. Various characteristics of *Ae. albopictus* could facilitate a successful transmission of diseases in Germany. Although *Ae. albopictus* is often considered a minor vector for dengue and yellow fever virus (Tandon and Ray 2000; Eritja et al. 2005; Moutailler et al. 2009; Paupy et al. 2009; Valerio et al. 2010). studies by Brady et al. (2014) revealed that *Ae. albopictus* not only has similar virus dissemination rates of dengue virus but will even exceed the primary vector *Ae. aegypti* if the longer lifespan of *Ae. albopictus* is taken into account. Furthermore, *Ae. albopictus* can act as a bridge vector (Medlock et al. 2006) due to its striking biting behavior. Several former studies detected avian blood besides a high amount of mammalian blood (including human blood) in the mosquito's blood meals, thus, the species is not dependent on an obligatory host (Medlock et al. 2006; Valerio et al. 2010; Faraji et al. 2014). Based on recent autochthonous outbreaks of diseases transmitted by *Ae. albopictus* in other European countries, such as Italy, France, and Croatia (Vazelle et al. 2008; Paupy et al. 2009; Gould et al. 2010; Gjenero-Margan et al. 2011), the Asian tiger mosquito could also become a major threat to human health in Germany.

## Conclusion

The disease-transmitting vector species *Ae. albopictus* has successfully established in large parts of southern Europe. With ongoing climate change the species is likely to extend its range northwards and thus, may be able to get established in Germany. As the species is of high medical importance due to its vector competency for various diseases, it could become a major threat for human health in Germany. Our results can help supporting other surveillance programs (e.g., Becker et al. 2013) already in place pointing out areas that have to be checked more intensively, such as Baden-Wuerttemberg and North Rhine Westphalia. Thus, we strongly suggest monitoring these areas more intensively, but also put in place a Germany-wide monitoring in order to prevent the further spread of the species and its associated diseases using an early preventive strategy.

**Acknowledgments** This research was funded by the ERA-Net BiodivERsA, with the national funders German Research Foundation (DFG KL 2087/6-1), Austrian Science Fund (FWF I-1437), and The French National Research Agency (ANR-13-EBID-0007-01), part of the 2013 BiodivERsA call for research proposals, by the research funding program “LOEWE—Landes-Offensive zur Entwicklung Wissenschaftlich-ökonomischer Exzellenz” of Hesse’s Ministry of Higher Education, Research, and the Arts, and by the Senate Competition Committee grant (SAW-2014-SGN-3) of the Leibniz Association.

## References

- Adhami J, Reiter P (1998) Introduction and establishment of *Aedes (Stegomyia) albopictus* Skuse (Diptera: Culicidae) in Albania. *J Am Mosq Control Assoc* 14:340–343
- Aranda C, Eritja R, Roiz D (2006) First record and establishment of the mosquito *Aedes albopictus* in Spain. *Med Vet Entomol* 20:150–152. doi:10.1111/j.1365-2915.2006.00605.x
- Becker N (2008) Influence of climate change on mosquito development and mosquito-borne diseases in Europe. *Parasitol Res* 103(Suppl 1): 19–28
- Becker N, Geier M, Balczun C, Bradersen U, Huber K, Kiel E, Krueger A, Luehken R, Orendt C, Plenge-Boenig A, Rose A, Schaub GA, Tannich E (2013) Repeated introduction of *Aedes albopictus* into Germany, July to October 2012. *Parasitol Res* 112:1787–1790. doi:10.1007/s00436-012-3230-1
- Benedict MQ, Levine RS, Hawley WA, Lounibos LP (2007) Spread of the tiger: global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. *Vector-Borne Zoonotic Dis* 7:76–85. doi:10.1089/vbz.2006.0562
- Brady OJ, Golding N, Pigott DM et al (2014) Global temperature constraints on *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* persistence and competence for dengue virus transmission. *Parasit Vectors* 7:338. doi:10.1186/1756-3305-7-338
- Cancrini G, Frangipane Di Regalbono A, Ricci I, Tessarin C, Gabrielli S, Pietrobelli M (2003a) *Aedes albopictus* is a natural vector of *Dirofilaria immitis* in Italy. *Vet Parasitol* 118:195–202. doi:10.1016/j.vetpar.2003.10.011
- Cancrini G, Romi R, Gabrielli S, Toma L, Di Paolo M, Scaramozzino P (2003b) First finding of *Dirofilaria repens* in a natural population of *Aedes albopictus*. *Med Vet Entomol* 17:448–451. doi:10.1111/j.1365-2915.2003.00463.x
- Dalla Pozza G, Majjori G (1992) First record of *Aedes albopictus* establishment in Italy. *J Am Mosq Control Assoc* 8:318–320
- Deblauwe I, Demeulemeester J, De Witte J, Hendy A, Sohler C, Madder M (2015) Increased detection of *Aedes albopictus* in Belgium: no overwintering yet, but an intervention strategy is still lacking. *Parasitol Res*. doi:10.1007/s00436-015-4575-z
- ECDC (European Centre for Disease Prevention and Control) (2015a) Vector maps. Mosquito maps. *Aedes albopictus*. Stockholm, Sweden. [http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/vector-maps/Pages/VBORNET\\_maps.aspx](http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/vector-maps/Pages/VBORNET_maps.aspx). Accessed 31 July 2015
- ECDC (European Centre for Disease Prevention and Control) (2015b) Mosquitoes. *Aedes albopictus*. Stockholm, Sweden. <http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/mosquitoes/Pages/aedes-albopictus.aspx>. Accessed 31 July 2015
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, McC. M. Overton J, Townsend Peterson A, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberón J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species’ distributions from occurrence data. *Ecography (Cop)* 29:129–151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- Eritja R, Escosa R, Lucientes J, Marquès E, Molina R, Roiz D, Ruiz S (2005) Worldwide invasion of vector mosquitoes: present European distribution and challenges for Spain. *Biol Invasions* 7:87–97
- Faraji A, Egizi A, Fonseca DM, Unlu I, Crepeau T, Healy SP, Gaugler R (2014) Comparative host feeding patterns of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*, in urban and suburban northeastern USA and implications for disease transmission. *PLoS Negl Trop Dis* 8:e3037. doi:10.1371/journal.pntd.0003037
- Fischer D, Thomas SM, Niemitz F, Reineking B, Beierkuhnlein C (2011) Projection of climatic suitability for *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae) in Europe under climate change conditions. *Glob Planet Chang* 78:54–64. doi:10.1016/j.gloplacha.2011.05.008
- Fischer D, Thomas SM, Neteler M, Tjaden NB, Beierkuhnlein C (2014) Climatic suitability of *Aedes albopictus* in Europe referring to climate change projections: comparison of mechanistic and correlative niche modelling approaches. *Eurosurveillance* 19:1–13
- Giatropoulos A, Emmanouel N, Koliopoulos G, Michaelakis A (2012) A study on distribution and seasonal abundance of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) population in Athens, Greece. *J Med Entomol* 49:262–269
- Gjenero-Margan I, Aleraj B, Krajcar D, Lesnikar V, Klobučar A, Pem-Novosel I, Kurečić-Filipović S, Komparak S, Martić R, Đuričić S, Betica-Radić L, Okmadžić J, Vilibić-Čavlek T, Babić-Erceg A, Turković B, Avšić-Županc T, Radić I, Ljubić M, Šarac K, Benić M-GG (2011) Autochthonous dengue fever in Croatia, August–September 2010. *Eurosurveillance* 16:1–4
- Gould EA, Gallian P, De Lamballerie X, Charrel RN (2010) First cases of autochthonous dengue fever and chikungunya fever in France: from bad dream to reality! *Clin Microbiol Infect* 16:1702–1704. doi:10.1111/j.1469-0691.2010.03386.x
- Hijmans RJ, Graham CH (2006) The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Glob Chang Biol* 12:2272–2281. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01256.x
- IPCC (2013) Climate Change 2013: the physical science basis: contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC Fifth Assessment Report: Climate Change 2013 (AR5). Cambridge University Press, Cambridge, New York
- Kampen H, Werner D (2015) Die wiederkehrende Notwendigkeit von Stechmücken-Surveillance und -Forschung. *Bundesgesundheitsbl Gesundheitsforsch Gesundheitschutz* 58:1101–1109. doi:10.1007/s00103-015-2218-2

- Kampen H, Kronefeld M, Zielke D, Werner D (2013) Further specimens of the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (Diptera, Culicidae) trapped in southwest Germany. *Parasitol Res* 112:905–907. doi:10.1007/s00436-012-3128-y
- Kraemer MUG, Sinka ME, Duda KA, Mylne AQN, Shearer FM, Barker CM, Moore CG, Carvalho RG, Coelho GE, Bortel WV, Hendrickx G, Schaffner F, Elyazar IRF, Teng H-J, Brady OJ, Messina JP, Pigott DM, Scott TW, Smith DL, Wint GRW, Golding N, Hay SI (2015) The global distribution of the arbovirus vectors *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus*. *Elife* 4:1–18. doi:10.7554/eLife.08347
- Kumar S, Stohlgren TJ (2009) Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *J Ecol Nat Environ* 1:94–98. doi:10.3390/d1020118
- La Ruche G, Souarès Y, Armengaud A, Peloux-Petiot F, Delaunay P, Desprès P, Lenglet A, Jourdain F, Leparc-Goffart I, Charlet F, Ollier L, Mantey K, Mollet T, Fournier JP, Torrents R, Leitmeyer K, Hilairat P, Zeller H, Van Bortel W, Dejour-Salamanca D, Grandadam M, Gastellu-Etchegorry M (2010) First two autochthonous dengue virus infections in metropolitan France, September 2010. *Eurosurveillance* 15(39):19676
- Medlock JM, Avenell D, Barrass I, Leach S (2006) Analysis of the potential for survival and seasonal activity of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in the United Kingdom. *J Vector Ecol* 31:292–304
- Medlock JM, Hansford KM, Versteirt V, Cull B, Kampen H, Fontenille D, Hendrickx G, Zeller H, Van Bortel W, Schaffner F (2015) An entomological review of invasive mosquitoes in Europe. doi: 10.1017/S0007485315000103
- Melaun C, Werblow A, Cunze S, Zotzmann S, Koch LK, Mehlhorn H, Doerge DD, Huber K, Tackenberg O, Klimpel S (2015) Modeling of the putative distribution of the arbovirus vector *Ochlerotatus japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitol Res*. doi:10.1007/s00436-014-4274-1
- Mitchell CJ (1991) Vector competence of North and South American strains of *Aedes albopictus* for certain arboviruses: a review. *J Am Mosq Control Assoc* 7:446–451
- Moutailler S, Barré H, Vazeille M, Failloux AB (2009) Recently introduced *Aedes albopictus* in Corsica is competent to chikungunya virus and in a lesser extent to dengue virus. *Trop Med Int Heal* 14:1105–1109. doi:10.1111/j.1365-3156.2009.02320.x
- Nawrocki SJ, Hawley WA (1987) Estimation of the northern limits of distribution of *Aedes albopictus* in North America. *J Am Mosq Control Assoc* 3:314–317
- Paupy C, Delatte H, Bagny L, Corbel V, Fontenille D (2009) *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: from the darkness to the light. *Microbes Infect* 11:1177–1185. doi:10.1016/j.micinf.2009.05.005
- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distribution with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161–175. doi:10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x
- Phillips SJ, Dudík M, Schapire RE (2004) A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine learning*. 655–662
- Pluskota B, Storch V, Braunbeck T, Beck M, Becker N (2008) First record of *Stegomyia albopicta* (Skuse) (Diptera : Culicidae) in Germany. *Eur Mosq Bull* 26:1–5
- Reiss H, Cunze S, Koenig K, Neumann H, Kroencke I (2011) Species distribution modelling of marine benthos: a North Sea case study. *Mar Ecol Prog Ser* 442:71–86. doi:10.3354/meps09391
- Rezza G, Nicoletti L, Angelini R, Romi R, Finarelli AC, Panning M, Cordioli P, Fortuna C, Boros S, Magurano F, Silvi G, Angelini P, Dottori M, Ciufolini MG, Majori GC, Cassone A (2007) Infection with chikungunya virus in Italy: an outbreak in a temperate region. *Lancet* 370:1840–1846. doi:10.1016/S0140-6736(07)61779-6
- Schaffner F, Van Bortel W, Coosemans M (2000) First record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* in Belgium. *J Am Mosq Control Assoc* 20:201–203
- Schaffner F, Boulétreau B, Guillet B, Guilloteau J, Krach S (2001) *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) established in metropolitan France. *Eur Mosq Bull* 9:1–3
- Scholte EJ, Jacobs F, Linton YM, Dijkstra E, Fransen J, Takken W (2007) First record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* in the Netherlands. *22*:5–9
- Stabach JA, Laporte N, Olupot W (2009) Modeling habitat suitability for Grey crowned-cranes (*Balearica regulorum gibbericeps*) throughout Uganda. *Int J Biodivers Conserv* 1:177–186
- Tandon N, Ray S (2000) Host feeding pattern of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Kolkata, India. *Denuge Bull* 24:117–120
- Thomas S, Obermayr U, Fischer D et al (2012) Low-temperature threshold for egg survival of a post-diapause and non-diapause European aedine strain, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Parasit Vectors* 5:100. doi:10.1186/1756-3305-5-100
- Trisurat Y, Alkemade R, Arets E (2009) Projecting forest tree distributions and adaptation to climate change in northern Thailand. *J Ecol Nat Environ* 1:55–63
- Valerio L, Marini F, Bongiorno G, Facchinelli L, Pombi M, Caputo B, Maroli M, della Torre A (2010) Host-feeding patterns of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in urban and rural contexts within Rome province, Italy. *Vector Borne Zoonotic Dis* 10:291–294. doi:10.1089/vbz.2009.0007
- Vazeille M, Jeannin C, Martin E, Schaffner F, Failloux AB (2008) Chikungunya: a risk for Mediterranean countries? *Acta Trop* 105:200–202. doi:10.1016/j.actatropica.2007.09.009
- Werner D, Kampen H (2015) *Aedes albopictus* breeding in southern Germany, 2014. *Parasitol Res* 114(3):831–834. doi:10.1007/s00436-014-4244-7
- Werner D, Kronefeld M, Schaffner F, Kampen H (2012) Two invasive mosquito species, *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus japonicus*, trapped in southwest Germany, July to August 2011. *Eurosurveillance* 17:1–4
- Zgomba M, Petric D (2008) Risk assessment and management of mosquito-borne diseases in the European region. *Sixth Int Conf Urban Pests* 29–39

Erklärung der Autorenanteile und Publikation „*Aedes albopictus* and its environmental limits in Europe“ (II)

Cunze S, Kochmann J, **Koch LK**, Klimpel S  
Publiziert in PLoS ONE (2016) 11(9): e0162116  
DOI: 10.1371/journal.pone.0162116

## Anlage 2

### Erklärung zu den Autorenanteilen

an der Publikation / des Manuskripts (Titel):

*Aedes albopictus* and its environmental limits in Europe

Status (*submitted, under review, in revision, accepted*): accepted

Ab *accepted* Name der Zeitschrift\*1: PLoS ONE

Beteiligte Autoren\*2 (Namen mit eindeutigen Kürzeln):

Sarah Cunze (SC), Judith Kochmann (JK), Lisa K. Koch (Promovierender), Sven Klimpel (SK)

### Was hat der Promovierende bzw. was haben die Koautoren beigetragen?\*3

#### (1) zu Entwicklung und Planung

Promovierender: 35%

Co-Autor SC: 45%

Co-Autor JK: 10%

Co-Autor JK: 10%

#### (2) zur Durchführung der einzelnen Untersuchungen und Experimente

Promovierender: 35%

Co-Autor SC: 45%

Co-Autor JK: 10%

Co-Autor SK: 10%

#### (3) zur Erstellung der Datensammlung und Abbildungen

Promovierender: 25%

Co-Autor SC: 55%

Co-Autor JK: 10%

Co-Autor SK: 10%

#### (4) zur Analyse und Interpretation der Daten

Promovierender: 10%

Co-Autor SC: 55%

Co-Autor JK: 25%

Co-Autor SK: 10%

#### (5) zum Verfassen des Manuskripts

Promovierender: 30%

Co-Autor SC: 40%

Co-Autor JK: 20%

Co-Autor SK: 10%

Datum/Ort: Frankfurt, 07.03.18

---

Unterschrift Promovend: \_\_\_\_\_

### Zustimmende Bestätigungen der oben genannten Angaben

Unterschrift Betreuer: \_\_\_\_\_ Datum/Ort: Frankfurt

Ggfs. Unterschrift *corresponding author* : \_\_\_\_\_ Datum/Ort: Frankfurt

RESEARCH ARTICLE

# *Aedes albopictus* and Its Environmental Limits in Europe

Sarah Cunze<sup>1,2\*</sup>, Judith Kochmann<sup>1,2</sup>, Lisa K. Koch<sup>1,2</sup>, Sven Klimpel<sup>1,2</sup>

**1** Goethe-University, Institute for Ecology, Evolution and Diversity; Max-von-Laue-Str. 13, D-60438 Frankfurt/ M., Germany, **2** Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre; Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung; Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt/ M., Germany

\* [sarahcunze@gmail.com](mailto:sarahcunze@gmail.com)



## Abstract

The Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*, native to South East Asia, is listed as one of the worst invasive vector species worldwide. In Europe the species is currently restricted to Southern Europe, but due to the ongoing climate change, *Ae. albopictus* is expected to expand its potential range further northwards. In addition to modelling the habitat suitability for *Ae. albopictus* under current and future climatic conditions in Europe by means of the maximum entropy approach, we here focused on the drivers of the habitat suitability prediction. We explored the most limiting factors for *Aedes albopictus* in Europe under current and future climatic conditions, a method which has been neglected in species distribution modelling so far. *Ae. albopictus* is one of the best-studied mosquito species, which allowed us to evaluate the applied Maxent approach for most limiting factor mapping. We identified three key limiting factors for *Ae. albopictus* in Europe under current climatic conditions: winter temperature in Eastern Europe, summer temperature in Southern Europe. Model findings were in good accordance with commonly known establishment thresholds in Europe based on climate chamber experiments and derived from the geographical distribution of the species. Under future climatic conditions low winter temperature were modelled to remain the most limiting factor in Eastern Europe, whereas in Central Europe annual mean temperature and summer temperatures were modelled to be replaced by summer precipitation, respectively, as most limiting factors. Changes in the climatic conditions in terms of the identified key limiting factors will be of great relevance regarding the invasive potential of the *Ae. albopictus*. Thus, our results may help to understand the key drivers of the suggested range expansion under climate change and may help to improve monitoring programmes. The applied approach of investigating limiting factors has proven to yield valuable results and may also provide valuable insights into the drivers of the prediction of current and future distribution of other species. This might be particularly interesting for other vector species that are of increasing public health concerns.

## OPEN ACCESS

**Citation:** Cunze S, Kochmann J, Koch LK, Klimpel S (2016) *Aedes albopictus* and Its Environmental Limits in Europe. PLoS ONE 11(9): e0162116. doi:10.1371/journal.pone.0162116

**Editor:** Claudio R. Lazzari, Université François-Rabelais de Tours, FRANCE

**Received:** May 25, 2016

**Accepted:** August 17, 2016

**Published:** September 7, 2016

**Copyright:** © 2016 Cunze et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability Statement:** All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

**Funding:** The present study was funded by the ERA-Net BiodivERSA ([www.biodiversa.org/](http://www.biodiversa.org/)), with the national funders Deutsche Forschungsgemeinschaft ([www.dfg.de/](http://www.dfg.de/)) DFG KL 2087/6-1, Austrian Science Fund ([www.fwf.ac.at/en/](http://www.fwf.ac.at/en/)) FWF I-1437, and Agence de la Recherche (<http://www.agence-nationale-recherche.fr/>) ANR-13-EBID-0007-01 as part of the 2012-13 BiodivERSA call for research proposals and by the German Federal Ministry of Food and Agriculture BMEL ([www.bmel.de/](http://www.bmel.de/)) through the Federal Office for Agriculture and Food BLE ([www.ble.de/](http://www.ble.de/)), grant number 2819105115. The funders had



no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

## Introduction

The Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) is native to tropical and subtropical regions of southeast Asia, but has managed to spread to all continents except Antarctica today [1–3]. The species' high ability to migrate is largely facilitated by global trade, tourism and the species' wide breeding adaptability to various habitats [4]. Due to its rapid expansion and its vectorial capacity for multiple pathogens (among others Chikungunya and dengue [5,6], *Ae. albopictus* is ranked among the 100 worst invasive species in Europe and worldwide (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe, [www.europe-aliens.org](http://www.europe-aliens.org); Global Invasive Species Database, [www.iucn.org](http://www.iucn.org)).

Records of first occurrence of *Ae. albopictus* in Europe date back to 1979 in Albania and to 1990 in Northern Italy, where it has been able to establish in subsequent years. Today, the species forms stable populations mainly in Northern and Central Italy but also other parts of the Mediterranean region [2]. *Aedes albopictus* is assumed to find increasingly suitable habitat conditions in Central Europe due to climate change and thus, will be presumably able to expand its European range further northwards [7,6]. However, in Europe, *Ae. albopictus* is exposed to different climatic conditions compared to its native range. Generally, the native range habitats, mainly tropical and subtropical forests, are characterized by rather constant climate conditions. This enables populations of *Ae. albopictus* to exist without overwintering strategies [8,9], whereas in Europe, *Ae. albopictus* is subjected to different climatic conditions. The production of eggs undergoing a winter diapause facilitated to a large extent the species' establishment outside the native range [10,9].

As suggested by many authors, climatic thresholds determine whether the invasion process of *Ae. albopictus* in Europe will continue, finally resulting in a permanent establishment of the species in these temperate region. In Europe, these thresholds are currently based on climate chamber experiments or derived from their geographical distribution (e.g. [11]). For example, a winter temperature of more than 0°C on average, is thought to be necessary in order to enable egg overwintering [5,9]. As the species needs small aquatic habitats for egg deposition and breeding places, an annual precipitation of at least 500 mm has been proposed which ensures the maintenance of breeding places [1,2,9]. Another suggested threshold is a mean annual temperature over 11°C [9], which reflects the species' adaptation to higher temperatures (e.g. [12]). Thus, a summer temperature of 25–30°C is regarded to be optimal [13,9] for the establishment in the non-native range.

The potential distribution of *Ae. albopictus* in Europe under current and future climatic conditions has been modelled in several previous studies by means of correlative approaches (e.g. [7,6]) as well as process based approaches (as a GIS overlay, e.g. [1]). These models broadly agree in projecting a potential northwards enlargement of area with suitable climatic conditions for *Ae. albopictus* in the face of projected climate change.

Apart from firstly modelling the habitat suitability for *Ae. albopictus* under current and future climatic conditions in Europe by means of the maximum entropy approach, we here also focused on the drivers of the habitat suitability prediction. We explored the most limiting factors for *Ae. albopictus* in Europe under current and future climatic conditions, a method which has been neglected in species distribution modelling so far. In order to evaluate the robustness of the model against the choice of environmental variables, we used different combinations of climatic factors thought to be especially relevant for the potential distribution within the non-native range (temperature, precipitation and photoperiod [9]). We then applied the Maxent limiting factor mapping tool described in [14] in order to determine the variable that limits the modelled habitat suitability the most at a certain location. This approach has rarely been applied in species distribution modelling (e.g. in [15]), although the investigations

of limiting factors may provide valuable insights into the drivers of predictions of current and future distributions of species, especially for vector species that are of increasing public health concern. In species distribution modelling, the future climatic conditions used for projecting the potential future range of a species usually represent the average climatic conditions over several years. The investigation of climatic limiting factors might also enable assessing the impact of short-term oscillations, e.g. what do extreme events such as a hot and dry summer mean for the invasive potential of the species. According to [14] the approach also yields a basis for comparisons with physiological knowledge.

Exploring the climatic limiting factors may help to understand the key drivers of the suggested range expansion under future climate change and may at the same time help establishing efficient monitoring programmes including risk assessments of *Ae. albopictus* [16]. We here provide maps on the potentially most limiting climatic factor for *Ae. albopictus* in Europe under current and future conditions. As *Ae. albopictus* is one of the most well-studied mosquito species it is a suitable model species for evaluating this maximum entropy limiting factor mapping approach. In order to evaluate this approach we first accounted for the robustness against variable choice by comparing the modelling results based on two different environmental variable sets. Secondly, we compared our results with the commonly suggested thresholds for an establishment of *Ae. albopictus* in Europe that are derived from the observed geographical distribution and based on climate chamber experiments.

## Material and Methods

### Species distribution modelling

The basic approach of species distribution models (SDMs), often also called ecological niche models (ENMs), is to correlate species' presences or absences with environmental variables prevailing in the respective locations in order to project the potential distribution of a species under current and future climatic conditions. However, these projections can be based on many different statistical algorithms; all aiming at estimating this species-environment-relationship best. Here, the maximum entropy approach, implemented in the software Maxent (v. 3.3.3k [17,18]) was chosen. The Maxent approach is one of the most commonly employed algorithms to model species potential ranges (e.g. [19]), it scores well in comparative studies (e.g. [20]) and the modelled niche function is relatively easy to handle from a mathematical point of view (cf. [21]). According to [22], the maximum entropy approach is relatively insensitive to spatial errors associated with location data, requires few locations to construct useful models, and performs better than other presence only modelling algorithms. These may be especially important issues considering *Ae. albopictus* as non-native invasive species in Europe. We used the default setting, but only linear, quadratic and product features (cf. [21]). The modelling results were displayed in maps built using ESRI ArcGIS (Release 10.3).

### Occurrence data and environmental variables used for modelling

We used 336 occurrence records for *Ae. albopictus* in Europe (within the extent of the study area: 10°W– 45°E; 35°N– 79°N), taken from [23] and [6] (see [Supporting information](#)). The records were adjusted to the raster of the environmental variables with a spatial resolution of 5 arc minutes (ca. 10 km \* 10 km). We modelled the ecological niche of *Ae. albopictus* based on (I) annual mean temperature, mean temperature of the warmest quarter, temperature of the coldest quarter, precipitation of warmest quarter and annual precipitation (model 1) and (II) mean January temperature (see [11]), mean summer temperature (June, July and August), precipitation in spring (March, April and May), precipitation in summer (June, July and August) and the number of days with a day length of more than 13 hours (model 2). The latter variable

is called “photoperiod” and was calculated using the R package *geosphere* version 1.4–3. The climatic variables considering current conditions were obtained from Worldclim ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)). Data on projected future climatic conditions were taken from CIAT (<http://www.ccafs-climate.org/data/>) based on the global circulation model CSIRO-Mk3.6.0. The combination of predictor variables in model 1 is similar to a combination that has proven to be successful in previous studies using correlative approaches [7,6] but we decided to consider temperature annual range instead of altitude, as altitude is regarded as a proxy for temperature. Although Maxent is considered relatively robust against collinear variables, (i.e. collinearity does not affect the performance of Maxent) we tried to exclude strongly inter-correlated predictor variables as inter-correlation can impair the interpretation of variable influence [24]. In model 2, predictor variables were aligned to variables of process-based models (e.g. [1,11]) which account for inter-correlation of variables.

When transforming the continuous values between 0 and 1 for the modelled habitat suitability under current climate conditions into dichotomous modelling results (i.e. habitat suitable or not suitable) we applied a threshold that minimized the difference between sensitivity and specificity as optimization criterion [25].

### Specification of the most limiting factor

In order to determine the most limiting variable, we used the Maxent limiting factor mapping tool described in [14]. This feature identifies the variable which influences the projected habitat suitability the most for each pixel of the study area. The model is run *N* times, where *N* is the number of considered environmental variables. In each run one predictor variable is set to its mean value across the occurrence data, assuming this is an optimal value considering this variable. Changing this variable from its recorded value to this assumed optimal value may increase the modelled habitat suitability at a selected site. If changing a predictor variable from its recorded value at the selected site to its mean value across the occurrence records increases the modelled habitat suitability at this point more than it does for another variable, this variable will be considered to be the most limiting factor at that point.

We mapped the most limiting factors for *Ae. albopictus* for Europe under current and projected future climatic conditions for both models (model 1 and model 2).

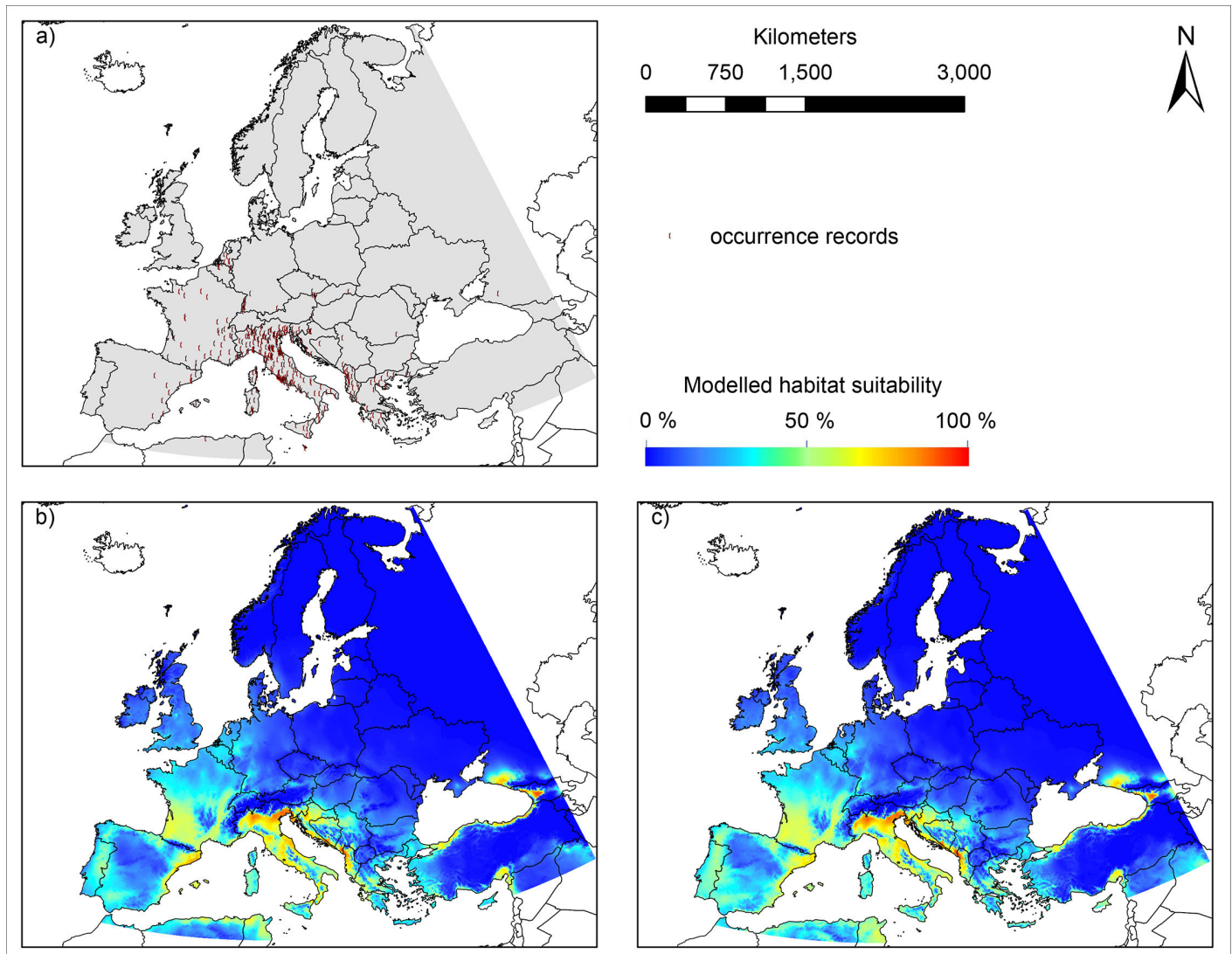
### Further analysis

As mentioned above, a successful establishment of *Ae. albopictus* in Europe requires several thresholds of different climatic parameters to be exceeded. According to the European Centre for Disease Prevention and Control (ECDC, [ecdc.europa.eu](http://ecdc.europa.eu)), an annual precipitation of at least 500 mm is thought to be required to ensure the availability of small aquatic habitats for egg deposition, a winter temperature of above 0°C to ensure egg survival, and a summer temperature of above 11°C seems necessary for adult survival and activity. For latest review see [9]. We displayed the areas in Europe matching the establishment criteria and compared those with the results of the correlative species distribution models. The maps with areas matching the establishment criteria may help to interpret the results of the limiting factor modelling in order to assess our results.

## Results

### Habitat suitability maps (Fig 1)

According to our modelling results, suitable habitat conditions for *Ae. albopictus* can be found especially in Southern Europe: Portugal and adjacent areas in Western Spain, large parts of



**Fig 1. Observed distribution and modelled habitat suitability for *Ae. albopictus* under current climatic conditions in Europe.** A) Occurrence records for *Ae. albopictus* used for modelling B) modelled habitat suitability (model 1) under consideration of mean temperature of coldest quarter, mean temperature of warmest quarter, annual mean temperature, precipitation of warmest quarter and annual precipitation and C) modelled habitat suitability (model 2) under consideration of mean temperature in January, mean temperature in summer, photoperiod, precipitation in spring and precipitation in summer. Geographical projection: Europe Albers Equal Area Conic. Maps were built using ESRI ArcGIS.

doi:10.1371/journal.pone.0162116.g001

France, especially the Western of the country and the Rhône valley, Italy and parts of the Balkan (Fig 1B and 1C). The models based on the two different sets of environmental variables show a high agreement in terms of the pattern of modelled habitat suitability. In species distribution modelling the area under the receiver operating characteristic curve (AUC value) is a commonly used measure to compare the performance of different models. Using a replication of 100, both models performed similarly, with model 1 (Fig 1B) and model 2 (Fig 1C) having AUC values of 0.925 +/- 0.053 SD and 0.923 +/- 0.052 SD, respectively. In both models, winter and summer related temperatures were the variables that overall contributed most to the models according to the permutation importance criteria, with 61.7% and 65.7% for winter related variables and 21.2% and 17.8% for summer related variables (Table 1).

**Table 1. Permutation importance as a measure of relative contributions of the environmental variables to the Maxent models.**

Variable	Permutation importance (%)
<b>Model 1</b>	
mean temperature of coldest quarter	61.7
mean temperature of warmest quarter	21.2
precipitation of warmest quarter	10.8
annual precipitation	6.3
annual mean temperature	0.0
<b>Model 2</b>	
mean temperature in January	65.7
mean temperature in summer	17.8
precipitation in summer	11.4
precipitation in spring	5.0
photoperiod	0.0

doi:10.1371/journal.pone.0162116.t001

### The most limiting factors under current climatic conditions (Fig 2)

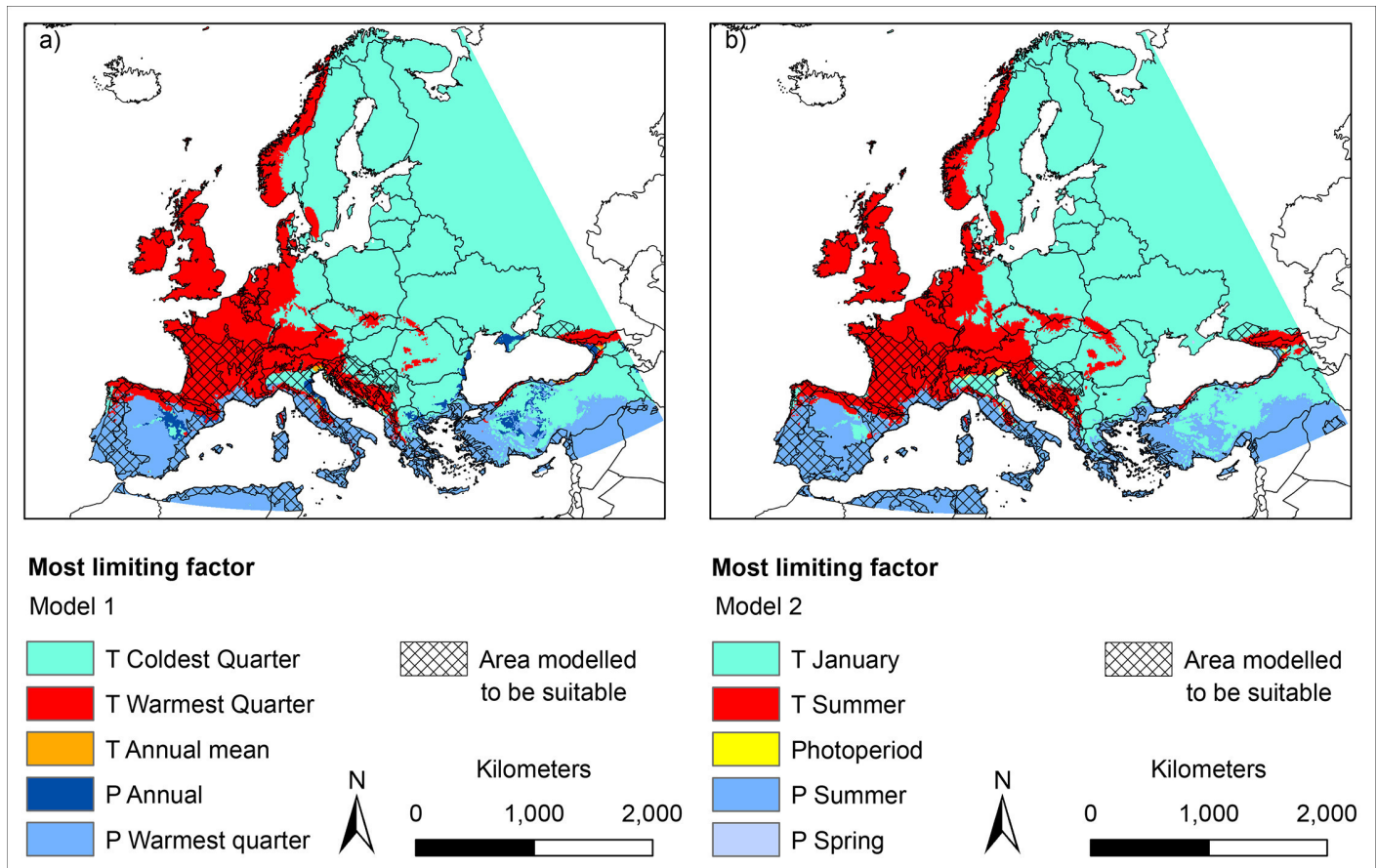
According to our modelling results with two different sets of environmental variables, *Ae. albopictus* is, under current climatic conditions, mainly restricted to the Mediterranean region, the west of the Iberian Peninsula and Western France (Fig 2, hatched area). Cold temperatures in winter have been identified as the most limiting factor for the mosquito in Eastern Europe in both models, with the mean temperature of the coldest quarter and the mean temperature in January as the most limiting factors in model 1 and model 2, respectively. For Central Europe, summer temperatures, i.e. mean temperature of warmest quarter in model 1 and temperatures in June, July and August in model 2, were the most limiting factors. In the southern parts of Europe precipitation during summer has been identified as the most limiting factor in both models.

### Threshold for the successful establishment in Europe under current climatic conditions (Fig 3)

In terms of the establishment thresholds (coldest quarter of > 0°C, annual mean temperature of > 11°C and annual precipitation of > 500 mm), Northern and Eastern Europe were modelled unsuitable for an establishment of *Ae. albopictus* due to winter temperatures and annual mean temperatures below the respective thresholds (Fig 3A and 3B). Considering the annual precipitation criterion, only Central Spain, parts of Scandinavia, Turkey and the southernmost boundary of the study area seem unsuitable for an establishment of *Ae. albopictus* (Fig 3C). When all three thresholds were applied together, the area considered to be suitable for an establishment of *Ae. albopictus* greatly overlapped with the area modelled to be suitable according to the dichotomous modelling results of the species distribution modelling (model 1 –hatched area in Fig 3).

### The most limiting factors under future climatic conditions (Figs 4 and 5)

Under projected future climatic conditions, precipitation was modelled to become more important as a limiting factor for *Ae. albopictus*, as can be seen in the increase of blue area in Figs 4 and 5. The areas in which precipitation was modelled to be the most limiting factor were modelled to expand northwards under future climatic conditions. In contrast, areas where



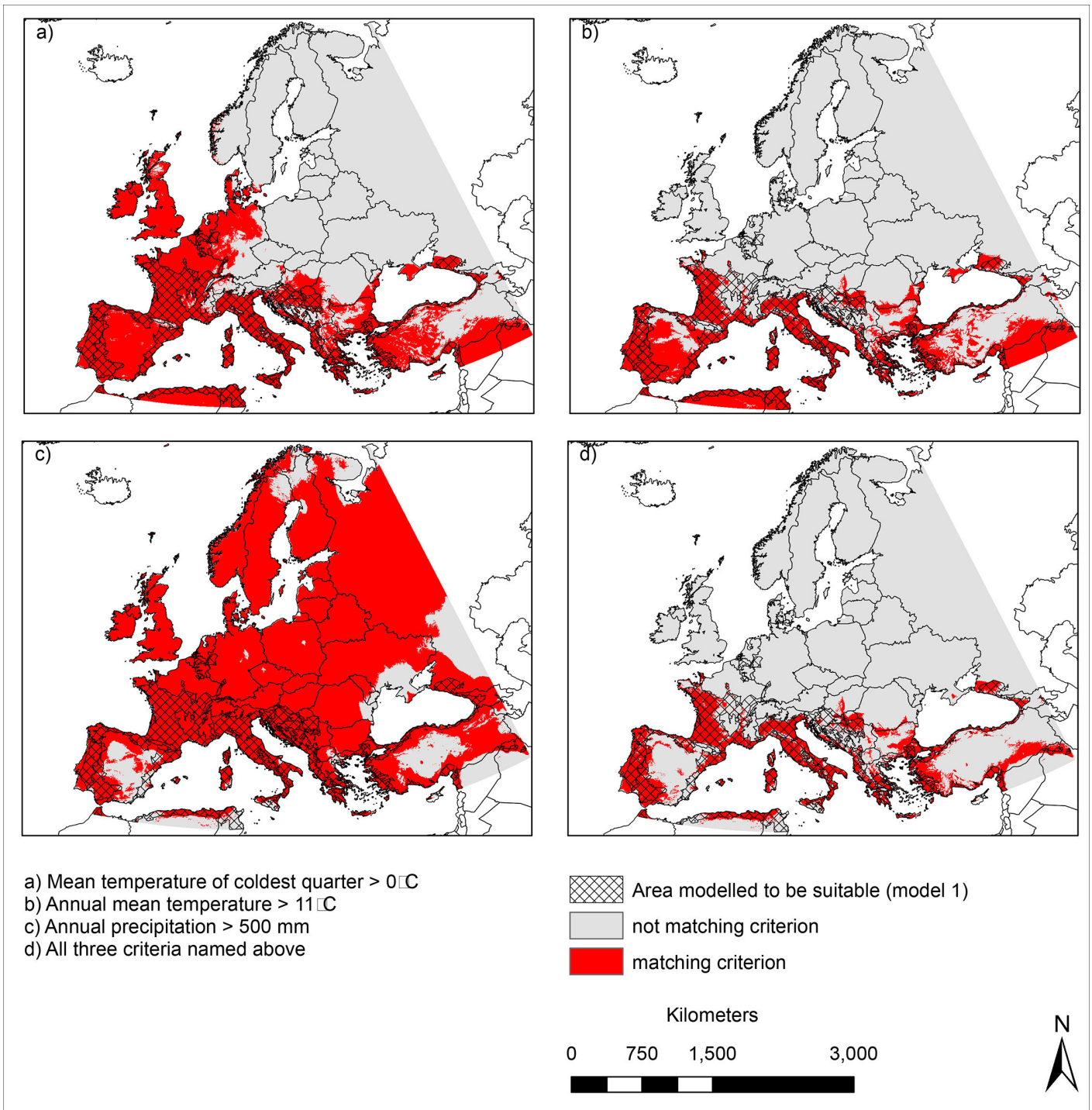
**Fig 2.** Limiting factors under current climatic conditions based on two Maxent models A) model 1 under consideration of mean temperature of coldest quarter, mean temperature of warmest quarter, annual mean temperature, annual precipitation and precipitation of warmest quarter and B) model 2 under consideration of mean temperature in January, mean temperature in summer, photoperiod, precipitation in spring and precipitation in summer. For any point, the limiting factor is the variable whose value influenced the model prediction the most. Cross-hatched areas indicate area with modelled habitat suitability for *Ae. albopictus* (dichotomous modelling results). Geographical projection: Europe Albers Equal Area Conic. Maps were built using ESRI ArcGIS.

doi:10.1371/journal.pone.0162116.g002

summer temperature was modelled to be the most limiting factor were modelled to get smaller under future climatic conditions or shift northwards.

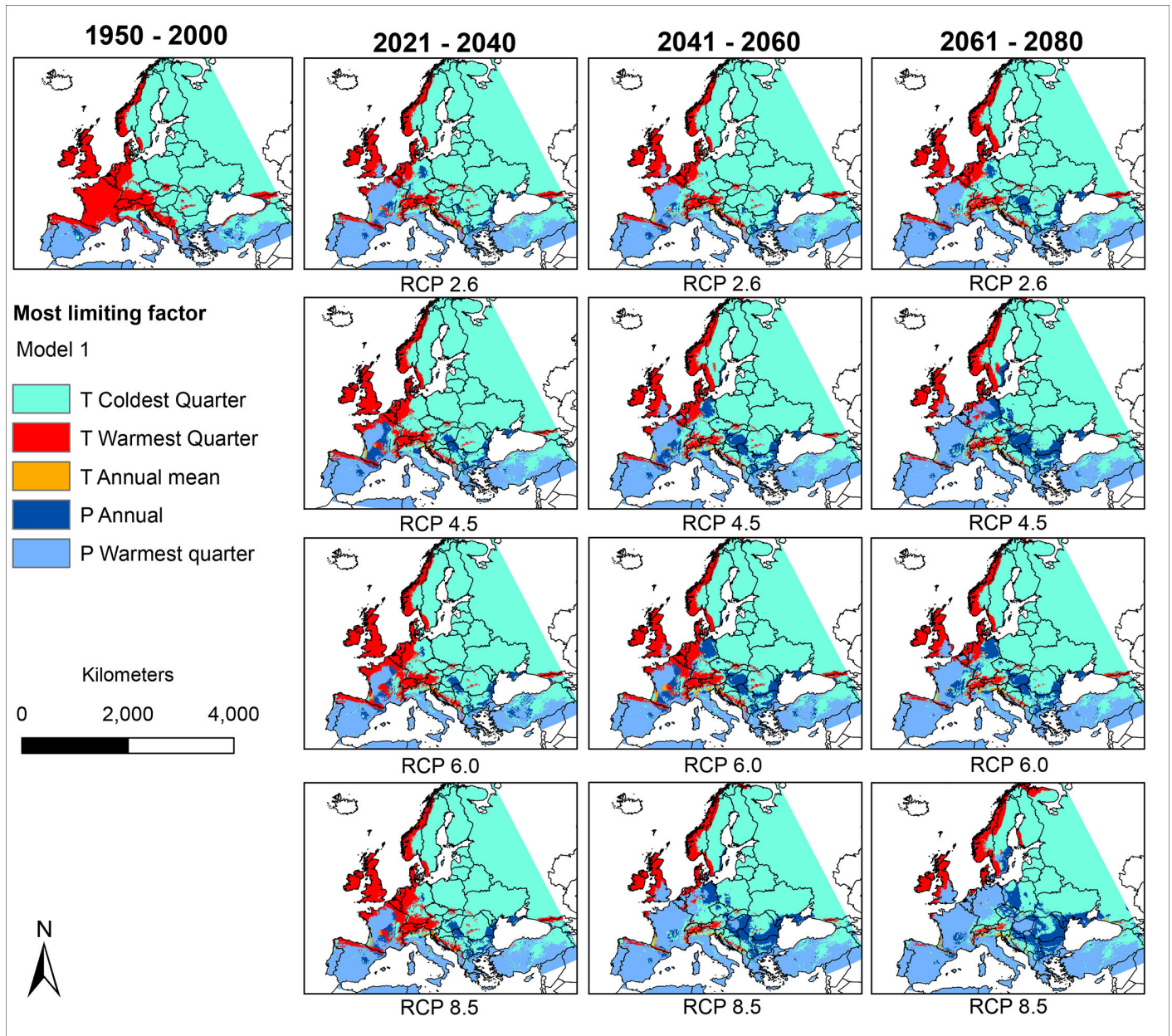
### Discussion

Here, habitat suitability for *Ae. albopictus* in Europe was modelled using two sets of environmental variables that are considered to be relevant for the species within its non-native range. The first set arose from previous correlative studies [7,6], the second one is commonly used in process-based models on *Ae. albopictus* (e.g. [1,11]). Despite the different variable sets, however, both models highly corresponded in the pattern of modelled habitat suitability and the high AUC values of over 0.9. This emphasizes the robustness of the estimation. Both models showed similar projections for the habitat suitability for *Ae. albopictus* under current climatic conditions in Europe with highest suitability in Southern Europe. In contrast, habitat conditions in Central and Eastern Europe were modelled to be unsuitable for *Ae. albopictus*. Whereas both models are generally in good accordance with observed occurrences of *Ae. albopictus* in Europe (Fig 1A), as well as the modelling results of previous studies (e.g. [7,1]), for some regions modelled habitat suitability and occurrences did not match, most obviously for parts in



**Fig 3.** Areas that match the establishment criteria (according to Medlock et al. 2015) under current climatic conditions: A) area with a mean temperature of the coldest quarter above 0°C, B) area with an annual mean temperature of > 11°C, C) area with an annual precipitation of > 500 mm, D) area for which criteria A), B) and C) are fulfilled. The cross-hatched area indicates suitable habitat conditions for *Ae. albopictus* according to the dichotomous modelling results based on model 1. Maps were built using ESRI ArcGIS.

doi:10.1371/journal.pone.0162116.g003



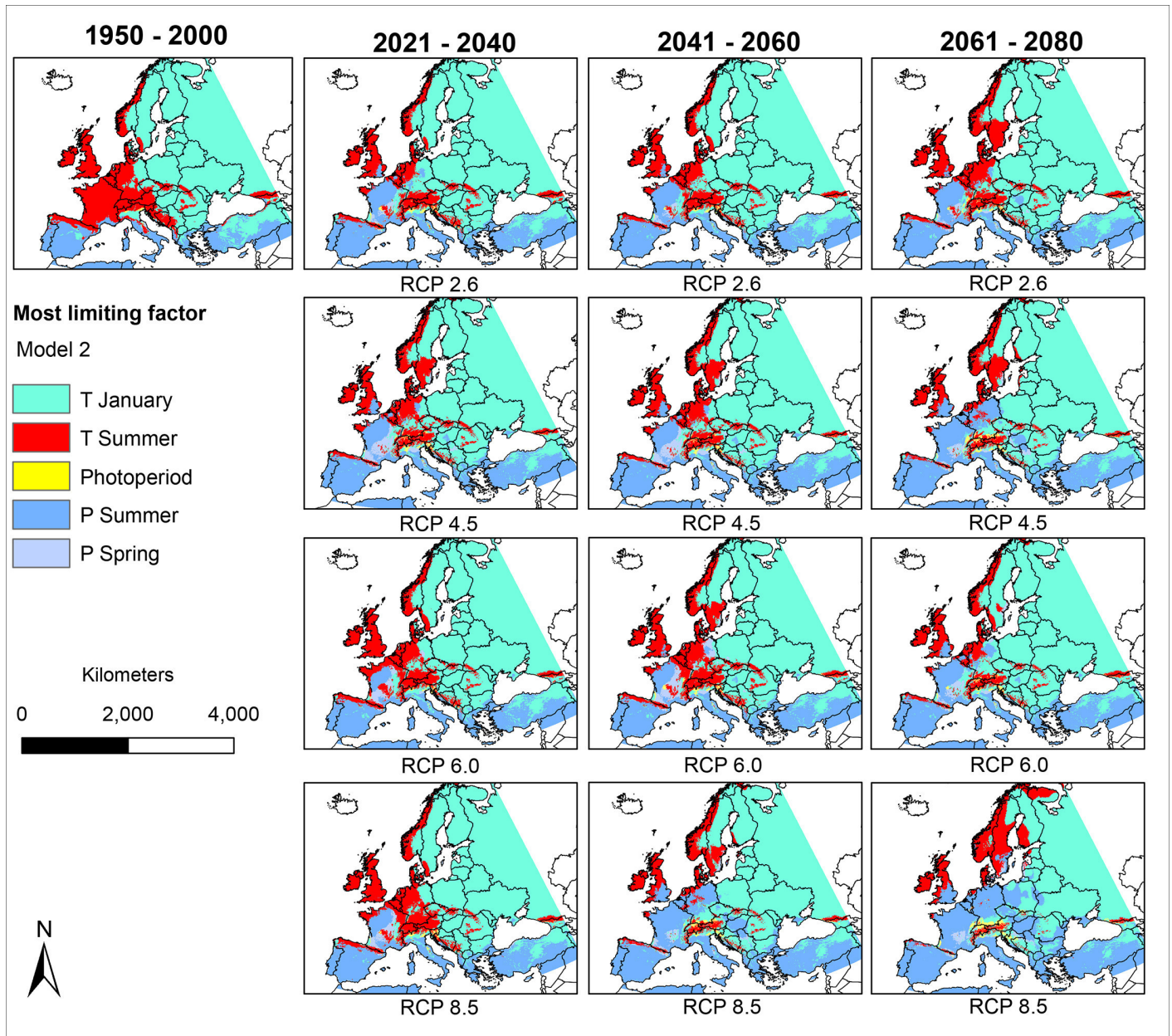
**Fig 4. The most limiting factors for the potential distribution of *Ae. albopictus* based on model 1 under consideration of mean temperature of coldest quarter, mean temperature of warmest quarter, annual mean temperature, annual precipitation and precipitation of warmest quarter under current and projected future climatic conditions according to the IPCC AR5 data GCM: CSIRO.** For any point, the limiting factor is the variable whose value influenced the model prediction the most. Geographical projection: Europe Albers Equal Area Conic. Maps were built using ESRI ArcGIS.

doi:10.1371/journal.pone.0162116.g004

Spain and France. This might be explained by a potential dispersal limitation for the species, i.e. despite climatically suitable conditions in these regions the species has not been introduced in these regions or did not continue its spread from other areas where it has already established.

Apart from estimating the habitat suitability for *Ae. albopictus*, we applied the Maxent limiting factor mapping tool described in [14] to identify key climatic factors for the potential





**Fig 5. The most limiting factors for the potential distribution of *Ae. albopictus* based on model 2 under consideration of mean temperature in January, mean temperature in summer, photoperiod, precipitation in spring and precipitation in summer under current and projected future climatic conditions according to the IPCC AR5 data GCM: CSIRO.** For any point, the limiting factor is the variable whose value influences the model prediction the most. Geographical projection: Europe Albers Equal Area Conic. Maps were built using ESRI ArcGIS.

doi:10.1371/journal.pone.0162116.g005

distribution of the mosquito species in Europe. Our modelling approach identified three key limiting factors for *Ae. albopictus* in Europe: winter temperature (i.e. temperature of coldest quarter in model 1 and mean temperature in January in model 2) in Eastern Europe, summer temperature (i.e. temperature of warmest quarter in model 1 and temperature in June, July and August in model 2) in Central Europe and summer precipitation (i.e. precipitation of the warmest quarter in model 1 and precipitation in June, July and August in model 2) in Southern

Europe. This is in good accordance with the limits commonly put forward as thresholds for a successful establishment in Europe, i.e. January temperature  $> 0^{\circ}\text{C}$ , annual mean temperature  $> 11^{\circ}\text{C}$  and annual precipitation  $> 500\text{ mm}$  [9]. According to [11] the  $0^{\circ}\text{C}$  January-Isotherm and the  $11^{\circ}\text{C}$  annual mean temperature isotherm correspond best to the northern limits for the observed distribution of *Ae. albopictus* in Northern Italy. This corresponds well with our results: The area modelled to be suitable for *Ae. albopictus* widely matches the area with an annual mean temperature above  $11^{\circ}\text{C}$  and a January mean temperature of above  $0^{\circ}\text{C}$ . The importance of these two factors was also supported by their high relative contributions to the Maxent models (Table 1). The area matching all three thresholds corresponds very well to the area with modelled suitable habitat conditions according to our correlative modelling approach (model 1, dichotomous results). There is a good accordance of the results of our correlative approach (based on species occurrence records) and those of the process-based approach (based on thresholds representing species ecological requirements that are rarely available and only for well-studied species). To summarize, the robustness of the variable choice, the good accordance of the modelled habitat suitability area with the area matching all commonly supposed establishment thresholds and thus the plausibility of our results against the background of the knowledge about the species' ecology suggest a good performance and reliability of the approach.

Low temperatures play only a minor role in its native range, where *Ae. albopictus* is active throughout the year with no need for overwintering stages [9]. In temperate regions, however, several authors have suggested that low temperatures might inhibit the survival of individuals and thus, restrict a successful establishment of *Ae. albopictus* in Europe (e.g. [2,1]). Despite the fact that populations of *Ae. albopictus* in temperate regions are supposed to be adapted to colder winter temperatures and able to undergo long periods of diapause [16], temperatures below a certain minimum threshold would be fatal, for adult but also for egg survival. The latter has been tested in climate chambers but not in the field so far [5]. The continental climate of Eastern Europe (Central Poland and eastwards) is characterized by a large amplitude of the annual temperature cycle, and thus, by comparably low temperatures in winter. According to our results, these temperatures, i.e. the temperature of the coldest quarter (model 1) and the temperature in January (model 2), respectively, were the most limiting factors in Eastern Europe. Due to a milder oceanic climate, winter temperatures are usually much higher in Western Europe compared to Eastern Europe and thus, generally of less consequence to *Ae. albopictus*. In contrast, here, summer temperatures were modelled to be the most limiting factor under current climate conditions, more specifically temperature of the warmest quarter (model 1) and temperature in summer (model 2). This might be explained by the fact that temperatures of  $25\text{--}30^{\circ}\text{C}$ , which are supposed to be optimal for the development of *Ae. albopictus* [9], lie well above the average summer temperatures reached within those regions today.

Apart from temperature as the limiting factor, low precipitation, especially in summer, may limit the availability of breeding places as the species requires small aquatic habitats for egg deposition [1]. According to our modelling results, the absence of suitable habitat conditions for *Ae. albopictus* in Central Spain can be ascribed to low precipitation, more specifically precipitation in summer. This factor was identified as the most limiting in both models in Southern Europe. Higher precipitation rates are generally assumed to enhance the availability of suitable breeding habitats. [9] supposing an overall thresholds of at least  $500\text{ mm}$  annual precipitation necessary for egg deposition. However, the role of precipitation with regard to the potential distribution of *Ae. albopictus* has been discussed controversially (e.g. [9,26,27]). High amounts of precipitation certainly ensure the availability of small aquatic habitats that can be used for egg deposition. In arid regions this is partially compensated by human water supply, especially in urban areas. Some authors suggest that human water supply is even more

important than precipitation. Despite this, lower precipitation during summer could become a limiting factor for *Ae. albopictus* in the following decades in Southern Europe. Here, summer precipitation was identified as the most limiting factor in the southern parts of the study area. The Aegean region as well as the southernmost boundary of the study area are—except for parts of Scandinavia for which winter temperature is modelled the most limiting factor—the only regions within the study area where the annual precipitation is lower than the 500 mm thresholds (Fig 3C). Overall, temperature shows a stronger influence on the geographical range of *Ae. albopictus* in Europe than precipitation [26].

Continuous trade and global tourism will promote accidental introduction of individuals of *Ae. albopictus* into Europe and also beyond regions where they have already established. *Ae. albopictus* is a competent vector of several diseases, especially dengue and chikungunya viruses. Due to this medical relevance, there is a special interest in assessing the invasive potential and in estimating the potential future spread of the species. According to the models based on future climatic conditions, low winter temperature in Eastern Europe will remain the most limiting factor for *Ae. albopictus*. However, summer temperature seems to become replaced by annual precipitation and summer precipitation respectively as most limiting factors in Central Europe in the future. The latter would also fit latest climate change projections for these regions, with generally higher temperatures and less precipitation during summer (IPCC, [28]).

As the species has been subject to numerous studies before and its ecology is well-known, we were able to evaluate the approach by [14] in order to identify the factors most limiting for the modelled habitat suitability and consequently for establishment of the species. The investigation of limiting factors did additionally provide valuable insights into the major drivers of current and future distribution of *Ae. albopictus*. Results generated here could be used to help coordinate monitoring programmes, especially in regions where individuals are currently absent but habitat conditions were modelled to be suitable for *Ae. albopictus* under future climate change. Based on our results we suggest that the approach taken here might be similarly applicable to other invasive species.

## Supporting Information

**S1 Dataset. Occurrence data for *Aedes albopictus* used for modelling.** The records were adjusted to the raster of the environmental variables with a spatial resolution of 5 arc minutes. (CSV)

## Acknowledgments

The present study was funded by the ERA-Net BiodivERsA, with the national funders DFG KL 2087/6-1, FWF I-1437 and ANR-13-EBID-0007-01 as part of the 2012–13 BiodivERsA call for research proposals and by the German Federal Ministry of Food and Agriculture (BMEL) through the Federal Office for Agriculture and Food (BLE), grant number 2819105115.

## Author Contributions

**Conceptualization:** SC SK.

**Data curation:** SC.

**Formal analysis:** SC.

**Funding acquisition:** SK.

**Methodology:** SC JK LKK SK.

**Project administration:** SC SK.

**Resources:** SK.

**Software:** SC.

**Supervision:** SK.

**Validation:** SC JK LKK SK.

**Visualization:** SC.

**Writing – original draft:** SC JK LKK SK.

**Writing – review & editing:** SC JK LKK SK.

## References

1. Caminade C, Medlock JM, Ducheyne E, McIntyre KM, Leach S, Matthew B et al. (2012) Suitability of European climate for the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*: recent trends and future scenarios. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society* 9 (75): 2708–2717. doi: [10.1098/rsif.2012.0138](https://doi.org/10.1098/rsif.2012.0138) PMID: [22535696](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/22535696/)
2. Medlock JM, Avenell D, Barrass I, Leach S (2006) Analysis of the potential for survival and seasonal activity of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in the United Kingdom. *Journal of Vector Ecology* 31 (2): 292–304. PMID: [17249347](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17249347/)
3. Paupy C, Delatte H, Bagny L, Corbel V, Fontenille D (2009) *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: from the darkness to the light. *Microbes and infection / Institut Pasteur* 11 (14–15): 1177–1185. doi: [10.1016/j.micinf.2009.05.005](https://doi.org/10.1016/j.micinf.2009.05.005) PMID: [19450706](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19450706/)
4. Bonizzoni M, Gasperi G, Chen X, James AA (2013) The invasive mosquito species *Aedes albopictus*: current knowledge and future perspectives. *Trends in parasitology* 29 (9): 460–468. doi: [10.1016/j.pt.2013.07.003](https://doi.org/10.1016/j.pt.2013.07.003) PMID: [23916878](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23916878/)
5. Thomas SM, Obermayr U, Fischer D, Kreyling J, Beierkuhnlein C (2012) Low-temperature threshold for egg survival of a post-diapause and non-diapause European aedine strain, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Parasit Vectors* 5 (1): 1–7.
6. Koch LK, Cunze S, Werblow A, Kochmann J, Dörge DD, Mehlhorn H et al. (2015) Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitology research*.
7. Fischer D, Thomas SM, Niemitz F, Reineking B, Beierkuhnlein C (2011) Projection of climatic suitability for *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae) in Europe under climate change conditions. *Global and Planetary Change* 78 (1): 54–64.
8. Knudsen AB, Romi R, Majori G (1996) Occurrence and spread in Italy of *Aedes albopictus*, with implications for its introduction into other parts of Europe. *Journal of the American Mosquito Control Association* 12 (2 Pt 1): 177–183.
9. Medlock JM, Hansford KM, Versteir V, Cull B, Kampen H, Fontenille D et al. (2015) An entomological review of invasive mosquitoes in Europe. *Bulletin of entomological research* 105 (6): 637–663. doi: [10.1017/S0007485315000103](https://doi.org/10.1017/S0007485315000103) PMID: [25804287](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25804287/)
10. Hawley WA (1988) The biology of *Aedes albopictus*. *Journal of the American Mosquito Control Association*. Supplement 1: : 1–39.
11. Roiz D, Neteler M, Castellani C, Arnoldi D, Rizzoli A (2011) Climatic factors driving invasion of the tiger mosquito (*Aedes albopictus*) into new areas of Trentino, northern Italy. *PloS one* 6 (4): e14800. doi: [10.1371/journal.pone.0014800](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014800) PMID: [21525991](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21525991/)
12. Alto BW, Juliano SA (2001) Temperature Effects on the Dynamics of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) Populations in the Laboratory. *Journal of Medical Entomology* 38 (4): 548–556. PMID: [11476335](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11476335/)
13. Straetemans M, ECDC Consultation Group on Vector-Related Risk for Chikungunya Virus Transmission in Europe (2008) Vector-related risk mapping of the introduction and establishment of *Aedes albopictus* in Europe. *Euro surveillance: bulletin Européen sur les maladies transmissibles = European communicable disease bulletin* 13 (7).
14. Elith J, Kearney M, Phillips S (2010) The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution* 1 (4): 330–342.

15. Li G, Du S, Guo K (2015) Evaluation of Limiting Climatic Factors and Simulation of a Climatically Suitable Habitat for Chinese Sea Buckthorn. *PloS one* 10 (7): e0131659. doi: [10.1371/journal.pone.0131659](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131659) PMID: [26177033](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26177033/)
16. Brady OJ, Golding N, Pigott DM, Kraemer MU, Messina JP, Reiner RC et al. (2014) Global temperature constraints on *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* persistence and competence for dengue virus transmission. *Parasit Vectors* 7: 338. doi: [10.1186/1756-3305-7-338](https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-338) PMID: [25052008](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25052008/)
17. Phillips SJ, Dudík Miroslav, Schapire Robert E., editors (2004) A maximum entropy approach to species distribution modeling: ACM. 83 p.
18. Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling* 190 (3): 231–259.
19. Warren DL, Seifert SN (2011) Ecological niche modeling in Maxent. The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21 (2): 335–342. PMID: [21563566](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21563566/)
20. Elith J, Graham C, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A et al. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29 (2): 129–151.
21. Cunze S, Tackenberg O (2015) Decomposition of the maximum entropy niche function—A step beyond modelling species distribution. *Environmental Modelling & Software* 72: 250–260.
22. Baldwin RA (2009) Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. *Entropy* 11 (4): 854–866.
23. Kraemer MUG, Sinka ME, Duda KA, Mylne A, Shearer FM, Barker C et al. (2015) Data from: The global compendium of *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* occurrence. *Scientific Data*. doi: [10.1038/sdata.2015.35](https://doi.org/10.1038/sdata.2015.35)
24. Kuemmerle T, Radloff VC, Perzanowski K, Kozlo P, Sipko T, Khoyetsky P et al. (2011) Predicting potential European bison habitat across its former range. *Ecological Applications* 21 (3): 830–843. PMID: [21639048](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21639048/)
25. Schröder B, Richter O (2000) Are habitat models transferable in space and time. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 8 (4): 195–205.
26. Tran A, L'Ambert G, Lacour G, Benoît R, Demarchi M, Cros M et al. (2013) A rainfall- and temperature-driven abundance model for *Aedes albopictus* populations. *International journal of environmental research and public health* 10 (5): 1698–1719. doi: [10.3390/ijerph10051698](https://doi.org/10.3390/ijerph10051698) PMID: [23624579](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23624579/)
27. Roiz D, Rosa R, Arnoldi D, Rizzoli A (2010) Effects of temperature and rainfall on the activity and dynamics of host-seeking *Aedes albopictus* females in northern Italy. *Vector borne and zoonotic diseases (Larchmont, N.Y.)* 10 (8): 811–816.
28. Pachauri RK, Mayer L, editors (2015) Climate change 2014. Synthesis report. Geneva, Switzerland: Intergovernmental Panel on Climate Change. 151 p.

Erklärung der Autorenanteile und Publikation „*Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* – two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe” (III)

Cunze S, **Koch LK**, Kochmann J, Klimpel S

Publiziert in *Parasites & Vectors* (2016) 9 (1): 573

DOI: 10.1186/s13071-016-1853-2

### Anlage 3

#### Erklärung zu den Autorenanteilen

an der Publikation / des Manuskripts (Titel):

*Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* – two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe

Status (*submitted, under review, in revision, accepted*): accepted

Ab *accepted* Name der Zeitschrift\*<sup>1</sup>: Parasites & Vectors

Beteiligte Autoren\*<sup>2</sup> (Namen mit eindeutigen Kürzeln):

Sarah Cunze (SC), Lisa K. Koch (Promovierender), Judith Kochmann (JK), Sven Klimpel (SK)

#### Was hat der Promovierende bzw. was haben die Koautoren beigetragen?\*<sup>3</sup>

##### (1) zu Entwicklung und Planung

Co-Autor SC: 60%

Co-Autor SK: 40%

##### (2) zur Durchführung der einzelnen Untersuchungen und Experimente

Co-Autor SC: 100%

##### (3) zur Erstellung der Datensammlung und Abbildungen

Promovierender: 60%

Co-Autor SC: 40%

##### (4) zur Analyse und Interpretation der Daten

Promovierender: 40%

Co-Autor SC: 60%

##### (5) zum Verfassen des Manuskripts

Promovierender: 40%

Co-Autor SC: 30%

Co-Autor JK: 15%

Co-Autor SK: 15%

Datum/Ort: Frankfurt, 07.03.18

---

Unterschrift Promovend: \_\_\_\_\_

#### Zustimmende Bestätigungen der oben genannten Angaben

Unterschrift Betreuer: \_\_\_\_\_ Datum/Ort: Frankfurt

Ggfs. Unterschrift *corresponding author* : \_\_\_\_\_ Datum/Ort: Frankfurt

RESEARCH

Open Access



# *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* - two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe

Sarah Cunze<sup>1,2\*</sup>, Lisa K. Koch<sup>1,2</sup>, Judith Kochmann<sup>1,2</sup> and Sven Klimpel<sup>1,2</sup>

## Abstract

**Background:** *Aedes albopictus* and *Ae. japonicus* are two of the most widespread invasive mosquito species that have recently become established in western Europe. Both species are associated with the transmission of a number of serious diseases and are projected to continue their spread in Europe.

**Methods:** In the present study, we modelled the habitat suitability for both species under current and future climatic conditions by means of an Ensemble forecasting approach. We additionally compared the modelled MAXENT niches of *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* regarding temperature and precipitation requirements.

**Results:** Both species were modelled to find suitable habitat conditions in distinct areas within Europe: *Ae. albopictus* within the Mediterranean regions in southern Europe, *Ae. japonicus* within the more temperate regions of central Europe. Only in few regions, suitable habitat conditions were projected to overlap for both species. Whereas *Ae. albopictus* is projected to be generally promoted by climate change in Europe, the area modelled to be climatically suitable for *Ae. japonicus* is projected to decrease under climate change. This projection of range reduction under climate change relies on the assumption that *Ae. japonicus* is not able to adapt to warmer climatic conditions. The modelled MAXENT temperature niches of *Ae. japonicus* were found to be narrower with an optimum at lower temperatures compared to the niches of *Ae. albopictus*.

**Conclusions:** Species distribution models identifying areas with high habitat suitability can help improving monitoring programmes for invasive species currently in place. However, as mosquito species are known to be able to adapt to new environmental conditions within the invasion range quickly, niche evolution of invasive mosquito species should be closely followed upon in future studies.

**Keywords:** Asian bush mosquito, Asian tiger mosquito, Climate change, Invasive species, Species distribution modelling

## Background

Climate change is assumed to generally promote the invasive success of introduced species. In addition to finding more suitable conditions, they can indirectly benefit from changed climatic conditions as some ecosystems might become less resistant to invasion [1]. Species distribution models are a useful and commonly applied tool to project climate change induced range shifts of species

(e.g. [2]). Species distribution models can improve assessments of species' invasive potential and guide management actions [3]. This is especially important for species that function as vectors, which may potentially pose a threat to human health.

Ecological niche modelling is a commonly used correlative approach to model the habitat suitability for a species under current and projected future climatic conditions. Based on a species' presence/absence information, and environmental conditions at a particular geographical location, species-habitat relationships are estimated [4] by means of different statistical algorithms, providing data on relative habitat suitability. Based on the information where

\* Correspondence: sarahcunze@gmail.com

<sup>1</sup>Institute of Ecology, Evolution and Diversity, Goethe-University, D-60438 Frankfurt/ M., Germany

<sup>2</sup>Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre, Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, D-60438 Frankfurt/ M., Germany



the species is present (and in addition ideally where the species is absent) and environmental conditions prevail there, the species-habitat-relationship is estimated [4] by means of different statistical algorithms. This modelled species-habitat relationship (niche function) can then be projected onto the study area, resulting in a habitat suitability map for the considered species within the considered area. This projection can be based on the data on current climatic conditions, thus reflecting the potential distribution under current climatic conditions. In addition, data on potential future climatic conditions, like those provided by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), can be used, which would represent the potential future distribution of the considered species.

Projections on habitat suitability under future climatic conditions may help to assess the invasive potential of non-native species. Climate warming is assumed to yield a north eastwards shift and a shift to higher altitudes of areas with suitable habitat conditions for many species. Projections on habitat suitability for invasive species under future climatic conditions may help improving existing monitoring programmes as well as preventing negative consequences for ecosystems and human health in the future.

*Aedes albopictus* and *Ae. japonicus* are two of the most widespread invasive mosquito species worldwide. Native to Asia, these two species have been spreading rapidly across the globe with increasing transport of certain goods and facilitated by human activities such as travelling [5, 6]. Whereas *Ae. albopictus* originates in the forests of tropical regions of south-east Asia [5–7], *Ae. japonicus* has been originally restricted to Japan, north of the Ryukyu Islands (Hokkaido, Honshu, Shikoku, and Kyushu) and the Korean Peninsula, where it is common, even in large cities, but not particularly abundant [8]. *Aedes japonicus* does not occur in the tropics, but both species co-occur naturally in Japan and Korea [9].

*Aedes albopictus* is considered to be one of the world's fastest-spreading invasive animal species [10]. *Aedes japonicus* has spread throughout North America and later into central Europe at a rate comparable to that of *Ae. albopictus* [8]. The rapid global spread of these species is certainly favoured by extrinsic factors such as globalization and climate change [11]. International as well as intercontinental trade (e.g. of used tyres that may act as breeding places) may have facilitated the introduction of these species [12]. Furthermore, the successful invasion of *Ae. albopictus* is assumed to be promoted by intrinsic factors (i.e. factors that act from within the species) such as strong ecological plasticity, which allows the species to get successfully established in a wide range of different habitats with different climatic conditions [12]. Both species produce desiccation-resistant eggs. This trait likely facilitated the transport and

consequently, the successful introduction of *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* to many places worldwide [9, 13]. In addition, the eggs of both species can undergo diapause and thus overwinter in temperate climates despite the adult forms being unable to survive through this period (e.g. [14–16]).

*Aedes albopictus* as well as *Ae. japonicus* are known to function as competent vectors for a number of serious diseases [17, 18] including dengue fever, yellow fever, West Nile fever and Rift Valley fever [6] as well as Japanese encephalitis [19]. Due to this public health significance, the interest in investigating the establishment and spread of invasive mosquitoes in Europe has been on the rise for the past few years. Research including monitoring the current spread of these species, modelling the potential future spread and also studies on the species' ecology is considered to be particularly important in order to contain their further spread [6].

In the present study, we focused on the spread of *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* in Europe. Both species are considered invasive in many countries worldwide, including North America and Africa. More recently, they have also become established in western Europe [13, 20, 21]. Due to ongoing introductions and projected climate change, both species are predicted to continue their spread in Europe and will therefore remain the subject of surveillance and monitoring programmes [22]. As a species adapted to warmer climatic conditions, *Ae. albopictus* is assumed to be strongly promoted by projected climate change (e.g. [17, 23]). Compared to *Ae. albopictus*, *Ae. japonicus* is assumed to be adapted to colder temperatures. Thus, one may hypothesize that *Ae. japonicus* will not particularly benefit from projected long-term global warming (or to a lesser extent) compared to *Ae. albopictus*. However, despite or even because of being able to withstand winter temperatures, and due to the recorded rapid spread in Switzerland, *Ae. japonicus* is projected to become more widely established in Europe in the following years [24].

We here used correlative species distribution modelling, based on ten commonly applied niche modelling algorithms (Ensemble forecasting), to project and compare the modelled habitat suitability for *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* in Europe under current and future climatic conditions. The first step comprised modelling the habitat suitability for the two species in Europe. Due to the assumed different climatic requirements, we expected the species to find suitable habitat conditions in different regions of Europe. We hypothesized that *Ae. albopictus* would clearly benefit from climate change resulting in an enlargement of the area with modelled suitable habitat conditions, but that *Ae. japonicus* would do so only to a lesser extent. As environmental variables we considered six variables covering

temperature and precipitation conditions (mean temperature of coldest quarter, mean temperature of warmest quarter, temperature annual range, annual mean precipitation, annual precipitation as well as precipitation in warmest quarter).

To derive more specific information on the species' ecology from the occurrence records in combination with environmental variables (temperature and precipitation), the second step was to compare the modelled MAXENT niches of the two species by means of so-called one-variable response curves. We expected that *Ae. japonicus* would show a smaller temperature niche with an optimum shifted to colder temperatures compared to *Ae. albopictus*. Considering *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* requirements of small aquatic habitats for breeding, we hypothesized that both species would have similar niches considering precipitation variables with regard to location and amplitude.

## Methods

### Occurrence data

Occurrence data are taken from Kraemer MUG et al. [25] and Koch et al. [17] for *Ae. albopictus* and from Schaffner et al. [26]; Huber et al. [27]; Huber et al. [19]; Krebs et al. [28]; Zielke et al. [29]; Melaun et al. [18] and Zielke et al. [30] for *Ae. japonicus*. The original coordinates were adjusted to the raster of the environmental variables (about 10 × 10 km).

The records were adjusted to the raster of the environmental variables. The records for *Ae. albopictus* date back to the period between 1980 and 2015 and the records for *Ae. japonicus* date back to the period between 2000 and 2015, and cover the area of the currently known distribution of both species. We modelled the habitat suitability for both species in Europe considering the following spatial extent: Latitude, 35°N-79°N; Longitude, 10°W-45°E; and worked at a spatial resolution of five arc min (~10 km). The maps were built using ESRI ArcGIS (Release 10.3, www.esri.com).

### Environmental data (current and future climatic conditions)

Here, six climatic variables were taken into account, including mean temperature of coldest quarter, mean temperature of warmest quarter, temperature annual range (maximal temperature of warmest month - minimal temperature of coldest month), annual mean precipitation, precipitation in warmest quarter and precipitation seasonality (coefficient of variation). We thus accounted for temperature conditions during summer and winter, summer precipitation and annual precipitation as well as the variation of these two factors during the year. We decided to use annual precipitation instead of winter precipitation as the latter

is assumed to be ecologically irrelevant for both species. This selection of variables from the 19 bioclimatic variables available from worldclim [31] (www.worldclim.org/) was based on a correlation analysis coupled with assumptions according the ecological relevance of the variables for the species. The considered variables are not strongly inter-correlated (Spearman correlation coefficient < 0.7, see Additional file 1: Table S1). Temperature in winter is regarded as critical for the survival of individuals (of different stages), summer temperature is assumed to influence the activity of individuals, temperature range may be important determining the east-west gradient of species in Europe, precipitation is considered crucial as both mosquito species require small aquatic habitats for breeding, whose general availability is assumed to be connected to precipitation conditions. Data on current climatic conditions were provided by worldclim. Data on future climatic conditions based on the fifth IPCC Assessment report (AR5) were taken from the International Centre for Tropical Agriculture (CIAT) and The CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS) [32] (<http://ccafs-climate.org/data/>).

The IPCC is a scientific intergovernmental body that produces reports which have the agreement of leading climate scientists and the consensus of participating governments. Based on the IPCC reports a range of emission scenarios are derived for use in global climate models that project future climatic conditions under different socio-economic and emission scenarios. Socio-economic and emission scenarios are considered in climate research to provide plausible descriptions of how the future may evolve with respect to a range of variables including socio-economic change, technological change, energy and land use and emissions of greenhouse gases and air pollutants. They are used as input for climate model runs and as a basis for assessment of possible climate impacts and mitigation options and associated costs. In the IPCC AR5 four so-called 'Representative Concentration Pathways' (RCPs) are considered that represent a broad range of climate outcomes. The RCPs describe four possible climate futures, all of which are considered possible depending on how much greenhouse gases are emitted in the years to come.

RCP 2.6 is based on the assumption that the maximum of global annual greenhouse gas emissions takes place between 2010 and 2020 with a substantial decline thereafter. According to the RCP 4.5 and RCP 6.0, global annual greenhouse gas emissions will rise until 2040 and 2080, respectively, and then decline. In RCP 8.5, the global annual greenhouse gas emissions are assumed to rise throughout the 21st century [33].

We projected the habitat suitability for *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* for four time periods, including under current climatic conditions (based on measurements between 1950 and 2000) and under future climatic conditions (for three future time periods from 2021–2040, 2041–2060 and 2061–2080). We considered four different RCPs (5th Assessment report [34]) to account for uncertainty in data on future climatic conditions.

### Ensemble forecasting

Modelling results often show a high variability, which can be ascribed to the sensitivity of correlative models to the data and the mathematical functions used to describe the species-habitat relationship [35]. Comparative studies using independent presence/absence data for evaluation (e.g. [36, 37]) could not verify the superiority of one single algorithm [35] although generating a lot of knowledge regarding modelling performance [38]. One way to deal with the uncertainty of SDM algorithms is the so-called Ensemble forecasting. Ensemble forecasting denotes the application of several alternative statistical algorithms [38]. The results of these different models are then integrated into one ‘consensus’ model, which provides more robust estimates [35]. Different methods exist to create the consensus model (see [38]) and here we chose to use weighted averages.

In order to yield habitat suitability maps for both mosquito species considered here, we run an Ensemble forecasting approach based on ten state-of-the-art algorithms (GLM, generalized linear models; GAM, generalized additive models; GBM, generalized boosted models; CTA, classification tree analysis; SRE, surface range envelope; ANN, artificial neural networks; FDA, flexible discriminant analysis; MARS, multivariate adaptive regression splines; RF, random forest; MAXENT, maximum entropy approach) implemented in the R package BIOMOD2 (version 3.3-7; [39]). For a short description of the used algorithms see [37] and [40].

### Modelling performance and variable importance

The AUC-value (i.e. the area under the receiver operating characteristic curve value) is a threshold independent measure for modelling performance that ranges between 0 (low performance) and 1 (high performance). As a consensus model we considered the mean average of ten algorithms weighted by the AUC value [38] (required an AUC value of the single models of over 0.75). For binary modelling results, we applied the sensitivity equals specificity threshold [41].

Regarding environmental variables relevant for the potential distribution of the two mosquito species we compared the relative contributions of the six environmental variables to the MAXENT models for the two species. In order to calculate the MAXENT permutation variable

importance as a measure of relative variable importance the values of each variable in turn are randomly permuted on training presence and background data. The model is re-evaluated on the permuted data, and the resulting drop in training AUC, normalized to percentages is then taken as a measure of relative variable importance.

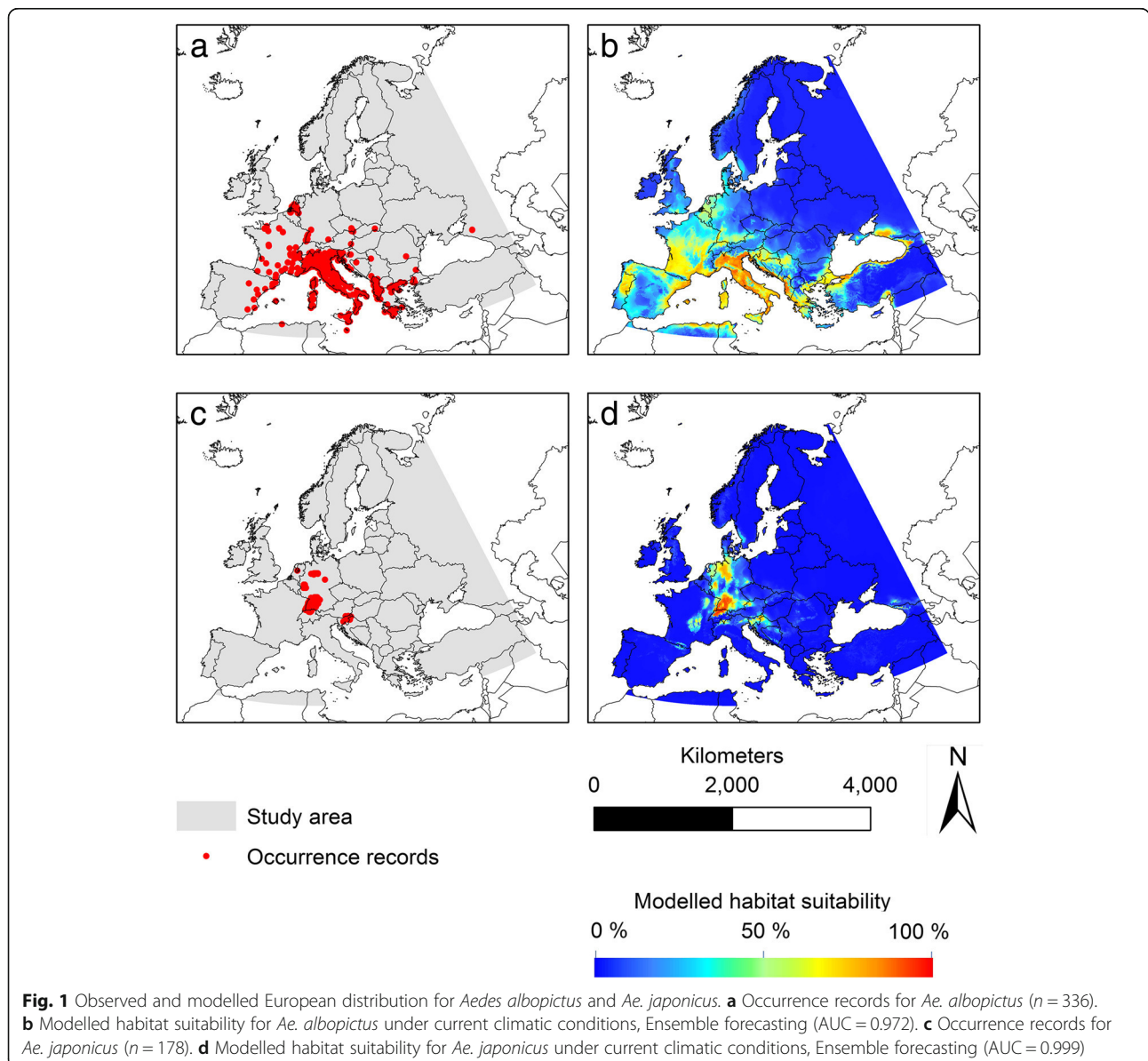
### MAXENT

In addition to providing habitat suitability maps for the two mosquito species under current and future climatic conditions, we aimed to further investigate the modelled species-habitat relationship with regard to a comparison of the modelled temperature and precipitation niches of the two species. For this, we focused on the maximum entropy niche modelling approach (MAXENT, [42, 43]) for the following reasons: the MAXENT approach is one of the most commonly employed algorithms to model species potential ranges (e.g. [44]), it scores well in comparative studies (e.g. [37]) and the modelled niche function is relatively easy to handle from a mathematically point of view [45]. According to Baldwin [46], the maximum entropy approach is relatively insensitive to spatial errors associated with location data, requires few locations to construct useful models and performs better than other presence only modelling algorithms. These may be especially important issues considering *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* as non-native invasive species in Europe. We used the Maximum entropy approach as implemented in the freeware MAXENT (version 3.3.3 k [42, 43]). We used the default setting with 20 replications but only linear, quadratic and product features (c.f. [45]). One-variable models were displayed as one-variable-response-curves using R (version 3.2.1, [www.r-project.org](http://www.r-project.org)) and compared between the two species. These curves reflect the dependence of predicted habitat suitability on each environmental variable. We only show response curves for variables for those the one-variable-models score an AUC value of at least 0.75 for both species.

## Results

### Ensemble forecasting under current and future climatic conditions

According to our modelling results, suitable habitat conditions for the two invasive mosquito species *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* can currently be found in distinct areas within Europe (Figs. 1 and 2). Suitable habitat conditions and thus potential distribution of *Ae. albopictus* was projected to be currently restricted to southern Europe, which can be characterized by Mediterranean climatic conditions (warm or hot, dry summers and mild or cool, wet winters). In contrast, *Ae. japonicus* is projected to find suitable conditions within the climatically more temperate regions in central



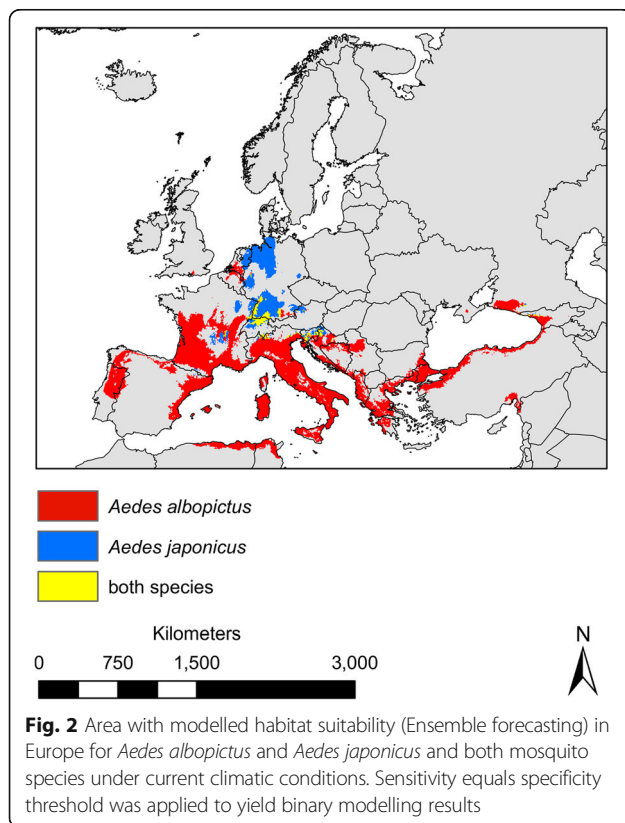
Europe. Only in a few regions (the Upper Rhine Valley in Germany, France and Switzerland, parts of southern Germany, Switzerland and Slovenia as well as small regions in northern Italy, Austria and Croatia) both species are projected to find currently suitable climatic conditions, potentially leading to a co-occurrence in these regions (Fig. 2).

For both species the modelled habitat suitability (Fig. 1b, d) reflect the observed distribution (Fig. 1a, c) of both species quite well. The AUC values for the consensus models resulting from the Ensemble forecasts are high, with 0.972 for *Ae. albopictus* and 0.999 for *Ae. japonicus*. The AUC values for the single models are given in Additional file 2: Table S2.

*Aedes albopictus* is modelled to expand its potential range in Europe north-eastwards under future climatic

conditions (Fig. 3), with large parts of France, the Benelux region and parts of Germany becoming climatically suitable for the species. Generally, the climatic suitability will increase area-wide across nearly whole Europe. These rises are consistent over all four RCP-scenarios. Under the RCP 2.6, which is associated to the lowest temperature increase in the face of climate change, the increase of projected habitat suitability for *Ae. albopictus* is comparably lowest, whereas the projected increase of habitat suitability is highest for the RCP 8.5 which is associated to the highest temperature increase.

Compared to the increased habitat suitability for *Ae. albopictus*, *Ae. japonicus* is projected to find decreasingly suitable habitats under future climatic conditions (Fig. 4). Depending on the time period and RCP



considered, *Ae. japonicus* is modelled to only find suitable habitat conditions in southern Germany and very small regions in the High Tatras.

**Variable importance**

Considering the permutation variable importance as a measure for the variables contribution to the MAXENT model (Table 1), the mean temperatures of coldest quarter showed for both species the highest values. In second place are mean temperature of warmest quarter for *Ae. albopictus* and annual precipitation for *Ae. japonicus*.

**One-variable response curves (MAXENT)**

As depicted in the one-variable response curves (Fig. 5), the modelled niche function for *Ae. japonicus* shows a lower temperature optimum than that of *Ae. albopictus*; this is true for the variables mean temperature of the coldest quarter and mean temperature of the warmest quarter. Furthermore, *Ae. japonicus* is modelled to have a narrower niche considering these variables as well as for the variables temperature annual range and annual precipitation. For the latter two variables the modelled optima are rather similar for the both species. The response curves for the variables precipitation of warmest quarter and precipitation seasonality are not shown in Fig. 5 as the one-variable models for at least one of the

two considered mosquito species has an AUC value of less than 0.75 and thus, the one-variable model is of low predictive power. The AUC values for the one-variable models for all six variables and the two species are given in Table 2.

**Discussion**

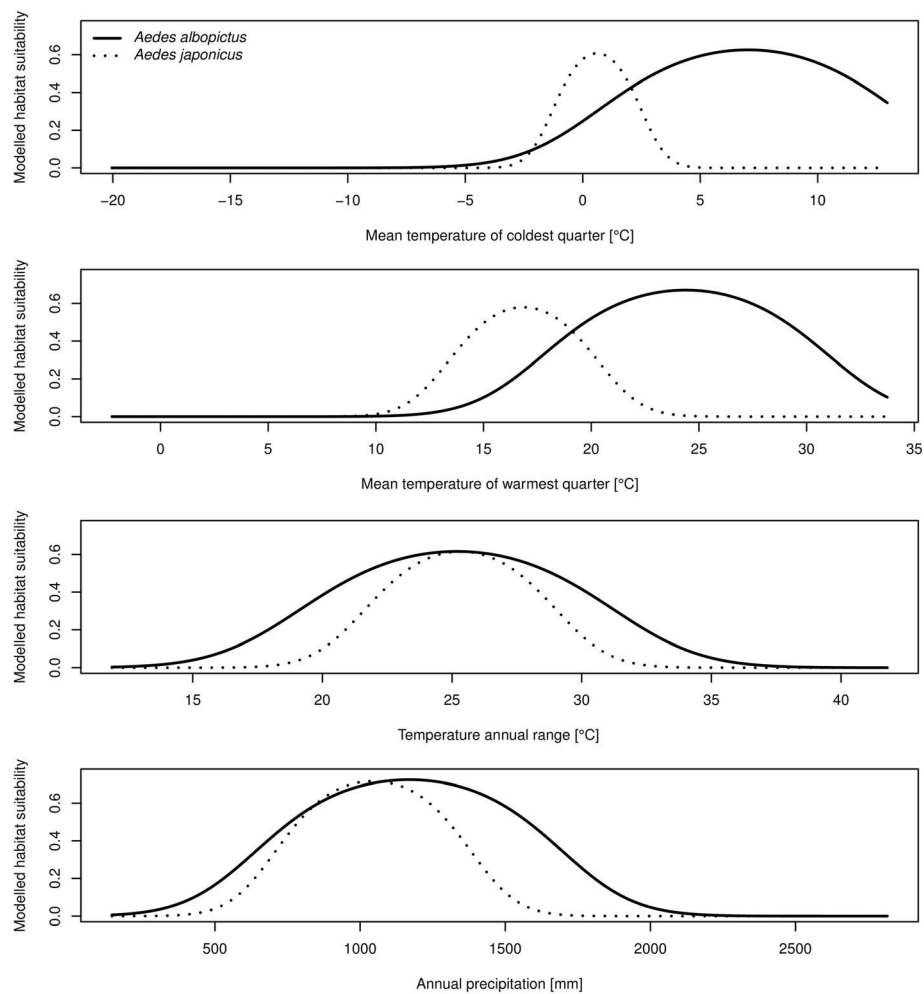
Mosquitoes can pose a serious threat to human health as they function as vectors for serious diseases. Facing risks from undeliberate introductions of non-native species together with range expansions facilitated by changing temperature regimes, modelling distribution of vector species is urgently needed. Here, we modelled the ecological niches and habitat suitability for the two mosquito species *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* within their invasive range under current and future climate in Europe using an Ensemble forecasting approach based on ten commonly applied niche modelling algorithms.

The results are broadly consistent with previous studies [17, 18, 23] despite different algorithms, different sets of explaining variables and different, more recent sets of occurrence data. This robustness of modelling indicated the reliability of modelling results.

The pattern of areas with modelled suitable habitat conditions as well as the one-variable response curves reflect the differences in temperature requirements of both species. Under current climate, *Ae. albopictus*, assumed to be adapted to warmer temperatures (Additional file 3: Table S3), is projected to find suitable conditions in the Mediterranean region, where generally higher temperatures prevail. *Ae. japonicus*, assumed to be adapted to comparably colder temperatures (Additional file 3: Table S3), is projected to find suitable habitat conditions in the more temperate regions in central Europe. These results are also reflected by a narrower modelled niche for *Ae. japonicus* with lower temperature optima compared to *Ae. albopictus*.

**Potential distribution under current climatic conditions**

Both species find suitable habitat conditions under current climate in distinct areas within Europe: *Ae. albopictus* within the Mediterranean regions in southern Europe and *Ae. japonicus* within the more temperate regions of central Europe. Only in a few regions do suitable habitat conditions overlap for both species. These results are in accordance with the currently observed distribution of the species (Additional file 4: Figure S1). The first European record for *Ae. albopictus* dates back to 1979, when the species was found in Albania. In 1990, *Ae. albopictus* was recorded for the first time in Italy. Since then, the species has successfully established in large parts of the Mediterranean region in southern Europe [24] (e.g. Italy [47–49], southern France [50] and Romania [51]). *Aedes japonicus* was recorded for the



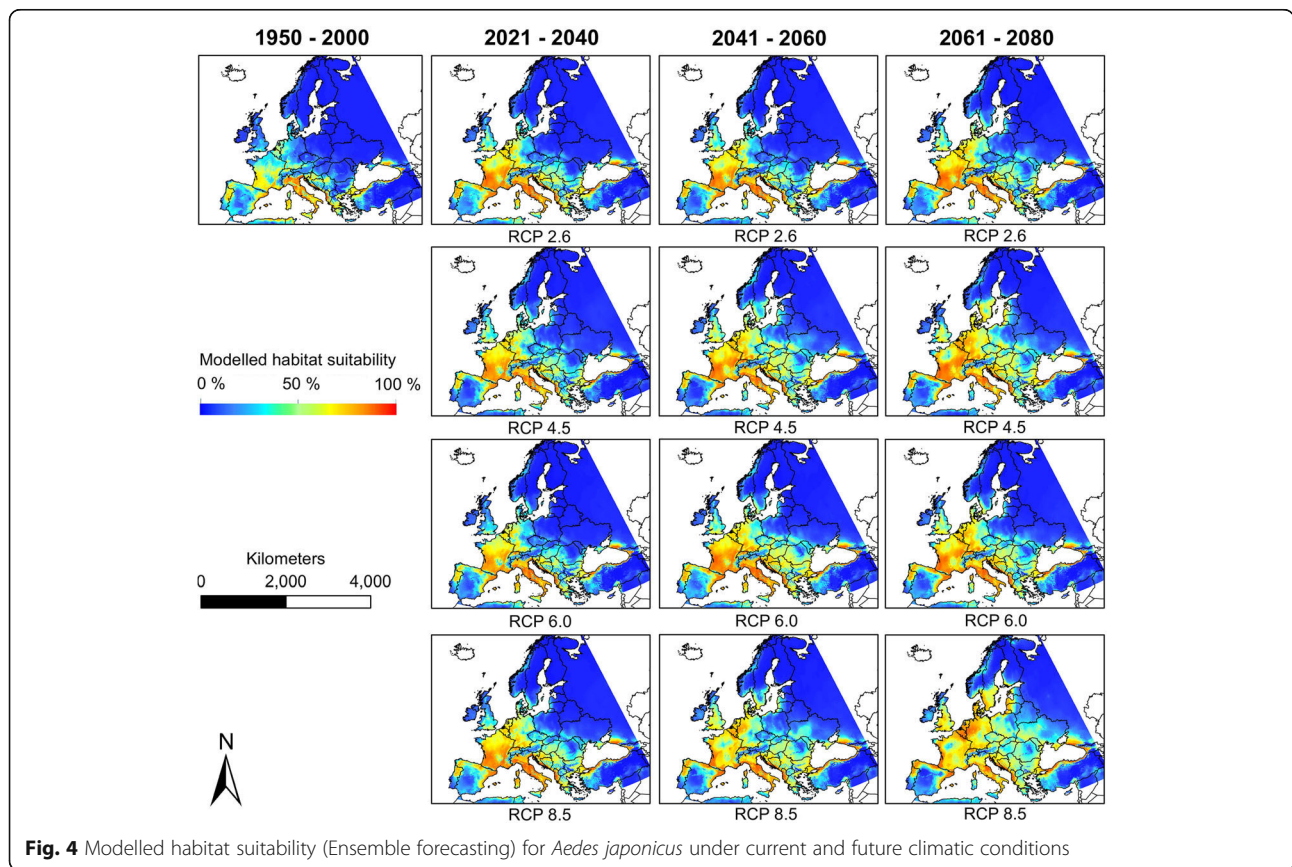
**Fig. 3** Modelled habitat suitability (Ensemble forecasting) for *Aedes albopictus* under current and future climatic conditions

first time in 2000 in France, but was quickly eradicated [52]. Currently, *Ae. japonicus* is known from six European countries [30], including Belgium [26], The Netherlands [30], and is regarded as established in Switzerland [26], Austria and Slovenia [29]. Since 2008, *Ae. japonicus* has been continuously recorded in Germany, with potentially three established populations (in the German federal states North Rhine-Westphalia, Baden-Württemberg, Rhineland-Palatinate and Bavaria [18, 29, 53]). Although *Ae. albopictus* has repeatedly been trapped during the last few years in southern Germany (e.g. [22], together with *Ae. japonicus* [54]), it seems questionable if those individuals belong to established populations. In 2015, co-occurrence of *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* was observed in northern Italy [55].

#### Temperature and precipitation requirements

In addition to projecting the habitat suitability, we compared the modelled niche functions of the two invasive

species by means of one-variable models using MAX-ENT. As has been suggested by others ([20, 56, 57]), *Ae. albopictus* seems to be adapted to warmer climates than *Ae. japonicus*. Therefore, we expected patterns of habitat suitability in Europe reflecting the species' temperature requirements (higher temperatures in the south, higher habitat suitability for *Ae. albopictus*; lower temperatures in the north, higher habitat suitability for *Ae. japonicus*). This hypothesis is supported by the one-variable response curves regarding the two temperature variables. The response curves for *Ae. albopictus* show a higher temperature optimum considering the temperatures of coldest and warmest quarter, respectively. *Aedes japonicus* is known to be a cold tolerant mosquito species; however, it has been shown that higher temperature can positively affect the development of larvae of *Ae. japonicus*, at least to some extent, whereas temperatures exceeding a certain temperature may be inhibitory [8]. Thus, the southernmost limits of the European range for



**Fig. 4** Modelled habitat suitability (Ensemble forecasting) for *Aedes japonicus* under current and future climatic conditions

*Ae. japonicus* might be ascribed to limiting high temperatures.

The optimum of about 25 °C for the mean temperature of the warmest quarter matches the optimal temperature for adult longevity under laboratory conditions and field conditions stated by [58]. Delatte et al. [57] found the optimal temperature for immature stage development to be about 30 °C and is thus slightly above the optimum of 25 °C.

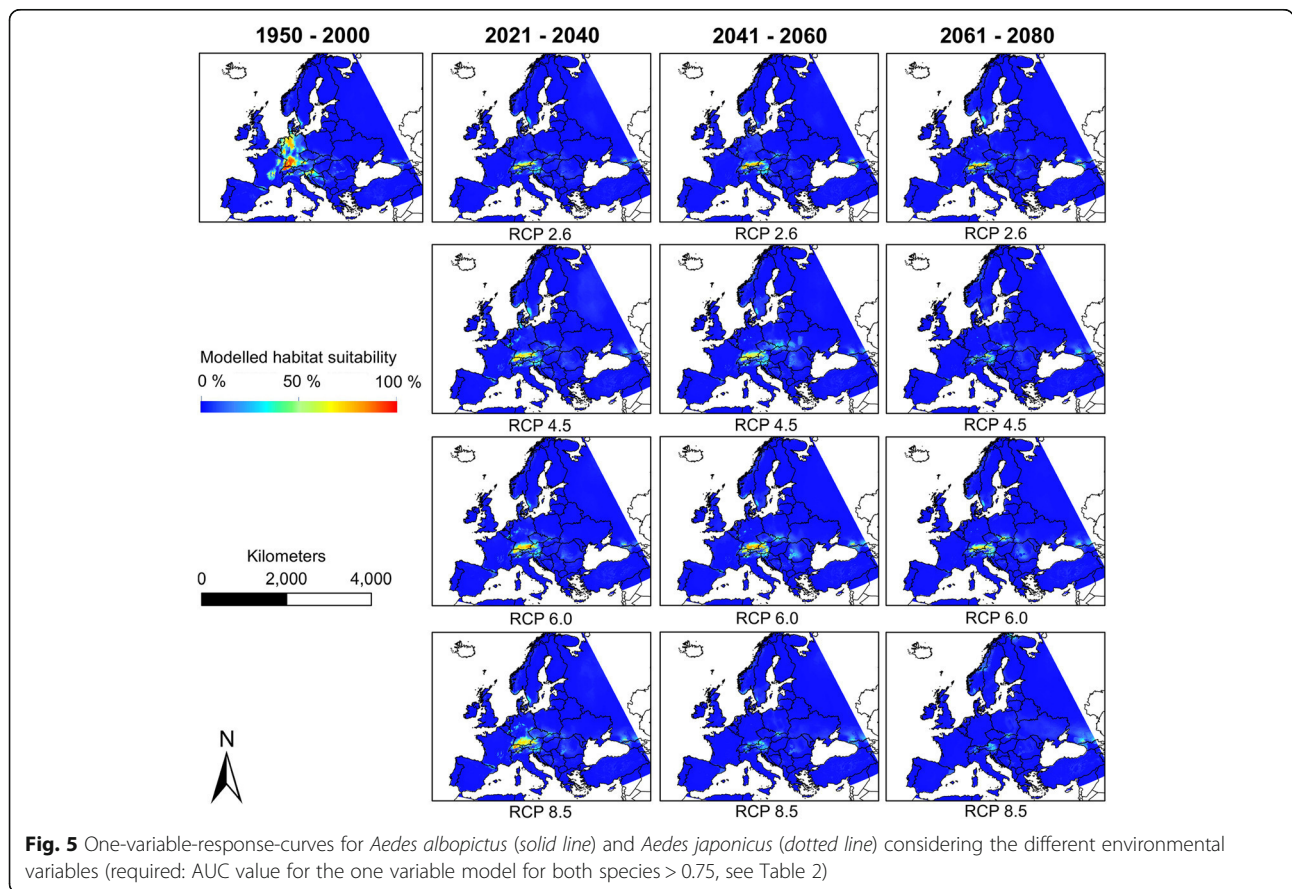
The response curves indicate a narrower temperature niche for *Ae. japonicus* compared to *Ae. albopictus*, which mirrors the formers much smaller native range. The

**Table 1** Relative variable importance (MAXENT) in %. The permutation importance provides estimates of relative contributions of the environmental variables to the MAXENT model

Variables	<i>Ae. albopictus</i>	<i>Ae. japonicus</i>
Mean temperature of warmest quarter	22.9	1.9
Mean temperature of coldest quarter	50.3	42.2
Temperature annual range	7.3	0.2
Precipitation of warmest quarter	6.6	11
Annual precipitation	9.2	39.5
Precipitation seasonality	3.6	5.2

geographically larger native range of *Ae. albopictus* comprises a much wider range of temperatures with higher mean temperatures (Additional file 3: Table S3). It must be kept in mind, however, that the native range niches of species may differ strongly from the invasive range niches (cf. [23]) due to adaptations during the invasion processes.

Considering the modelled precipitation niches the pattern is not as clear. Both species are reliant on the availability of small aquatic habitats for egg deposition, which requires a certain amount of precipitation during summer months. We hypothesized that precipitation requirements would be similar for both species. This assumption is reflected by both species showing quite similar niches considering the variable annual precipitation (i.e. similar requirements in terms of amplitude and optimum of annual precipitation). However, the one variable response curves do not account for interactions between variables. Thus, a certain amount of precipitation in a warmer or cooler climate leads to very different evaporation rates and therefore very different egg laying habitat compositions. It has been suggested that the role of human water supply to provide breeding sites for both species may be even more important than precipitation conditions [49] and it may thus be assumed that there is no clear relationship between the occurrence of



*Ae. albopictus* and precipitation. This is in accordance with the comparably low contribution of the precipitation variables to the MAXENT model for *Ae. albopictus*. On the other hand, the relatively high contribution of the variable annual precipitation to the MAXENT model for *Ae. japonicus* which may be explained by the relatively high precipitation amounts within the northern Alpine foothills (Switzerland), where stable populations of *Ae. japonicus* are known (e.g. [19]).

**Interspecific concurrence**

*Aedes albopictus* has proven to be a superior competitor to *Ae. japonicus* in artificial container habitats, showing higher overwintering survival and securing more food resources in larval habitats [20, 59]. More specifically, *Ae. albopictus* larvae showed higher survivorship, shorter developmental time and higher estimated population growth rate compared to *Ae. japonicus* in competition experiments [20]. This can be partly compensated for by timing of the life-cycle stages of *Ae. japonicus*. Compared to larvae of *Ae. albopictus*, larvae of *Ae. japonicus* can be found earlier in the year [8]. Furthermore, the ability to establish earlier in spring and to remain active for longer in autumn is a characteristic, which, on the

one hand, supports the assumed higher cold tolerance of the species, and secondly, allows *Ae. japonicus* to circumvent intense larval competition or avoid temporal overlap of larval stages with those of co-occurring species in the often highly density-dependent, resource-limited environment of the larval habitat [8]. However, compared to *Ae. albopictus*, *Ae. japonicus* generally seems to have a lower intrinsic capacity for population growth and is considered a weak larval competitor [8].

**Table 2** AUC values for the one-variable models, mean average over 20 replications ± standard deviation. Response curves for the variables for which the one variable model yields an AUC value of at least 0.75 for both species are shown in Fig. 5

Variable	<i>Ae. albopictus</i>	<i>Ae. japonicus</i>
Mean temperature of warmest quarter	0.818 ± 0.002	0.840 ± 0.003
Mean temperature of coldest quarter	0.851 ± 0.001	0.924 ± 0.001
Temperature annual range	0.790 ± 0.001	0.915 ± 0.002
Precipitation of warmest quarter	0.593 ± 0.004	0.901 ± 0.002
Annual precipitation	0.764 ± 0.002	0.864 ± 0.002
Precipitation seasonality	0.554 ± 0.003	0.779 ± 0.002



### Assessment of modelling performance

Two key limitations should be kept in mind when interpreting the results of habitat suitability modelling for *Ae. japonicus*. First, the assumption that the distribution of *Ae. japonicus* in Europe is in equilibrium with its environmental conditions may be violated due to dispersal limitation as the species is considered to be currently in the process of spreading. Secondly, the time period of occurrence data does not match the time period of environmental variables. The occurrence records date from 2009 to 2015; however, empirical data on climatic conditions were not available for Europe for this time period, but only for 1950 up to 2000. Climatic conditions have changed in the interim.

The modelling of *Ae. albopictus* does not pose the same problems as the occurrence records used for modelling also date from 1950 to 2000, thus overlapping with the climate data. Differences in the patterns of projected habitat suitability as well as the modelled niche functions between *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* might not only be attributed to differences in the ecology of the two species but could be ascribed to a certain extent to different assumptions underlying the modelling processes. However, to test whether the same trends still hold true, the incorporation of more recent climatic data would be necessary but was not feasible at the moment.

The use of satellite imagery in species distribution modelling certainly yields valuable information (as recently shown by [60]). However, we here considered climatic effects determine species distribution or habitat suitability at a coarser spatial scale.

### Future distribution

*Aedes albopictus* is considered to be the most invasive mosquito species in the world [6, 24]). Against the background of its vector competence, this species is assumed to become a major threat to public health in Europe [24]. According to our results, there is a clear expansion of the area with modelled habitat suitability for *Ae. albopictus* in Europe under projected climate change. The projected range expansion of *Ae. albopictus* in Europe is in accordance with the assumption that the species is adapted to warmer climatic conditions and will be thus promoted by global warming. In contrast, *Ae. japonicus* is assumed to be adapted to temperate climatic conditions [29]. Under future climatic conditions the potential range of this species (i.e. the area with modelled habitat suitability) seems to decrease. The projected range reduction is probably attributed to increasing temperatures as previously suggested ([8]). Moreover, *Ae. japonicus* is considered a low competing species, and its projected range restriction induced by climate change may additionally be decreased by further spread of *Ae. albopictus* in Europe in the face of climate change [8]. However,

the projected decrease of the potential range for *Ae. japonicus* under climate change is based on the assumption that *Ae. japonicus* is not able to adapt to higher temperature [8]. Results from current monitoring suggest that *Ae. japonicus* tends to expand its current European range and will be able to colonise new territories in central Europe [53, 55], facilitated by human-mediated, passive transportation [53].

Both species are reliant on the availability of small aquatic habitats for egg deposition and thus on a certain amount of precipitation ([59]). The projected reduction of precipitation in the face of climate change (IPCC, [61]) is assumed to be less important for the two mosquito species compared to the projected raise in temperature in Europe. However, in the face of climate change, precipitation could become an important limiting factor driving the southernmost borders of the European ranges of these mosquito species.

### Conclusions

Over the last few decades *Aedes albopictus* and *Ae. japonicus* have been accidentally introduced into many countries worldwide, and have shown a rapid and extensive range expansions beyond their native ranges [8]. Both species are assumed to be able to adapt to new climatic conditions outside their native range. Several characteristics of the species (high ecological plasticity, diverse larval habitats and desiccation resistance of eggs; [8]) together with extrinsic factors like increasing tourism and global trade might further promote their invasion success. Due to their vector relevance, further surveillance of the European spread for both species is necessary, focusing on regions where habitat suitability is predicted to be high under future climate scenarios. Although our models for *Ae. albopictus* and *Ae. japonicus* under future climate can be used for predictions, risk assessments and monitoring programmes, we still recommend continuously surveying the establishment and spread of the two vector species and potentially adjust models, e.g. considering the potential of niche evolution of mosquito species.

### Additional files

**Additional file 1: Table S1.** Spearman correlation coefficients of the six environmental variables provided by worldclim data ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)) within the study area: mean temperature of warmest quarter (bio10); mean temperature of coldest quarter (bio11); temperature range (bio07); precipitation of warmest quarter (bio18); annual precipitation (bio12); precipitation seasonality (bio15). (DOCX 14 kb)

**Additional file 2: Table S2.** AUC values for the single models as well as for the consensus model resulting from the Ensemble forecasting including all ten single models. (DOCX 13 kb)

**Additional file 3: Table S3.** Temperature conditions for *Aedes albopictus* and *Ae. japonicus* within the native range derived from the worldclim data ([www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)) (DOCX 15 kb)

**Additional file 4: Figure S1.** Observed European distribution for *Aedes albopictus* and *Ae. japonicus*. Occurrence records as used for modelling: assembled by Kraemer MUG et al. [25] and Koch et al. [17] for *Ae. albopictus* and by Schaffner et al. [26]; Huber et al. [27]; Huber et al. [19]; Krebs et al. [28]; Zielke et al. [29]; Melaun et al. [18] and Zielke et al. [30] for *Ae. japonicus*. The records were adjusted to the raster of the environmental variables (about 10 × 10 km). (PNG 5199 kb)

**Abbreviations**

ANN: Artificial neural networks; AUC: Area under the receiver operating characteristic curve; CTA: Classification tree analysis; FDA: Flexible discriminant analysis; GAM: Generalized additive models; GBM: Generalized boosted models; GLM: Generalized linear models; IPCC: Intergovernmental Panel on Climate Change; MARS: Multivariate adaptive regression splines; MAXENT: Maximum entropy approach; RF: Random forest algorithm; SDM: Species distribution model; SRE: Surface range envelope

**Acknowledgements**

The present study was funded by the ERA-Net BiodivERsA, with the national funders DFG KL 2087/6-1, FWF I-1437 and ANR-13-EBID-0007-01 as part of the 2012–13 BiodivERsA call for research proposals and by the German Federal Ministry of Food and Agriculture (BMEL) through the Federal Office for Agriculture and Food (BLE), grant number 2819105115.

**Funding**

The present study was funded by the ERA-Net BiodivERsA, with the national funders DFG KL 2087/6-1, FWF I-1437 and ANR-13-EBID-0007-01 as part of the 2012–13 BiodivERsA call for research proposals and by the German Federal Ministry of Food and Agriculture (BMEL) through the Federal Office for Agriculture and Food (BLE), grant number 2819105115. The funding bodies had no role in the design of the study and collection, analysis, and interpretation of the data and in writing the manuscript.

**Availability of data and material**

Not applicable.

**Authors' contributions**

SC, SK conceived and designed the study. SC, LKK compiled the data. SC performed the analysis. SC, LKK, JK, SK contributed to the writing of the manuscript. All authors read and approved the final version of the manuscript.

**Competing interests**

The authors declare that they have no competing interests.

**Consent for publication**

Not applicable.

**Ethics approval and consent to participate**

Not applicable.

Received: 13 July 2016 Accepted: 21 October 2016

Published online: 04 November 2016

**References**

1. Walther G, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pyšek P, Kühn I, et al. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol Evol.* 2009; 24(12):686–93.
2. Pompe S, Hanspach J, Badeck F, Klotz S, Thuiller W, Kühn I. Climate and land use change impacts on plant distributions in Germany. *Biol Lett.* 2008; 4(5):564–7.
3. Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, Naujokaitis-Lewis I, Sutcliffe PR, Patrica R, et al. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecol Lett.* 2013;16(12):1424–35.
4. Guisan A, Zimmermann NE. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Model.* 2009;135(2):147–86.

5. Paupy C, Delatte H, Bagny L, Corbel V, Fontenille D. *Aedes albopictus*, an arbovirus vector: from the darkness to the light. *Microbes Infect.* 2009; 11(14–15):1177–85.
6. Buhagiar J. A second record of *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Diptera: Culicidae) in Malta. *Eur Mosquito Bull.* 2009;27:65–7.
7. Bonizzoni M, Gasperi G, Chen X, James AA. The invasive mosquito species *Aedes albopictus*: current knowledge and future perspectives. *Trends Parasitol.* 2013;29(9):460–8.
8. Kaufman MG, Fonseca DM. Invasion biology of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae). *Annu Rev Entomol.* 2014;59:31–49.
9. Bartlett-Healy K, Unlu I, Obenauer P, Hughes T, Healy S, Crepeau T, et al. Larval mosquito habitat utilization and community dynamics of *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol.* 2012; 49(4):813–24. Available from: <http://jme.oxfordjournals.org/content/49/4/813>.
10. Boes KE, Ribeiro JMC, Wong A, Harrington LC, Wolfner MF, Sirot L. Identification and characterization of seminal fluid proteins in the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*. *PLoS Negl Trop Dis.* 2014;8(6), e2946.
11. Marx Gómez J, Sonnenschein M, Vogel U, Winter A, Rapp B, Giesen N, editors. Oldenburg: BIS-Verlag. ISBN 978-3-8142-2317-9.
12. Ngoagouni C, Kamgang B, Nakouné E, Paupy C, Kazanji M. Invasion of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) into central Africa: what consequences for emerging diseases. *Parasit Vectors.* 2015;8:191.
13. Medlock JM, Snow KR, Leach S. Potential transmission of West Nile virus in the British Isles: an ecological review of candidate mosquito bridge vectors. *Med Vet Entomol.* 2005;19(1):2–21.
14. Becker N, Geier M, Balczun C, Bradersen U, Huber K, Kiel E, et al. Repeated introduction of *Aedes albopictus* into Germany, July to October 2012. *Parasitol Res.* 2013;112(4):1787–90.
15. Kampen H, Werner D. Out of the bush: the Asian bush mosquito *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera, Culicidae) becomes invasive. *Parasit Vectors.* 2014;7(1):1.
16. Pluskota B, Jöst A, Augsten X, Stelzner L, Ferstl I, Becker N. Successful overwintering of *Aedes albopictus* in Germany. *Parasitol Res.* 2016;115(8): 3245–7.
17. Koch LK, Cunze S, Werblow A, Kochmann J, Dörge DD, Mehlhorn H, et al. Modeling the habitat suitability for the arbovirus vector *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitol Res.* 2015;115(3):957–64.
18. Melaun C, Werblow A, Cunze S, Zotzmann S, Koch LK, Mehlhorn H, et al. Modeling of the putative distribution of the arbovirus vector *Ochlerotatus japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitol Res.* 2015; 114(3):1051–61.
19. Huber K, Schuldt K, Rudolf M, Marklewitz M, Fonseca DM, Kaufmann C, et al. Distribution and genetic structure of *Aedes japonicus japonicus* populations (Diptera: Culicidae) in Germany. *Parasitol Res.* 2014;113(9):3201–10.
20. Armistead JS, Arias JR, Nishimura N, Lounibos LP. Interspecific larval competition between *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae) in Northern Virginia. *J Med Entomol.* 2008;45(4):629–37.
21. Kampen H, Zielke D, Werner D. A new focus of *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera, Culicidae) distribution in Western Germany: rapid spread or a further introduction event. *Parasit Vectors.* 2012;5(1):1–6.
22. Werner D, Kronefeld M, Schaffner F, Kampen H. Two invasive mosquito species, *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus japonicus*, trapped in southwest Germany, July to August 2011. *Euro Surveill.* 2012;17(4):20067.
23. Fischer D, Thomas SM, Niemitz F, Reineking B, Beierkuhnlein C. Projection of climatic suitability for *Aedes albopictus* Skuse (Culicidae) in Europe under climate change conditions. *Glob Planet Chang.* 2011;78(1):54–64.
24. Medlock JM, Hansford KM, Schaffner F, Versteirt V, Hendrickx G, Zeller H, et al. A review of the invasive mosquitoes in Europe: ecology, public health risks, and control options. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 2012;12(6):435–47.
25. Kraemer MUG, Sinka ME, Duda KA, Mylne A, Shearer FM, Barker CM, et al. Data from: The global compendium of *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* occurrence. Scientific Data. 2015.
26. Schaffner F, Kaufmann C, Hegglin D, Mathis A. The invasive mosquito *Aedes japonicus* in Central Europe. *Med Vet Entomol.* 2009;23(4):448–51.
27. Huber K, Pluskota B, Jöst A, Hoffmann K, Becker N. Status of the invasive species *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in southwest Germany in 2011. *J Vector Ecol.* 2012;37(2):462–5.
28. Krebs T, Bindler P, L'Ambert G, Toty C, Perrin Y, Jourdain F. First establishment of *Aedes japonicus japonicus* (Theobald, 1901) (Diptera, Culicidae) in France in 2013 and its impact on public health. *J Vector Ecol.* 2014;39(2):437–40.

29. Zielke DE, Werner D, Schaffner F, Kampen H, Fonseca DM. Unexpected patterns of admixture in German populations of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) underscore the importance of human intervention. *PLoS One*. 2012;9(7), e99093.
30. Zielke DE, Ibáñez-Justicia A, Kalan K, Merdić E, Kampen H, Werner D. Recently discovered *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) populations in The Netherlands and northern Germany resulted from a new introduction event and from a split from an existing population. *Parasit Vectors*. 2015;8(1):40.
31. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*. 2005; 25(15):1965–78.
32. Ramirez J, Jarvis A. High resolution statistically downscaled future climate surfaces. Cali: International Center for Tropical Agriculture (CIAT), CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture, and Food Security (CCAFS); 2008.
33. Meinshausen M, Smith SJ, Calvin K, Daniel JS, Kainuma MLT, Lamarque J-F, et al. The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. *Clim Change*. 2011;109(1–2):213–41.
34. IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC Fifth Assessment Report (AR5). New York: University Press; 2013.
35. Araujo MB, New M. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol Evol*. 2007;22(1):42–7.
36. Segurado P, Araujo MB. An evaluation of methods for modelling species distributions. *J Biogeogr*. 2004;31(10):1555–68.
37. Elith J, Graham C, Anderson RP, Dudik M, Ferrier S, Guisan A, et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 2006;29(2):129–51.
38. Marmion M, Luoto M, Heikkinen RK, Thuiller W. The performance of state-of-the-art modelling techniques depends on geographical distribution of species. *Selected Papers on Spatially Explicit Landscape Modelling. Current practices and challenges*. 2009;220(24):3512–20.
39. Thuiller W, Georges D, Engler R. Package 'biomod2'. Available from: <https://cran.r-project.org/web/packages/biomod2/>. Accessed Dec 2015.
40. Reiss H, Cunze S, König K, Neumann H, Kröncke I. Species distribution modelling of marine benthos. A North Sea case study. *Mar Ecol Prog Ser*. 2011;442:71–86.
41. Liu C, White M, Newell G, Pearson R. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *J Biogeogr*. 2013;4:778–89.
42. Phillips SJ, Miroslav D, Schapire RE. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*. 2004.
43. Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model*. 2006;190(3):231–59.
44. Warren DL, Seifert SN. Ecological niche modeling in Maxent. The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecol Appl*. 2011;21(2):335–42.
45. Cunze S, Tackenberg O. Decomposition of the maximum entropy niche function - a step beyond modelling species distribution. *Environ Model Softw*. 2015;72:250–60.
46. Baldwin RA. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy*. 2009;11(4):854–66.
47. Giorgio C, Romeo B, Marco C. Survey on *Aedes albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae) infestation in Desenzano del Garda (Brescia province-Italy). *Boll Ist Ent 'G Grandi' Univ Bologna*. 1994;48:211–7.
48. Urbanelli S, Bellini R, Carrieri M, Sallicandro P, Celli G. Population structure of *Aedes albopictus* (Skuse): the mosquito which is colonizing Mediterranean countries. *Heredity*. 2000;84(3):331–7.
49. Roiz D, Rosa R, Arnoldi D, Rizzoli A. Effects of temperature and rainfall on the activity and dynamics of host-seeking *Aedes albopictus* females in northern Italy. *Vector Borne Zoonotic Dis*. 2010;10(8):811–6.
50. Roche B, Léger L, L'Ambert G, Lacour G, Foussadier R, Besnard G, et al. The spread of *Aedes albopictus* in Metropolitan France: contribution of environmental drivers and human activities and predictions for a near future. *PLoS One*. 2015;10(5), e0125600.
51. Prioteasa LF, Dinu S, Fălcută E, Ceianu CS. Established population of the invasive mosquito species *Aedes albopictus* in Romania, 2012–14. *J Am Moquito Contr*. 2015;31(2):177–81.
52. Schaffner F, Chouin S, Guilloteau J. First record of *Ochlerotatus (Finlaya) japonicus japonicus* (Theobald, 1901) in metropolitan France. *J Am Moquito Contr*. 2003;19(1):1–5.
53. Zielke DE, Walther D, Kampen H. Newly discovered population of *Aedes japonicus japonicus* (Diptera: Culicidae) in Upper Bavaria, Germany, and Salzburg, Austria, is closely related to the Austrian/Slovenian bush mosquito population. *Parasit Vectors*. 2016;9(1):163.
54. Werner D, Kampen H. *Aedes albopictus* breeding in southern Germany, 2014. *Parasitol Res*. 2015;114(3):831–4.
55. Seidel B, Montarsi F, Huemer HP, Indra A, Capelli G, Allerberger F, et al. First record of the Asian bush mosquito, *Aedes japonicus japonicus*, in Italy: invasion from an established Austrian population. *Parasit Vectors*. 2016;9(1):284.
56. Grim DC, Jackson BT, Paulson SL. Abundance and bionomics of *Ochlerotatus j. japonicus* in two counties in southwestern Virginia. *J Am Moquito Contr*. 2007;23(3):259–63.
57. Delatte H, Gimonneau G, Triboire A, Fontenille D. Influence of temperature on immature development, survival, longevity, fecundity, and gonotrophic cycles of *Aedes albopictus*, vector of chikungunya and dengue in the Indian Ocean. *J Med Entomol*. 2009;46(1):33–41.
58. Brady OJ, Johansson MA, Guerra CA, Bhatt S, Golding N, Pigott DM, et al. Modelling adult *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* survival at different temperatures in laboratory and field settings. *Parasit Vectors*. 2013;6(1):351.
59. Medlock JM, Hansford KM, Versteirt V, Cull B, Kampen H, Fontenille D, et al. An entomological review of invasive mosquitoes in Europe. *B Entomol*. 2015;105(6):637–63.
60. Neteler M, Roiz D, Rocchini D, Castellani C, Rizzoli A. Terra and aqua satellites track tiger mosquito invasion: modelling the potential distribution of *Aedes albopictus* in north-eastern Italy. *Int J Health Geogr*. 2011;10:49.
61. Pachauri RK, Mayer L. Climate change 2014. Synthesis report. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change; 2015. p. 151.

Submit your next manuscript to BioMed Central and we will help you at every step:

- We accept pre-submission inquiries
- Our selector tool helps you to find the most relevant journal
- We provide round the clock customer support
- Convenient online submission
- Thorough peer review
- Inclusion in PubMed and all major indexing services
- Maximum visibility for your research

Submit your manuscript at  
[www.biomedcentral.com/submit](http://www.biomedcentral.com/submit)



ERRATUM

Open Access



# Erratum to: *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* - two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe

Sarah Cunze<sup>1,2\*</sup>, Lisa K. Koch<sup>1,2</sup>, Judith Kochmann<sup>1,2</sup> and Sven Klimpel<sup>1,2</sup>

## Erratum

After the publication of our paper [1] we realised that, due to erroneous labelling of some figure files, Figs. 3, 4 and 5 appear out of order and are associated with wrong figure legends. The corrected versions of the three figures are included below.

We would like to apologise for this error and for any inconvenience this may have caused.

## Author details

<sup>1</sup>Institute of Ecology, Evolution and Diversity, Goethe-University, D-60438 Frankfurt/ M, Germany. <sup>2</sup>Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre, Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, D-60438 Frankfurt/ M, Germany.

Received: 17 November 2016 Accepted: 17 November 2016

Published online: 06 December 2016

## Reference

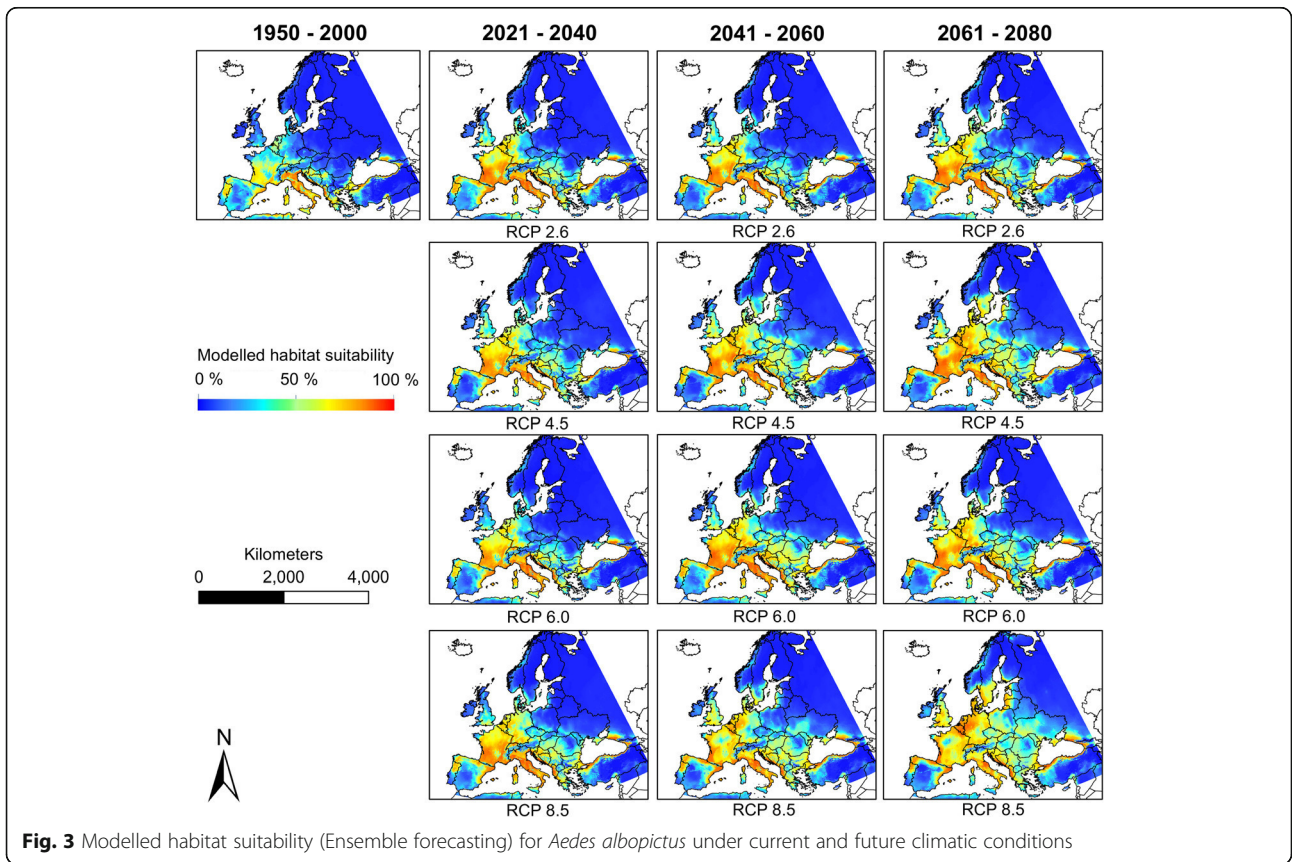
1. Cunze S, et al. *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* - two invasive mosquito species with different temperature niches in Europe. *Parasit Vectors*. 2016;9:573. doi:10.1186/s13071-016-1853-2.

\* Correspondence: sarahcunze@gmail.com

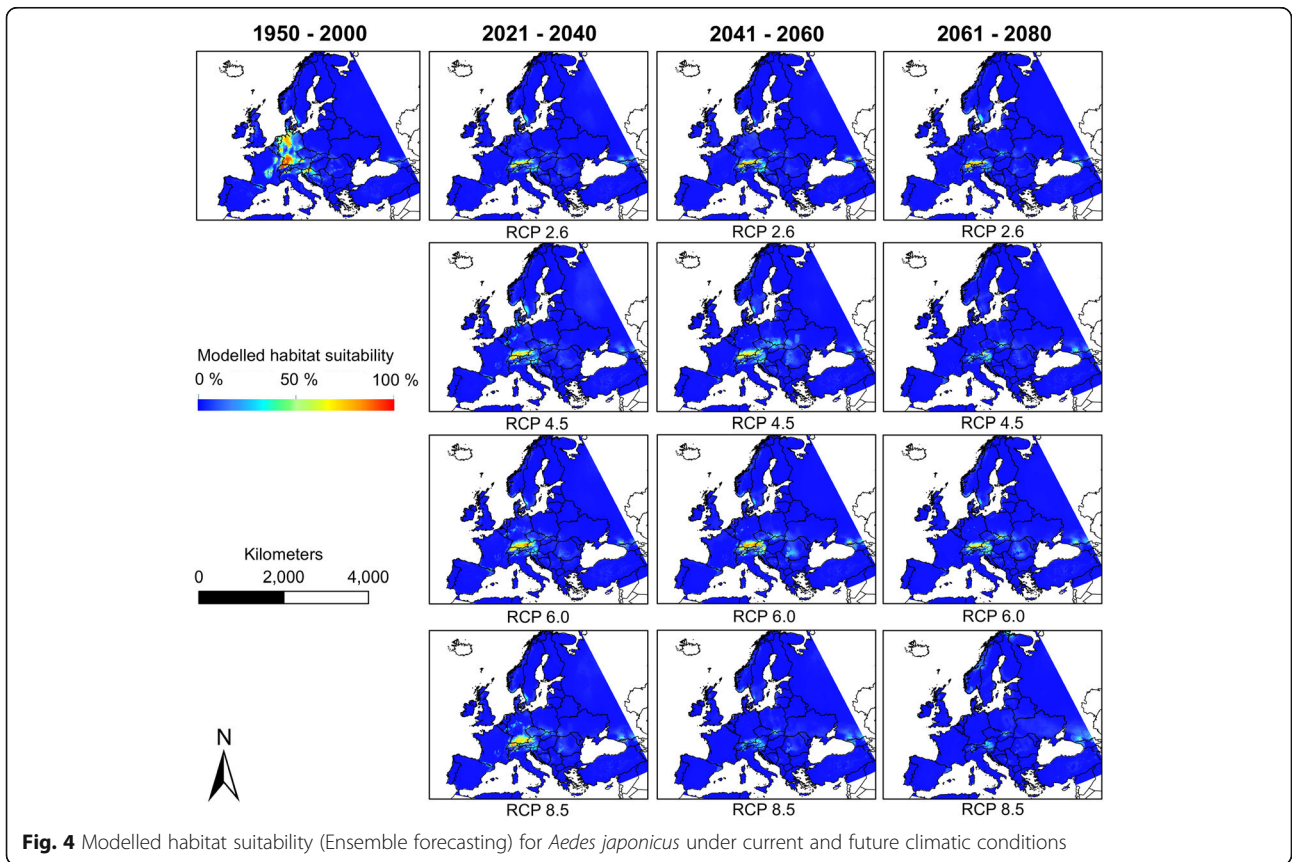
<sup>1</sup>Institute of Ecology, Evolution and Diversity, Goethe-University, D-60438 Frankfurt/ M, Germany

<sup>2</sup>Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre, Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, D-60438 Frankfurt/ M, Germany

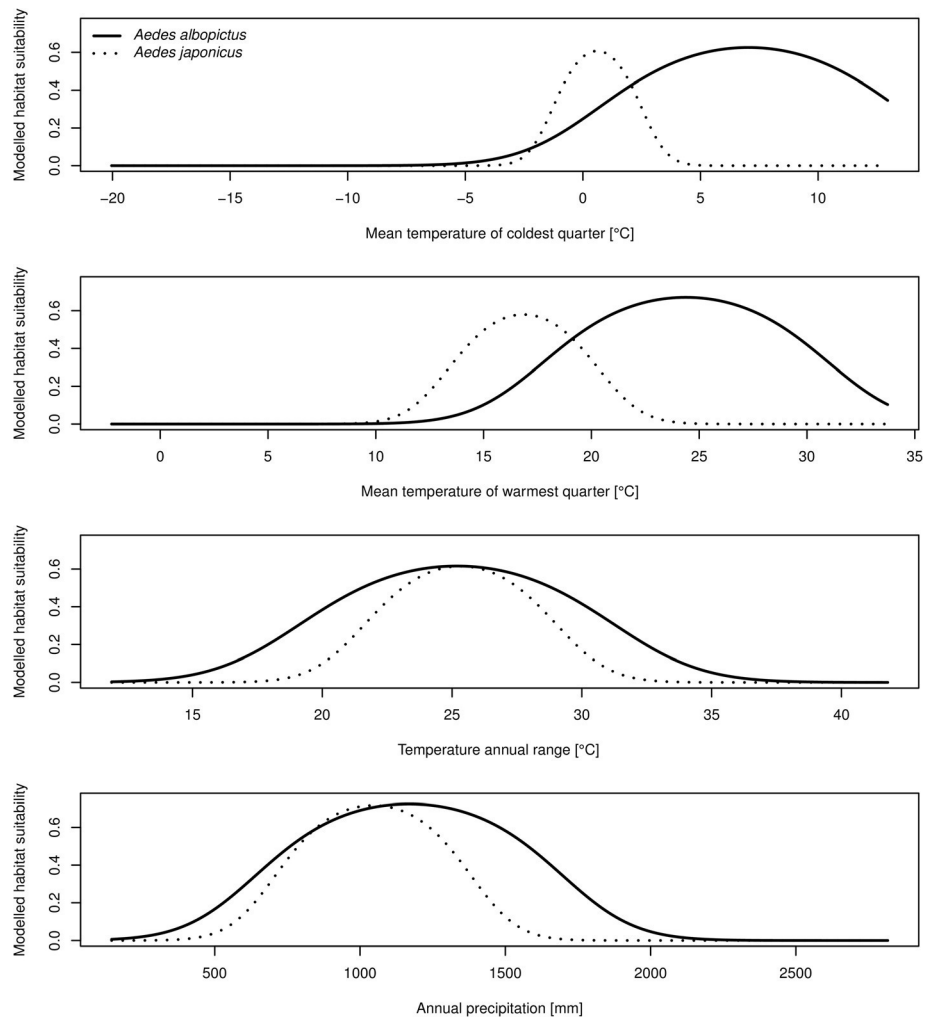




**Fig. 3** Modelled habitat suitability (Ensemble forecasting) for *Aedes albopictus* under current and future climatic conditions



**Fig. 4** Modelled habitat suitability (Ensemble forecasting) for *Aedes japonicus* under current and future climatic conditions



**Fig. 5** One-variable-response-curves for *Aedes albopictus* (solid line) and *Aedes japonicus* (dotted line) considering the different environmental variables (required: AUC value for the one variable model for both species > 0.75, see Table 2)

Erklärung der Autorenanteile und Publikation „Modeling the climatic suitability of leishmaniasis vector species in Europe“ (IV)

**Koch LK**, Kochmann J, Klimpel S, Cunze S  
Publiziert in Scientific Reports (2017) 7: 13325  
DOI: 10.1038/s41598-017-13822-1



## Anlage 4

### Erklärung zu den Autorenanteilen

an der Publikation / des Manuskripts (Titel):

Modeling the climatic suitability of leishmaniasis vector species in Europe

Status (*submitted, under review, in revision, accepted*): accepted

Ab *accepted* Name der Zeitschrift\*1: Scientific Reports

Beteiligte Autoren\*2 (Namen mit eindeutigen Kürzeln):

Lisa K. Koch (Promovierende), Judith Kochmann (JK), Sven Klimpel (SK), Sarah Cunze (SC)

### Was hat der Promovierende bzw. was haben die Koautoren beigetragen?\*3

#### (1) zu Entwicklung und Planung

Promovierender: 70%

Co-Autor SC: 15%

Co-Autor SK: 15%

#### (2) zur Durchführung der einzelnen Untersuchungen und Experimente

Promovierender: 80%

Co-Autor SC: 20%

#### (3) zur Erstellung der Datensammlung und Abbildungen

Promovierender: 90%

Co-Autor SC: 10%

#### (4) zur Analyse und Interpretation der Daten

Promovierender: 70%

Co-Autor SC: 10%

Co-Autor JK: 10%

Co-Autor SK: 10%

#### (5) zum Verfassen des Manuskripts

Promovierender: 55%

Co-Autor SC: 15%

Co-Autor JK: 15%

Co-Autor SK: 15%

Datum/Ort: Frankfurt, 07.03.18

---

Unterschrift Promovend: \_\_\_\_\_

### Zustimmende Bestätigungen der oben genannten Angaben

Unterschrift Betreuer: \_\_\_\_\_ Datum/Ort: Frankfurt

Ggfs. Unterschrift *corresponding author* : \_\_\_\_\_ Datum/Ort: Frankfurt

# SCIENTIFIC REPORTS

OPEN

## Modeling the climatic suitability of leishmaniasis vector species in Europe

Lisa K. Koch<sup>1,2</sup>, Judith Kochmann<sup>1,2</sup>, Sven Klimpel<sup>1,2</sup> & Sarah Cunze<sup>1,2</sup>

Received: 23 March 2017

Accepted: 29 September 2017

Published online: 17 October 2017

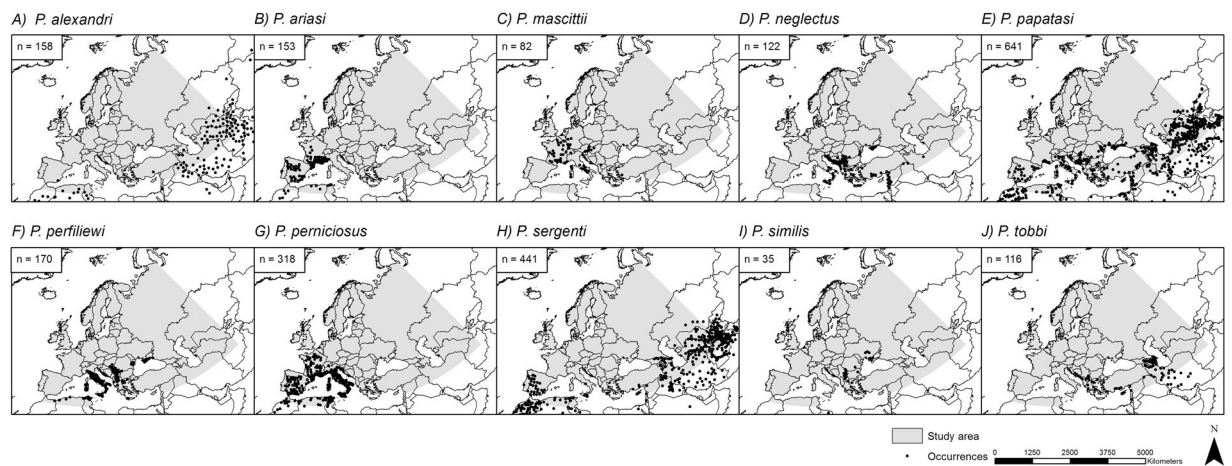
Climate change will affect the geographical distribution of many species in the future. Phlebotomine sandflies are vector species for leishmaniasis, a tropical neglected disease. We applied an ensemble forecasting niche modeling approach to project future changes in climatic suitability for ten vector competent sandfly species in Europe. Whereas the main area of sandfly distribution currently lies in the Mediterranean region, models generally projected a northwards expansion of areas with suitable climatic conditions for most species (*P. alexandri*, *P. neglectus*, *P. papatasi*, *P. perfliewi*, *P. tobbi*) in the future. The range of distribution for only two species (*P. ariasi*, *P. mascittii*) was projected to decline in the future. According to our results, a higher number of vector competent species in Central Europe can generally be expected, assuming no limitations to dispersal. We recommend monitoring for the establishment of vector species, especially in areas with projected climatic suitability for multiple vector species, as a precautionary strategy. An increased number of vector species, or a higher abundance of a single species, might result in a higher transmission risk of leishmaniasis, provided that the pathogens follow the projected range shifts.

The subfamily Phlebotominae (sandflies) includes roughly 800 species<sup>1</sup>. Whereas species of the genus *Lutzomyia* occur in the New World, species of the genera *Sergentomyia* and *Phlebotomus* are known to occur only in the Old World<sup>2–4</sup>. Generally, sandflies live in warmer regions, especially in tropical and subtropical regions between 50°N and 40°S<sup>4</sup>. Many sandfly species are established in Europe<sup>5–8</sup> and their main distribution area can be found in the Mediterranean region, e.g. Portugal, Spain, Italy, Croatia and Greece<sup>9,10</sup>.

Sandfly species are small, hematophagous insects and they are able to transmit several viral and bacterial pathogens<sup>3</sup>. Thus, they are prominent vectors for a large number of diseases, e.g. sandfly fever, summer meningitis, vesicular stomatitis, Chandipura virus encephalitis and Carrión's disease<sup>4,11</sup>. A well-known disease associated with these species is leishmaniasis<sup>6</sup>. Leishmaniasis is caused by intracellular *Leishmania* parasites. Among the diseases caused by parasites, this disease affects the second largest number of people, after malaria<sup>4,12,13</sup>. Leishmaniasis is a neglected tropical disease<sup>14</sup> and the main risk areas lay within tropical and subtropical regions. However, recent studies have shown a higher virus diversity than initially suspected in the Mediterranean area, including continental Europe, yielding a higher infection risk for people living south and east of the Mediterranean Sea<sup>4,15–22</sup>. The genus *Phlebotomus* is native to Europe<sup>23</sup>, where dogs are considered main reservoir hosts for the *Leishmania* parasites<sup>24–28</sup>. Other possible reservoir hosts are wild rodents<sup>29</sup>.

Sandflies are characterized as thermophilic, requiring high temperatures for their development and survival. For example, *Phlebotomus papatasi* females are not able to survive temperatures below 15 °C for an extended period of time under laboratory conditions<sup>30</sup>. Larvae of *P. perniciosus*, the main vector species in the Mediterranean area, immobilize and die when exposed to cold temperatures between 2 °C and 10 °C<sup>9,31</sup>. Temperature is therefore considered an essential factor for the development and survival of different life stages, and thus, it influences the geographical distribution of sandflies<sup>23,32</sup>. Precipitation and moisture also play an important role in the sandflies' life cycle. In comparison to other arthropod disease-vectors such as mosquitoes, sandflies do not lay their eggs in water and do not have an aquatic life phase. However, sufficient moisture is still important for egg survival<sup>30,31</sup>. On the other hand, heavy rainfall can restrict flight activity, limit resting site availability for adult sandflies and kill immature stages<sup>33</sup>.

<sup>1</sup>Goethe-University, Institute of Ecology, Evolution and Diversity, Frankfurt/Main, D-60438, Germany. <sup>2</sup>Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, Senckenberg Biodiversity and Climate Research Centre, Frankfurt/Main, D-60325, Germany. Correspondence and requests for materials should be addressed to L.K.K. (email: [Lisa.Koch@senckenberg.de](mailto:Lisa.Koch@senckenberg.de))



**Figure 1.** Observed occurrence points of different sandfly species. Original occurrence data points (n) based on literature searches for all ten sandfly species. Note that the number of occurrence points depicted here is bigger than the number of occurrences used in the models (see also Table 1 and Material and Methods). The grey area shows the considered study area. Projected coordinate system: Europe Albers Equal Area Conic. For visualization, maps were built using Esri ArcGIS 10.3<sup>77</sup> ([www.esri.com/software/arcgis](http://www.esri.com/software/arcgis)).

Under future climate change, many sandfly species are expected to expand their ranges in Europe<sup>1,6,9,32,34–36</sup>. However, the extent of their spread as a result of climate change also depends on their dispersal ability<sup>37</sup>. Chances of a far-reaching natural dispersal (>300 m)<sup>38</sup> seem rather low due to the reduced flying abilities of sandflies, but might be compensated for by increasing global trade and travel activities, which would introduce the species quickly beyond current ranges.

The risk of establishment of leishmaniasis in Central and Northern Europe depends on a northward shift of both vector and parasite species. A climate change induced expansion of vector competent species would at the same time lead to an expansion of the risk area for leishmaniasis if disease transmitting *Leishmania* parasites were also able to survive and establish in expanding vector populations. *Leishmania infantum* and *Leishmania tropica* are already established in southern European countries<sup>7</sup>. An increase in the introduction of rescued stray dogs, main reservoir hosts of *Leishmania* parasites, from these areas leads to a spread of the parasites further north<sup>27</sup>. Despite several vector sandfly species and parasitic *Leishmania* species already established in Europe, leishmaniasis is still a largely understudied topic in Central and Northern Europe.

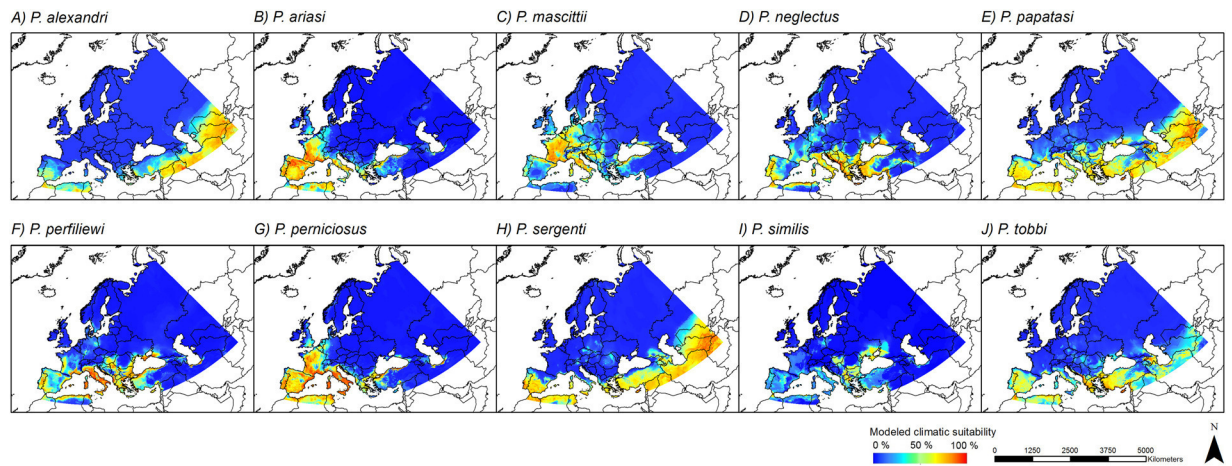
The aim of this study was to investigate the climatic suitability under current and future climatic conditions for ten different sandfly species in Europe using ecological niche modeling (ENM). We focused on species that are currently established in Southern Europe<sup>9,10</sup>. Eight of the considered sandfly species (i.e. *P. alexandri*, *P. ariasi*, *P. neglectus*, *P. papatasi*, *P. perfliewi*, *P. perniciosus*, *P. sergenti* and *P. tobbi*) are recognized as vector competent species for leishmaniasis, while the vector competence of two species (i.e. *P. mascittii* and *P. similis*) has not been verified yet but is strongly suspected<sup>27,39</sup>. The species mainly occur in the Mediterranean region. Some, more cold tolerant species (like *P. mascittii*, *P. perniciosus* and *P. ariasi*) have also been found in more moderate climate regions in Central Europe, like northern France, parts of Swiss, Austria, Belgium and Germany<sup>4,7,8,40</sup>.

Although there have been several studies on the distribution of phlebotomine species<sup>28,37,41,42</sup>, to our knowledge, an extensive modeling approach including several sandfly vector species and the latest RCP scenarios is still missing. We applied an ensemble forecasting approach<sup>43</sup>, which is considered to return a more robust estimation of the habitat suitability compared to single algorithms, which have primarily been used in previous studies. More specifically, we created maps presenting changes in climatic suitability to identify species advancing or retreating under future climate change. We also projected the diversity of the vector species under current and future climatic conditions in Europe to identify future regions prone to new establishments of different sandfly species. The occurrence of vector species is regarded as a risk factor for outbreaks of leishmaniasis in temperate areas<sup>7,32</sup>, however, there are several other factors, primarily the distribution of the associated parasites and its developmental requirements, that should be taken into account for future modeling and risk assessments (first attempts e.g. Pigott *et al.* or Fischer *et al.*<sup>35,44</sup>) to inform efforts to help slow down or even prevent the spread of the disease.

## Results

The main distribution area for most of the considered species is located in southern Europe. Only a few species, *P. ariasi*, *P. mascittii* and *P. perniciosus*, are distributed in parts of Central Europe (e.g. France) (Fig. 1). The observed distribution is well represented in our modeling results under current climatic conditions (Fig. 2), with AUCs > 0.95 (Supplementary Table S1) in the consensus model for all ten sandfly species. It can be noted that for some species the area of modeled current climatic suitability exceeds the area of observed occurrences. For example, despite projected climatic suitability, *P. ariasi* is currently not observed in large parts of Italy, Greece and parts of Turkey.

Under future climatic conditions (here displayed for the time period 2061–2080, RCP 8.5, Fig. 3), most of the considered species are projected to expand their potential range (becoming climatically suitable in the future) in Central and Northern Europe reaching the island of Great Britain and Scandinavia. A few species, especially



**Figure 2.** Modeled current climatic suitability. Modeled climatic suitability (consensus model) for all ten sandfly species under current climate conditions. Data was provided by worldclim<sup>67,68</sup>. Projected coordinate system: Europe Albers Equal Area Conic. For visualization, maps were built using Esri ArcGIS 10.3<sup>77</sup> ([www.esri.com/software/arcgis](http://www.esri.com/software/arcgis)).

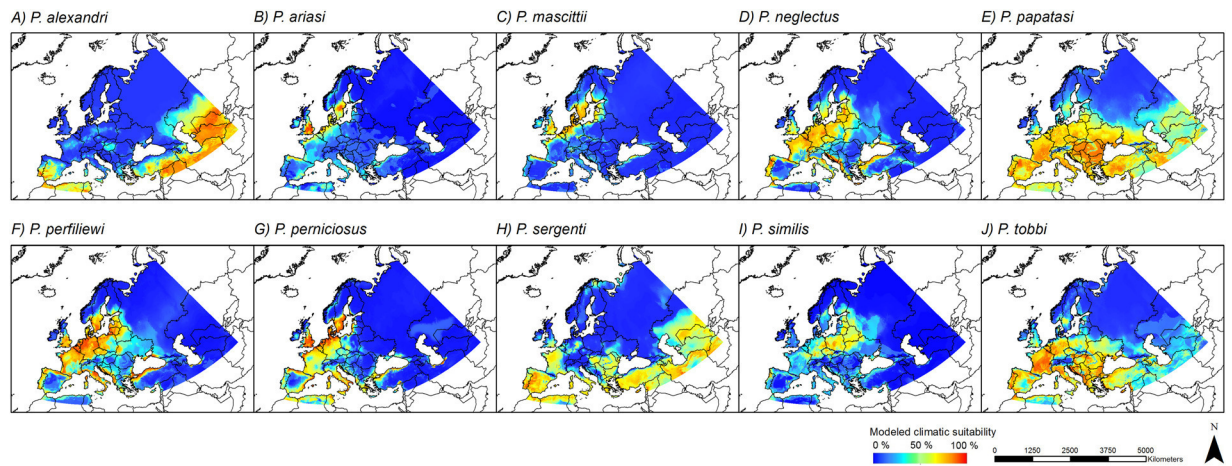
Species	Occurrence records	AUC ensemble models	Binary model threshold
<i>Phlebotomus alexandri</i>	68	0.986	42.65
<i>Phlebotomus ariasi</i>	126	0.992	53.8
<i>Phlebotomus mascittii</i>	71	0.994	61.15
<i>Phlebotomus neglectus</i>	113	0.986	49.55
<i>Phlebotomus papatasi</i>	385	0.955	65.05
<i>Phlebotomus perfliewi</i>	168	0.989	48.15
<i>Phlebotomus perniciosus</i>	299	0.985	57.55
<i>Phlebotomus sergenti</i>	208	0.976	63.95
<i>Phlebotomus similis</i>	31	1	58.9
<i>Phlebotomus tobbi</i>	116	0.986	50.45
<b>Total</b>	<b>1585</b>		

**Table 1.** Model specifications. Occurrence points used for modeling, modeling evaluation (AUC) and binary model thresholds [%].

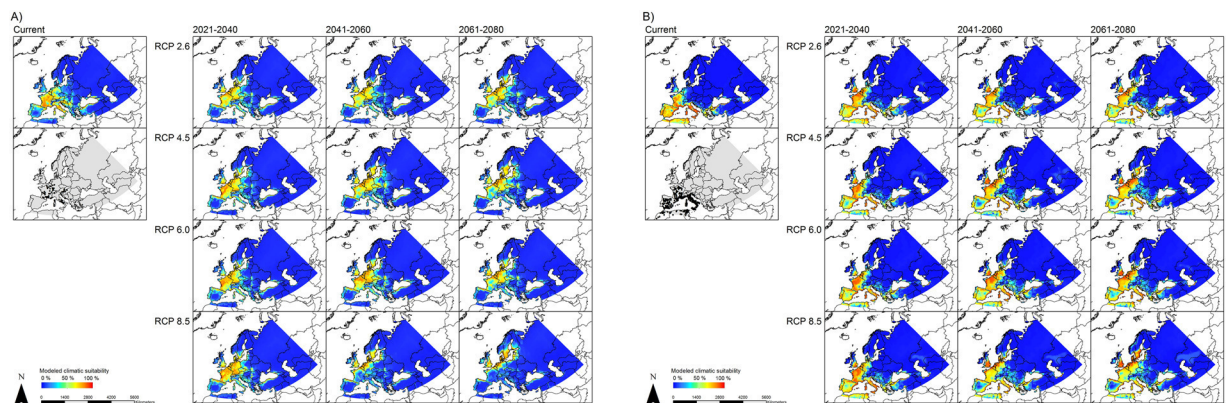
*P. ariasi* and *P. mascittii*, seem to become solely restricted to northern distributions. According to our models, these species will no longer find adequate conditions in their current range of distribution, i.e. in Spain, the Mediterranean area and France, but only further north on the island of Great Britain, in Scandinavia and along the North Sea coast. However, the strong decline of climatically suitable habitats for *P. mascittii* can be explained by the strong climatic changes under the scenario RCP 8.5. While the RCP scenarios 2.6, 4.5 and 6.0 predict areas of Central Europe as climatically suited for the species in the future, they clearly differ from the RCP 8.5 scenario (Fig. 4A). Under the RCP 8.5 scenario the climatic conditions in this area are modeled not to be suitable, i.e. they fall outside the species' niche/requirements (maybe too dry in summer). On the other hand, models for *P. perniciosus* predict an increase of climatically suitable areas towards the north over time in the future (Fig. 4B).

The aforementioned results are also summarized in the maps showing changes in climatic suitability (Fig. 5), in which the projections of climatic suitability under current conditions are compared to those under future conditions during the time period of 2061–2080 and RCP 8.5. The ten investigated sandfly species can be clearly categorized into: projected expansion (green area larger than red area; *P. alexandri*, *P. neglectus*, *P. papatasi*, *P. perfliewi*, *P. tobbi*), decline (red area larger than green area; *P. ariasi*, *P. mascittii*) and shift (green and red area of roughly the same size; *P. perniciosus*, *P. sergenti*). For *P. similis* the situation is unclear, which may at least partly be explained by the relatively low number of occurrence data (31) and the therefore small areas projected to be climatically suitable under current or future conditions. However, for species like *P. alexandri*, *P. perniciosus* and *P. tobbi*, the climatic conditions are projected to remain suitable over the considered time period (current to 2061–2080) in Southern Europe including southeastern regions as well as the Mediterranean area (indicated in yellow, Fig. 5).

The area possessing climatically suitable habitats is projected to expand across the time periods and all RCP scenarios for many of the considered sandfly species. Thus, our generated species diversity maps (Fig. 6) reveal that the number of sandfly species projected to find climatically suitable habitats in Northern and especially Central Europe (northern France, Belgium, the Netherlands, Germany, Denmark and parts of Great Britain and Scandinavia) increases. The number of sandfly species with projected climatic habitat suitability ranges between



**Figure 3.** Modeled future climatic suitability. Modeled climatic suitability (consensus model) for all ten sandfly species under future climate conditions (2061–2080 and RCP 8.5, GCM CSIRO-Mk3.6.0). Projected coordinate system: Europe Albers Equal Area Conic. For visualization, maps were built using Esri ArcGIS 10.3<sup>77</sup> ([www.esri.com/software/arcgis](http://www.esri.com/software/arcgis)).



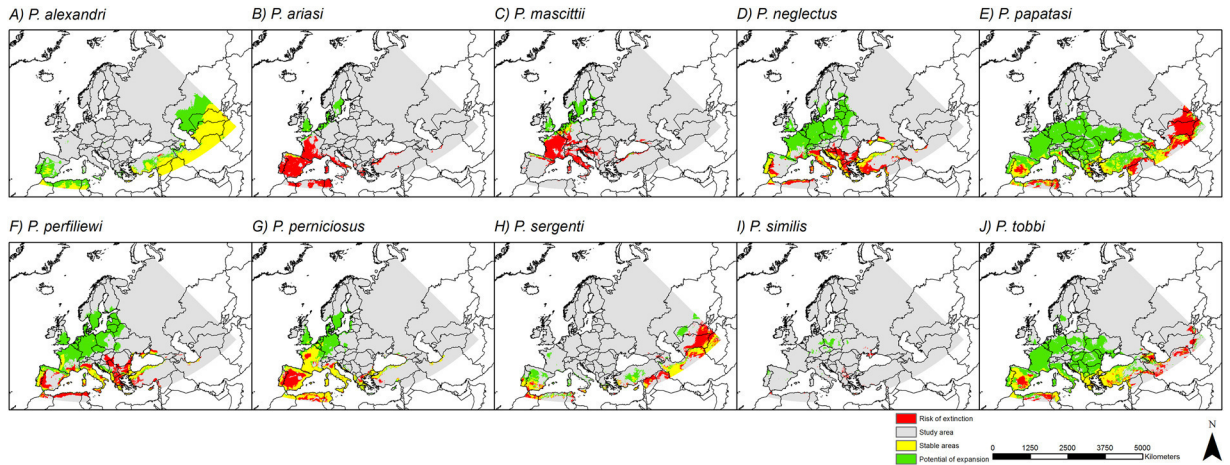
**Figure 4.** Modeling results for *P. mascittii* and *P. perniciosus*. Modeled climatic suitability (consensus model) for *Phlebotomus mascittii* (A) and *P. perniciosus* (B) under current and future climate conditions. Data were provided by worldclim<sup>67,68</sup> (current climate conditions) and the global circulation model CSIRO-Mk3.6.0<sup>72</sup> (future climate conditions). Projected coordinate system: Europe Albers Equal Area Conic. For visualization, maps were built using Esri ArcGIS 10.3<sup>77</sup> ([www.esri.com/software/arcgis](http://www.esri.com/software/arcgis)).

one and three under current conditions in these areas, and increases up to five species under the RCP 2.6 and up to seven species under the RCP 8.5 (2061–2080).

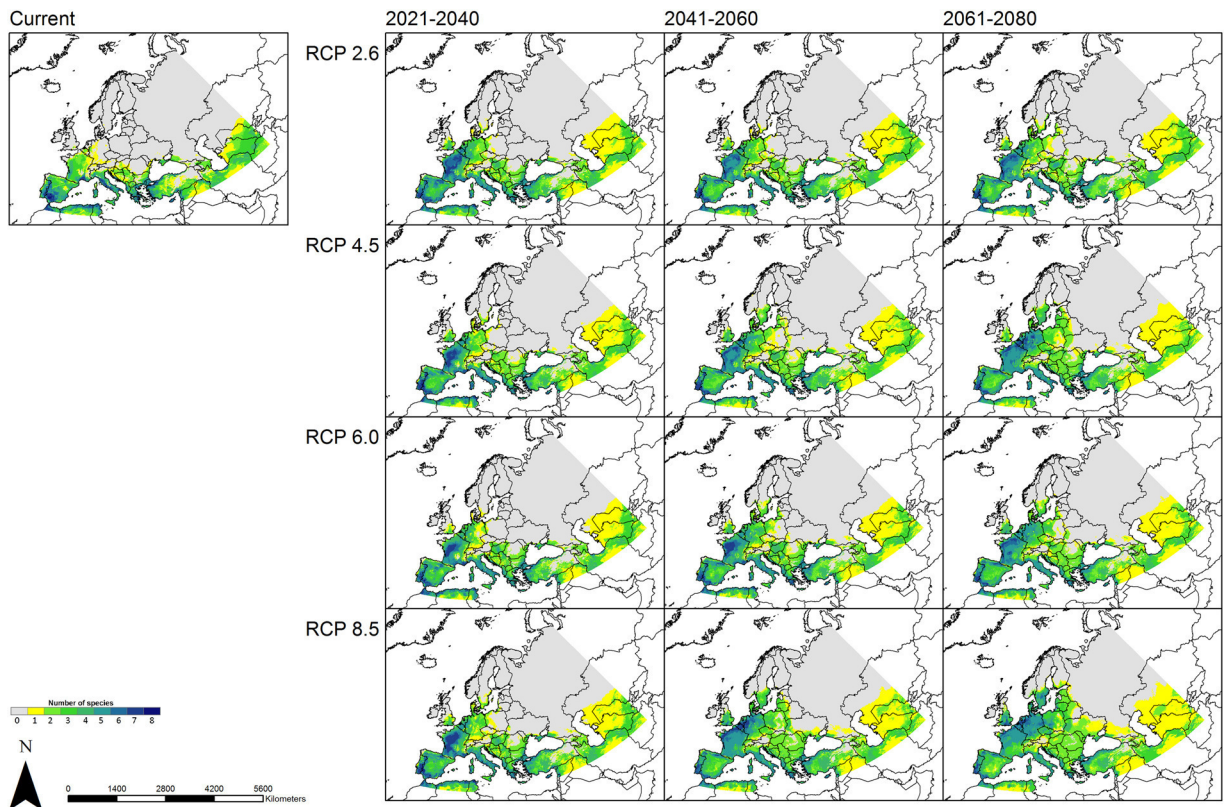
The most important variable shaping the distribution of the species (all 10 species averaged) in the models (all algorithms averaged) (Supplementary Tables S2–S4) is the mean temperature of the coldest quarter (BIO11), followed by the annual temperature range (BIO7) and the temperature of the warmest quarter (BIO10). The three precipitation predictor variables (BIO15, BIO18 and BIO19) are generally less important for nearly all species than the considered temperature variables. Only for *P. alexandri*, precipitation of the warmest quarter (BIO18) is the most important variable.

## Discussion

Climate change is expected to impact species' potential ranges and thus, also affect species composition in an area. Phlebotomine sandflies, generally characterized as thermophilic species, are assumed to be restricted to areas with warmer climatic conditions, i.e. mainly to the tropics and subtropics. Hence, in Europe, the Mediterranean area is currently assumed to be the only region with suitable climatic conditions where sandflies could potentially occur<sup>1</sup>. However, as a consequence of climate warming, phlebotomine sandflies could expand their potential range towards the north in Europe. Due to their associated health threat for the transmission of leishmaniasis, there is a strong interest in investigating the potential establishment risk of these species. Here, we used ecological niche modeling, a frequently used tool to estimate climate change induced range shifts (e.g. Elith *et al.*<sup>45</sup>), in order to identify areas with climatically suitable habitat conditions for ten different sandfly species in Europe under present-day and future climate. With regard to the number of vector competent species, our work is the most comprehensive study of which we are aware. We included all ten sandfly species that are listed by the ECDC (data



**Figure 5.** Projected changes in climatic suitability. Comparisons of currently climatically suitable habitats to future climatically suitable habitats (2061–2080; RCP 8.5) based on the binary modeling. Areas with a risk of extinction (red) = areas with suitable climatic conditions only under current conditions; areas with a potential of expansion (green) = areas with suitable climatic conditions only under future conditions; stable areas (yellow) = areas with suitable climatic conditions under current and future conditions. Projected coordinate system: Europe Albers Equal Area Conic. For visualization, maps were built using Esri ArcGIS 10.3<sup>77</sup> ([www.esri.com/software/arcgis](http://www.esri.com/software/arcgis)).



**Figure 6.** Species diversity. These maps are based on the binary modeling summing up the number of sandfly species across the study area under current and future climate conditions. Projected coordinate system: Europe Albers Equal Area Conic. For visualization, maps were built using Esri ArcGIS 10.3<sup>77</sup> ([www.esri.com/software/arcgis](http://www.esri.com/software/arcgis)).

from April 2017) as vector competent sandfly species in Europe<sup>9,10</sup>. We considered the RCP scenarios from the fifth Assessment Report<sup>46</sup>, and applied the consensus of 10 modeling algorithms in an ensemble approach. This kind of approach has to our knowledge never been used before for sandfly species. Nevertheless, our results are largely in agreement with other studies using different approaches<sup>41,42</sup>.

In general, models under current climatic conditions largely reflect the observed distribution of the ten investigated sandfly species, with most species occurring in the Mediterranean region. In some areas, however, the models seem to overestimate climatic suitability, i.e. despite predictions of suitable climatic conditions species have not yet been recorded there (e.g. *P. ariasi*). This overestimation could be ascribed to different aspects, such as limited dispersal ability, which puts the area out of reach for the species, other factors not related to climatic conditions, or insufficient sampling to detect species' presence. According to the models underlying a future climate, most of the species, especially *P. neglectus*, *P. papatasi* and *P. tobbi*, are projected to expand their potential area, leading to a projected higher diversity of vector species in Central Europe (especially the Netherlands, Belgium, Germany, Poland and the Czech Republic) in the future, which generally corroborates findings of similar ecological niche models<sup>41,42</sup>. Slight differences can be explained by the fact that we used the latest data on future climatic conditions. Under future conditions, climatically suitable areas for sandflies not only include the Mediterranean area but also regions in Central and Northern Europe, e.g. countries like Austria, Switzerland and Germany, and even regions in Scandinavia and the island of Great Britain. Only a few of the here investigated species show different patterns, namely *P. ariasi* and *P. mascittii*. Their different patterns might be due to their divergent temperature requirements. *P. mascittii* and *P. ariasi* are known to predominantly inhabit cooler and humid regions<sup>47</sup>. Similar to the northernmost distributed *P. mascittii*<sup>8,48</sup>, *P. ariasi* has not often been recorded in the meso-mediterranean bioclimatic zone (sensu Barón *et al.*<sup>49</sup>: altitude: 600–900 m, annual rainfall: 600–1000 mm and mean temperature of 13–17 °C), but instead at higher altitudes in the colder supra-mediterranean bioclimatic zone (sensu Barón *et al.*<sup>49</sup>: altitude: 900–1800 m, annual rainfall: 1000–1600 mm and mean temperature of 8–13 °C)<sup>47</sup>. These species might be benefitting less from climate change, which is reflected in the decline of climatically suitable areas under future conditions.

According to our results, winter temperature was found to be the most important variable shaping the distributional patterns of the sandfly species in Europe. These results are consistent with other studies identifying the temperature during winter months as an important factor influencing the diapausing of eggs and the survival of sandflies<sup>9,32</sup>. Temperature seasonality was identified as the second most important variable, showing a gradient from west (low) to east (high), i.e. oceanic vs continental climate, and thus, differentiates the species occurrences in longitudinal direction. The third most important predictor variable according to our models was the temperature of the warmest quarter (BIO10). This is not surprising for thermophilic sandfly species as their distributions correspond to warmer areas that provide temperatures above 15.6 °C for at least several months a year<sup>9</sup>. In contrast to the temperature variables, the three precipitation variables were of lower importance. Although sandflies need a certain amount of moisture for their development and survival<sup>30,31</sup>, heavy rainfalls can kill adults and immature stages<sup>9,33</sup>. In contrast to sandflies, other dipteran species like mosquitoes<sup>50</sup> have an aquatic life phase and rely on water for breeding. For *Aedes albopictus*, a vector competent mosquito species, summer precipitation was suggested to become a limiting factor reducing climatic suitability for the species in the Mediterranean region in the future<sup>51</sup>. As sandflies lack an aquatic life phase, changes in precipitation patterns projected for the future<sup>9,32</sup> should therefore be considered less important for their projected ranges.

Ensemble forecasting is based on many algorithms with specific underlying assumptions and data requirements for each algorithm. This method has previously been criticized<sup>52</sup>, however, ensemble forecasting yields a robust estimation of the climatic habitat suitability and is a state-of-the-art approach commonly used to project species' potential distributions under current and future climatic conditions<sup>43,53</sup>. To obtain reliable results, models generally require that occurrence data reflect the actual distribution of the species (no sampling bias) and that all relevant variables that might influence the spatial distribution of the species are included in the model. With regard to occurrence data, no country-specific monitoring for sandflies exists, therefore, we relied on literature data, but found no obvious data bias (i.e. no explicit pattern of missing occurrences from single countries).

Our models were based on temperature and precipitation variables. However, the distribution of sandflies might also depend on other environmental factors, e.g. soil type, land-use, or wind which can impair their flight activity<sup>38,54</sup>. These variables are typical characteristics of the sandflies' microhabitats<sup>38,49,55,56</sup> and are assumed to influence the species' distribution on a smaller spatial scale<sup>57</sup>. Here, we only used climatic variables that are considered important drivers for large-scale distributional patterns in Europe<sup>23,32,57</sup>.

In addition, biotic interaction (e.g. interspecific competition) is a disregarded factor in ecological niche modeling. This is also an important issue considering the projected sandfly diversity. A higher number of species potentially occurring in a certain area may also lead to higher competition between them. For example, the gain in climatically suitable habitats modeled for *P. perniciosus*, which is the main vector species of *Leishmania infantum* in the Mediterranean area<sup>58,59</sup> could be partly diminished due to the occurrence of outcompeting species. Although *P. perniciosus* is found under a broader range of climatic conditions (in two main bioclimatic zones)<sup>47</sup> and has a high ecological plasticity, potentially enabling the species to adopt faster to changing climatic conditions, the highly specialized *P. ariasi* seems to outcompete *P. perniciosus*, especially in cooler regions<sup>47</sup>. Furthermore, future projections assume that the species' niche remains constant over time and space, i.e. the species will not show any physiological adaptations (niche conservatism hypothesis)<sup>60</sup>. However, different lineages with different temperature tolerances already exist, e.g. for *P. sergenti*<sup>23</sup>.

Dispersal limitations were not considered in the models, but might explain why in some areas, the occurrence of sandfly species was not recorded despite models projecting climatic suitability under current conditions (see discussion on overestimation of areas above). A common assumption was that sandflies would be limited in their dispersal ability due to their weak flying ability<sup>9</sup> and thus, crossing the Alps and entering Central Europe would not be possible<sup>1,61</sup>. However, there have been several records of *Phlebotomus* species north of the Alps<sup>1</sup>. On the

one hand, this could indicate a natural dispersal towards northern area. On the other hand, their establishment in this region may have gone unnoticed or recorded specimen could have been recently introduced by e.g. soil or plant transports. An underestimation of occurrence for all *Phlebotomus* species due to their small body size may have potentially led to a sampling bias and must thus be kept in mind when interpreting the modeling results. In terms of dispersal ability, increasing tourism and global trade, which are assumed to support the dispersal of vectors, could also compensate for the limited dispersal ability of sandfly species in the future. In addition, anthropogenic impacts like pet dog travel, promote the carry-over and spread of phlebotomine vectors, but also of the *Leishmania* parasites<sup>4,25</sup>. Moreover, river valleys, such as those along the river Rhone in Southern France, could be regarded as migration corridors<sup>42</sup>. For projections of future climatic suitability, we assumed full-dispersal of the species, i.e. no limitations in dispersal ability and thus, the ability to reach every habitat climatically fitting. The area projected to be climatically suitable under future conditions but not under current conditions (future new range) might be much smaller than suggested by the climatic habitat suitability models, thus, future approaches should account for dispersal ability<sup>42,62</sup> to further pinpoint areas of potential establishment.

An increased number of vector species as projected in this study, or a higher abundance of single species, especially species with a high vector competence, might result in a higher leishmaniasis transmission risk in Central and Northern Europe. However, if a species with low vector competence outcompetes another species with high vector competence (see discussion above on *P. perniciosus* and *P. ariasi*), the transmission risk for leishmaniasis could be reduced. Although the establishment of sandflies as the only known vector species for leishmaniasis<sup>38</sup> is a necessary prerequisite, the establishment of vector species in an area alone does not inevitably lead to outbreaks of leishmaniasis. The main threat to human and dog health comes with the further introduction of the parasite species e.g. *Leishmania infantum* and *Leishmania tropica*, which are already established in Southern Europe<sup>7</sup>. Increased tourism and the trade and transport of numerous infected stray dogs by tourists or animal welfare organizations promotes the introduction of these parasites from the Mediterranean to other countries in Europe<sup>8,25,63,64</sup>. Pet owners and animal welfare organizations should therefore be informed about the risk of the disease, especially before travelling to or importing animals from endemic areas of leishmaniasis to assist in reducing the spread of the disease. Moreover, as already suggested by Menn *et al.*<sup>25</sup>, estimating the local risk in popular holiday locations in Southern Europe as well as a European recording system of the disease would be advantageous. Another important aspect of the habitat requirements of sandflies is the presence of suitable host species. Apart from dogs, several cosmopolitan wild rodent species and red foxes might serve as potential reservoir hosts. They are widely distributed in Europe and do not only occur in the same climatic habitats as sandflies, but also survive the non-active or low activity period of sandflies<sup>29</sup>. Hence, these rodents could presumably also play an important role in the transmission of leishmaniasis in Europe<sup>29,65</sup>. Moreover, pathogens require certain temperatures for a sufficient replication rate as well as for the infectious life stage<sup>23,28</sup>. The risk for humans to acquire leishmaniasis might currently be low, however, our models show that the climatic development could promote the expansion of sandfly vector species to non-endemic areas and therefore increase the risk of leishmaniasis outbreaks in Europe. Despite our efforts to incorporate climate projection variability by using different RCPs, we believe that in the future projections of climatic habitat suitability should be based on a larger number of GCMs seeing as this will help improve estimations of potential trajectories and better account for uncertainties.

## Material and Methods

**Occurrence data.** For our models, we used occurrence data primarily based on data provided by Artemiev and Neronov<sup>66</sup>. Additional occurrence records were obtained from an intensive literature search to include also recent records. In total, 2236 data points were found in the literature (see also Fig. 1 for single species records). However, less occurrence records were considered for modeling (Table 1, Figs 2–5) as we used a grid with a spatial extent of the study area (latitude of 34°N – 72°N and longitude of 12°W–68°E) and a resolution of 5 arc minutes (~10 km) and associated the occurrences of each species to the center point of the respective grid cell to obtain only one occurrence point per grid cell matching the resolution of the climatic variable.

**Climate data.** We used bioclimatic variables provided by worldclim as explanatory variables<sup>67,68</sup>. The current climatic conditions refer to empirically collected data for the period 1960–1990. Out of the nineteen available bioclimatic variables we chose a subset of six variables for modeling. This subset comprises annual extrema (minimum and maximum) as well as a variable describing the annual variability for both, temperature and precipitation. Temperature and precipitation are relevant drivers for the distribution of sandflies<sup>23,30–33</sup> (see also Introduction). More specifically, low temperature in winter<sup>32</sup> and insufficient moisture<sup>30,31</sup> are known to inhibit sandflies. Apart from ecological relevance, we avoided strong co-linearity of predictor variables and omitted one of the pair of variables from the model when Spearman rank correlation exceeded an absolute value of 0.75. As final variables, we included mean temperature of the warmest quarter (BIO10), mean temperature of the coldest quarter (BIO11) and annual temperature range (BIO7). As precipitation variables we considered precipitation of the warmest quarter (BIO18), precipitation of the coldest quarter (BIO19) and precipitation seasonality (BIO15).

The climate data provided by worldclim were used for model training as well as for projections of climate habitat suitability under current climatic conditions. For projections of climate habitat suitability under future climatic conditions we used data from the Intergovernmental Panel on Climate Change<sup>46</sup> (IPCC) 5th Assessment Report (AR5) provided by the International Centre for Tropical Agriculture (CIAT) and the CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS)<sup>69</sup>. Data were available for three time periods: 2021–2040, 2041–2060 and 2061–2080. These scenarios assume different climatic futures based on greenhouse gas emissions projections and hence, the associated radiative forcing until 2100. RCP scenario 2.6 assumes only a low increase of radiative forcing and the temperature increase is expected to stay below the 2 °C threshold. RCP scenario 8.5 assumes 8.5 W/m<sup>2</sup> of radiative forcing and temperatures are supposed to range between



3.5–4.5 °C. For the other two RCP scenarios, 4.5 and 6.0, a medium increase of the radiative forcing is expected and future temperatures would vary between 2–4.5 °C<sup>70,71</sup>. Future models were built using only 2061–2080 RCP 8.5 scenario, except for two species (see further below).

For reasons of feasibility we only included one global circulation model (GCM) in our analysis. As there are no evaluation criteria for GCMs we decided to use one approach that is well-established, the global circulation model CSIRO-Mk3.6.0<sup>72</sup>, which has been used in other niche modeling studies before<sup>51,73,74</sup>.

**Ensemble forecasting.** To model the climatic suitability for ten different sandfly species in Europe, an ensemble forecasting approach based on ten different algorithms was used. Consensus maps were built, considering the overall mean derived from all ten models with an AUC value > 0.85, and weighted by the AUC<sup>53</sup>. These consensus maps yield a robust estimation of the species' climatic suitability<sup>43,53</sup>. The ten modeling algorithms used were: ANN – artificial neuronal networks, CTA – classification tree analysis, FDA – flexible discriminant analysis, GAM – generalized additive models, GBM – generalized boosted models, GLM – generalized linear models, MARS – multivariate adaptive regression splines, MAXENT – maximum entropy approach, RF – random forest, and SRE – surface range envelope. Modeling was done in the R environment<sup>75</sup> (version 3.3.1) using the biomod2 package<sup>76</sup> (version 3.3–7). We used default settings for all modeling algorithms except for GLM and MAXENT. In the GLM algorithm, a polynomial term was used with a stepwise procedure using Akaike's Information Criterion (AIC). In the MAXENT algorithm we only used linear, quadratic and product features and increased the number of iterations to 10 000 to ensure that the algorithm converges. We randomly chose 10 000 pseudo-absences as background data for all algorithms.

We considered AUC values and variable importance for each algorithm as well as for the ensemble forecasting model for all species. The relative importance (calculated in biomod2) of the six climatic variables was converted into rank scaled values and averaged over the ten considered algorithms. Finally, the averaged rank of variable importance averaged over the ten species was calculated to identify variables that shape the distribution of the considered species.

**Mapping of modeling results.** All our maps were built using ESRI ArcGIS<sup>77</sup> (Release 10.3). We displayed the projected climatic suitability for the ten sandfly species under current climatic conditions (Fig. 2) and under future climatic conditions considering only the time period 2061–2080 and the RCP 8.5 scenario (Fig. 3). In addition, we used *P. mascittii* and *P. perniciosus* as model examples to assess the variability of our results due to different RCP scenarios (Fig. 4). These two species were chosen as model examples; *P. perniciosus* is assumed to be the main vector for leishmaniasis in the Mediterranean area<sup>78,79</sup> and *P. mascittii* is the most northern distributed *Phlebotomus* species in Europe<sup>27</sup>. Thus, one species represents the outermost populations of the European sandflies and the other one is a well-known, risk-associated species already<sup>36</sup>.

Applying the threshold that minimizes the difference between sensitivity and specificity (also referred to as “equal training sensitivity and specificity threshold rule”), the continuous climatic suitability maps were converted into binary maps for all considered sandfly species (for threshold values see Table 1). Based on these binary modeling results we created maps reflecting changes in climatic suitability and identifying regions with stable climatic suitability, possible extinction areas and areas of potential new establishments (Fig. 5). We defined areas with climatic habitat suitability under current climate conditions but no climatic suitability under future climate conditions as extinction areas. Areas that provide only climatically suitable habitats in the future but not under current climate were considered as areas of potential range expansion, and regions where species will find adequate climatic conditions under current and future climate were defined as areas of stable climatic suitability. Comparisons were made between current climatic suitability and the future model for the time period 2061–2080 and RCP scenario 8.5.

Based on the binary modeling results, diversity maps were generated (Fig. 6). These maps show the number of sandfly species for which suitable climatic conditions exist within the respective pixel. They were built for all considered time periods (2021–2040, 2041–2060, 2061–2080) and all four RCP scenarios (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0, RCP 8.5).

## References

- Aspöck, H., Gerersdorfer, T., Formayer, H. & Walochnik, J. Sandflies and sandfly-borne infections of humans in Central Europe in the light of climate change. *Wien. Klin. Wochenschr.* **120**, 24–29 (2008).
- Alkan, C. *et al.* Sandfly-borne phleboviruses of Eurasia and Africa: epidemiology, genetic diversity, geographic range, control measures. *Antiviral Res.* **100**, 54–74 (2013).
- Ergunay, K. *et al.* Phlebovirus and *Leishmania* detection in sandflies from eastern Thrace and northern Cyprus. *Parasit. Vectors* **7**, 575 (2014).
- Maroli, M., Feliciangeli, M. D., Bichaud, L., Charrel, R. N. & Gradoni, L. Phlebotomine sandflies and the spreading of leishmaniasis and other diseases of public health concern. *Med. Vet. Entomol.* **27**, 123–147 (2012).
- Aransay, A. M., Ready, P. D. & Morillas-Marquez, F. Population differentiation of *Phlebotomus perniciosus* in Spain following postglacial dispersal. *Heredity (Edinb.)* **90**, 316–325 (2003).
- Naucke, T. J., Menn, B., Massberg, D. & Lorentz, S. Sandflies and leishmaniasis in Germany. *Parasitol. Res.* **103**, 65–68 (2008).
- Ready, P. D. Leishmaniasis emergence in Europe. *Euro Surveill.* **15**, 19505 (2010).
- Melaun, C., Krüger, A., Werblow, A. & Klimpel, S. New record of the suspected leishmaniasis vector *Phlebotomus (Transphlebotomus) mascittii* Grassi, 1908 (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) - the northernmost phlebotomine sandfly occurrence in the Palearctic region. *Parasitol. Res.* **113**, 2295–2301 (2014).
- ECDC. European Centre for Disease Prevention and Control. Health Topics. Phlebotomine sand flies. Available at: <http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/sanflies/Pages/sandflies.aspx> (2016).
- ECDC. European Centre for Disease Prevention and Control. Health Topics. Phlebotomine maps. Available at: [http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/vector-maps/Pages/VBORNET\\_maps\\_sandflies.aspx](http://ecdc.europa.eu/en/healthtopics/vectors/vector-maps/Pages/VBORNET_maps_sandflies.aspx) (2016).
- Mehrabi Tavana, A. Sand fly fever: an important vector-borne diseases for travelers? *Ann. Trop. Med. Public Heal.* **10**, 13–15 (2017).

12. WHO. World Health Organization (WHO). Control of the Leishmaniases. World Health Organization, Geneva. Tech Rep Ser 949 (2010).
13. WHO. World Health Organization (WHO). Vector-borne diseases. Media centre. Fact sheets. Available at: <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs387/en/> (Accessed: 1st April 2017) (2016).
14. WHO. World Health Organization (WHO). Neglected tropical diseases. Available at: [http://www.who.int/neglected\\_diseases/diseases/en/](http://www.who.int/neglected_diseases/diseases/en/) (Accessed: 1st August 2016) (2016).
15. Sanbonmatsu-Gómez, S. *et al.* Toscana virus in Spain. *Emerg. Infect. Dis.* **11**, 1701–1707 (2005).
16. Papa, A., Konstantinou, G., Pavlidou, V. & Antoniadis, A. Sandfly fever virus outbreak in Cyprus. *Clin. Microbiol. Infect.* **12**, 192–194 (2006).
17. Konstantinou, G. N., Papa, A. & Antoniadis, A. Sandfly-fever outbreak in Cyprus: are phleboviruses still a health problem? *Travel Med. Infect. Dis.* **5**, 239–242 (2007).
18. Çarhan, A. *et al.* Characterization of a sandfly fever Sicilian virus isolated during a sandfly fever epidemic in Turkey. *J. Clin. Virol.* **48**, 264–269 (2010).
19. Bahri, O. *et al.* Role of Toscana virus in meningo-encephalitis in Tunisia [Rôle du virus Toscana dans les infections neuroméningées en Tunisie]. *Pathol. Biol.* **59**, e125–e127 (2011).
20. Ergunay, K., Whitehouse, C. A. & Ozkul, A. Current status of human arboviral diseases in Turkey. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **11**, 731–741 (2011).
21. Ergunay, K. *et al.* Toscana Virus (TOSV) exposure is confirmed in blood donors from Central, North and South/Southeast Anatolia, Turkey. *Zoonoses Public Health* **59**, 148–154 (2012).
22. Kocak Tufan, Z. *et al.* Clinical and laboratory findings of a sandfly fever Turkey Virus outbreak in Ankara. *J. Infect.* **63**, 375–381 (2011).
23. Merino-Espinosa, G. *et al.* Differential ecological traits of two *Phlebotomus sergenti* mitochondrial lineages in southwestern Europe and their epidemiological implications. *Trop. Med. Int. Heal.* **21**, 630–641 (2016).
24. Maresca, C. *et al.* A survey on canine leishmaniasis and phlebotomine sand flies in central Italy. *Res. Vet. Sci.* **87**, 36–38 (2009).
25. Menn, B., Lorentz, S. & Naucke, T. J. Imported and travelling dogs as carriers of canine vector-borne pathogens in Germany. *Parasit. Vectors* **3**, 1–7 (2010).
26. Maia, C. & Cardoso, L. Spread of *Leishmania infantum* in Europe with dog travelling. *Vet. Parasitol.* **213**, 2–11 (2015).
27. Obwaller, A. G. *et al.* Could *Phlebotomus mascittii* play a role as a natural vector for *Leishmania infantum*? New data. *Parasit. Vectors* **9**, 458 (2016).
28. Hartemink, N. *et al.* Integrated mapping of establishment risk for emerging vector-borne infections: a case study of canine leishmaniasis in Southwest France. *PLoS Negl. Trop. Dis.* **6**, 1–12 (2011).
29. Navea-Pérez, H. M. *et al.* *Leishmania infantum* in wild rodents: reservoirs or just irrelevant incidental hosts? *Parasitol. Res.* **114**, 2363–2370 (2015).
30. Kasap, O. E. & Alten, B. Comparative demography of the sand fly *Phlebotomus papatasi* (Diptera: Psychodidae) at constant temperatures. *J. Vector Ecol.* **31**, 378–385 (2006).
31. Kasap, O. E. & Alten, B. Laboratory estimation of degree-day developmental requirements of *Phlebotomus papatasi* (Diptera: Psychodidae). *J. Vector Ecol.* **30**, 328–333 (2005).
32. Medlock, J. M., Hansford, K. M., Van Bortel, W., Zeller, H. & Alten, B. A summary of the evidence for the change in European distribution of phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) of public health importance. *J. Vector Ecol.* **39**, 72–77 (2014).
33. Simsek, F. M. *et al.* Distribution and altitudinal structuring of phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) in southern Anatolia, Turkey: their relation to human cutaneous leishmaniasis. *J. Vector Ecol.* **32**, 285–291 (2007).
34. Ready, P. D. Leishmaniasis emergence and climate change. *Rev. Sci. Tech.* **27**, 399–412 (2008).
35. Fischer, D., Thomas, S. M. & Beierkuhnlein, C. Temperature - derived potential for the establishment of phlebotomine sandflies and visceral leishmaniasis in Germany. *Geospat. Health* **5**, 59–69 (2010).
36. Gálvez, R. *et al.* Seasonal trends and spatial relations between environmental/meteorological factors and leishmaniasis sand fly vector abundances in Central Spain. *Acta Trop.* **115**, 95–102 (2010).
37. Fischer, D., Thomas, S. M. & Beierkuhnlein, C. Modelling climatic suitability and dispersal for disease vectors: the example of a phlebotomine sandfly in Europe. *Procedia Environ. Sci.* **7**, 164–169 (2011).
38. Claborn, D. M. The biology and control of leishmaniasis vectors. *J. Glob. Infect. Dis.* **2**, 127–134 (2010).
39. Christodoulou, V. *et al.* Re-emergence of visceral and cutaneous leishmaniasis in the Greek Island of Crete. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **12**, 214–222 (2012).
40. Naucke, T. J. Leishmaniose, eine Tropenkrankheit und deren Vektoren (Diptera, Psychodidae, Phlebotominae) in Mitteleuropa. *Denisia, des Oberösterreichischen Landesmuseums* **6**, 163–178 (2002).
41. Trajer, A. J. *et al.* The effect of climate change on the potential distribution of the European *Phlebotomus* species. *Appl. Ecol. Environ. Res.* **11**, 189–208 (2013).
42. Fischer, D., Moeller, P., Thomas, S. M., Naucke, T. J. & Beierkuhnlein, C. Combining climatic projections and dispersal ability: a method for estimating the responses of sandfly vector species to climate change. *PLoS Negl. Trop. Dis.* **5**, 1–13 (2011).
43. Araújo, M. B. & New, M. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.* **22**, 42–47 (2007).
44. Pigott, D. M. *et al.* Global distribution maps of the leishmaniases. *Elife* **2014**, 1–21 (2014).
45. Elith, J., Kearney, M. & Phillips, S. The art of modelling range-shifting species. *Methods Ecol. Evol.* **1**, 330–342 (2010).
46. IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change; IPCC Fifth Assessment Report (AR5)*. (2013).
47. Aransay, A. M., Testa, J. M., Morillas-Marquez, F., Lucientes, J. & Ready, P. D. Distribution of sandfly species in relation to canine leishmaniasis from the Ebro Valley to Valencia, northeastern Spain. *Parasitol. Res.* **94**, 416–420 (2004).
48. Naucke, T. J. & Pesson, B. Presence of *Phlebotomus (Transphlebotomus) mascittii* Grassi, 1908 (Diptera: Psychodidae) in Germany. *Parasitol. Res.* **86**, 335–336 (2000).
49. Barón, S. D. *et al.* Risk maps for the presence and absence of *Phlebotomus perniciosus* in an endemic area of leishmaniasis in southern Spain: implications for the control of the disease. *Parasitology* **138**, 1234–1244 (2011).
50. Becker, N. *et al.* *Mosquitos and their control*. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-92874-4> (Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2010).
51. Cunze, S., Kochmann, J., Koch, L. K. & Klimpel, S. *Aedes albopictus* and Its Environmental Limits in Europe. *PLoS One* **11**, e0162116 (2016).
52. Sillero, N. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecol. Modell.* **222**, 1343–1346 (2011).
53. Marmion, M., Parviainen, M., Luoto, M., Heikkinen, R. K. & Thuiller, W. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Divers. Distrib.* **15**, 59–69 (2009).
54. ECDC. European Centre for Disease Prevention and Control. Infectious diseases & public health. Phlebotomine sand flies - Factsheet for experts. Available at: <https://ecdc.europa.eu/en/disease-vectors/facts/phlebotomine-sand-flies> (Accessed: 20th August 2017) (2017).
55. Polseela, R., Apiwathnasorn, C. & Samung, Y. Seasonal distribution of phlebotomine sand flies (Diptera: Psychodidae) in Tham Phra Phothisat temple, Saraburi province, Thailand. *Trop. Biomed.* **28**, 366–375 (2011).

56. King, R. J., Campbell-Lendrum, D. H. & Davies, C. Predicting geographic variation in cutaneous leishmaniasis, Colombia. *Emerg. Infect. Dis.* **10**, 598–607 (2004).
57. Townsend Peterson, A. *et al.* *Ecological niches and geographic distributions*. (Princeton University Press, 2011).
58. Jiménez, M. *et al.* Detection of *Leishmania infantum* and identification of blood meals in *Phlebotomus perniciosus* from a focus of human leishmaniasis in Madrid, Spain. *Parasitol. Res.* **112**, 2453–2459 (2013).
59. Depaquit, J. *et al.* A molecular analysis of the subgenus *Transphlebotomus* Artemiev, 1984 (*Phlebotomus*, Diptera, Psychodidae) inferred from ND4 mtDNA with new northern records of *Phlebotomus mascittii* Grassi, 1908. *Parasitol. Res.* **95**, 113–116 (2005).
60. Wiens, J. A., Stralberg, D., Jongsomjit, D., Howell, C. A. & Snyder, M. A. Niches, models, and climate change: assessing the assumptions and uncertainties. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**, 19729–19736 (2009).
61. Poepl, W. *et al.* Emergence of sandflies (Phlebotominae) in Austria, a Central European country. *Parasitol. Res.* **112**, 4231–4237 (2013).
62. Huntley, B. *et al.* Beyond bioclimatic envelopes: dynamic species' range and abundance modelling in the context of climatic change. *Ecography (Cop.)*. **33**, 621–626 (2010).
63. Bongiorno, G., Habluetzel, A., Khoury, C. & Maroli, M. Host preferences of phlebotomine sand flies at a hypoendemic focus of canine leishmaniasis in central Italy. *Acta Trop.* **88**, 109–116 (2003).
64. Haerberlein, S. *et al.* First assessment for the presence of phlebotomine vectors in Bavaria, Southern Germany, by combined distribution modeling and field surveys. *PLoS One* **8**, 1–7 (2013).
65. Piantedosi, D. *et al.* Epidemiological survey on *Leishmania* infection in red foxes (*Vulpes vulpes*) and hunting dogs sharing the same rural area in Southern Italy. *Acta Parasitol.* **61**, 769–775 (2016).
66. Artemiev, V. M. & Neronov, V. M. *Distribution and ecology of sandflies of the Old World (genus Phlebotomus)*. Moscow: The USSR Committee for the Unesco Programme on Man and the Biosphere (MAB); Institute of Evolutionary Morphology and Animal Ecology; USSR Academy of Science (1984).
67. Hijmans, R. J. & Graham, C. H. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Glob. Chang. Biol.* **12**, 2272–2281 (2006).
68. Hijmans, R. J. *et al.* WorldClim - global climate data. Available at: <http://www.worldclim.org/version1> (Accessed: 1st January 2016) (2016).
69. Ramirez, J. & Jarvis, A. High resolution statistically downscaled future climate surfaces. International Center for Tropical Agriculture (CIAT); CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS). Available at: <http://ccafs-climate.org/data/> (2008).
70. van Vuuren, D. P. *et al.* The representative concentration pathways: an overview. *Clim. Change* **109**, 5–31 (2011).
71. Nazarenko, L. *et al.* Future climate change under RCP emission scenarios with GISS ModelE2. *J. Adv. Model. Earth Syst.* **7**, 244–267 (2015).
72. Gordon, H. *et al.* *The CSIRO Mk3.5 Climate Model. CAWCR Technical Report. CAWCR Technical Report* (2010).
73. Goberville, E. *et al.* Uncertainties in the projection of species distributions related to general circulation models. *Ecol. Evol.* **5**, 1100–1116 (2015).
74. Proestos, Y. *et al.* Present and future projections of habitat suitability of the Asian tiger mosquito, a vector of viral pathogens, from global climate simulation. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **370**, 20150246 (2015).
75. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/> Version R version 3.3.1 (2016-06-21). (2016).
76. Thuiller, W., Georges, D., Engler, R. & Breiner, F. Biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling. R package version 3.3-7 <https://CRAN.R-project.org/package=biomod2> (2016).
77. ESRI. Environmental Systems Research Institute (ESRI). ArcGIS Release 10.3. Redlands, CA. (2014).
78. Gálvez, R., Descalzo, M. A., Guerrero, I., Miró, G. & Molina, R. Mapping the current distribution and predicted spread of the leishmaniasis sand fly vector in the madrid region (Spain) based on environmental variables and expected climate change. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* **11**, 799–806 (2011).
79. Signorini, M. *et al.* Ecological niche model of *Phlebotomus perniciosus*, the main vector of canine leishmaniasis in north-eastern Italy. *Geospat. Health* **9**, 193–201 (2014).

## Acknowledgements

The present study was funded by the ERA-Net BiodivERsA, with the national funding body DFG KL 2087/6-1, FWF I-1437 and ANR-13-EBID-0007-01 as part of the 2012–13 BiodivERsA call for research proposals, the Graduate School IMPact-Vector funded by the Senate Competition Committee grant (SAW-2014-SGN-3) of the Leibniz-Association and the Uniscientia Stiftung.

## Author Contributions

L.K.K., S.K. and S.C. designed the study. L.K.K. and S.C. conducted the analyses and created the figures. L.K.K., J.K., S.K. and S.C. wrote the manuscript.

## Additional Information

**Supplementary information** accompanies this paper at <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13822-1>.

**Competing Interests:** The authors declare that they have no competing interests.

**Publisher's note:** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



**Open Access** This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2017