



UPPSALA
UNIVERSITET

Fästingens ekologi, beteende och utbredning: konsekvenser för fästingspridda sjukdomar



Cecilia Åldemo

Independent Project in Biology

Självständigt arbete i biologi, 15 hp, höstterminen 2008

Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Fästingens ekologi, beteende och utbredning: konsekvenser för fästingspridda sjukdomar

Cecilia Åldemo

Självständigt arbete i biologi 2009

Sammandrag

Fästingar är vanliga ektoparasiter och sjukdomsvektorer för djur och människor över stort sett hela världen. Av denna anledning är det viktigt att försöka kontrollera fästingpopulationerna och därmed deras förmåga att infektera människan. Globala klimatförändringar påverkar fästingens utbredningsområde. Samtidigt som habitat längs den södra utbredningsgränsen försvinner på grund av höjda temperaturer och torrare klimat, öppnas nya habitat för fästingen i norr. Därmed uppstår fästingrelaterade problem på ställen där förut inga fanns.

Fästingar ansamlas både på marken och på värdjuren i aggregationer. Detta gör att vissa platser och vissa individer står för en oproportionerligt stor andel av fästingbördan. Vissa forskare har tyckt sig se ett svagt mönster att adulta hanar av värdjuren ofta bär en större fästingbörda än andra individer, men slutligen måste vi nog inse att komplexiteten av alla faktorer som påverkar såväl fästing som värd nödvändiggör användandet av multivariabla modeller.

Alla värdjur har inte samma kapacitet att förse en fästing med ett fullgott blodmål. Vissa arter är, för fästingen, lågkvalitativa som födogivare. Dessa kan, i högre densiteter spä ut effekten av högkvalitativa värdar och därmed påverka fästingarna i området negativt. Detsamma gäller för deras kapacitet som reservoar för de fästingburna sjukdomarna. De värdar som är reservoarinkompetenta för en sjukdom kan minska spridningen av denna när värden avleder fästingar från reservoarkompetenta värdar. Detta leder till en spädningseffekt.

Olika värdarter har också varierande förmåga att sprida fästingen till nya områden. Flyttfåglar och hjortdjur pekas ut som särskilt bra på att sprida fästingar. Men även handeln med exotiska reptiler möjliggör spridningen av exotiska fästingarter till nya geografiska områden.

Inledning

Fästingar är vinglösa spindeldjur (Arachnida) som tillsammans med kvalster utgör ordningen Acaria. Det finns tre stora fästingfamiljer: hårda fästingar (Ixodidae), mjuka fästingar (Argasidae) och Nuttalliellidae. De första två familjerna är stora grupper med ca 650 respektive 170 arter. I Nuttalliellidae finns endast en känd art, *Nuttalliella namaqua*, som påträffats i Sydafrika (Sonenshine 2003). Det är främst den hårda fästingen, med sin rygglåt av kitin, vi vanligtvis associerar med ordet fästing.

Den vanligaste fästingen i Europa är *Ixodes ricinus* och det är också den som är föremål för de flesta vetenskapliga undersökningar i Europa. Motsvarande art i Nordamerika, *Ixodes scapularis* är också noga undersökt.

När det gäller fästingar bedrivs forskningen främst inom den medicinska vetenskapen. Fästingen är en vektor för flera bakteriella och virala sjukdomar som drabbar människor, t.ex. borrelia (orsakad av bakterien *Borrelia burgdorferi*), TBE (tick-borne encephalitis virus), och

Foto på framsidan från Janzon (2009) med upphovsrättsinnehavarens tillstånd.

bakteriesjukdomen ehrlichios, mer känd som fästingfeber (Sonenshine 2003). *I. ricinus* anses vara den främsta vektorn för dessa sjukdomar i Europa vilket bland annat visas av Hubálek & Halouzka (1998) som i en utförlig sammanställning fann att överallt i Europa där *Ixodes ricinus* undersöktes fanns också *Borrelia burgdorferi*. Av den anledningen är fästingen en viktig organism att studera, och särskilt dess livscykel, utbredning och värdsökningsbeteende, som direkt avgör dess förmåga att sprida sådana sjukdomar.

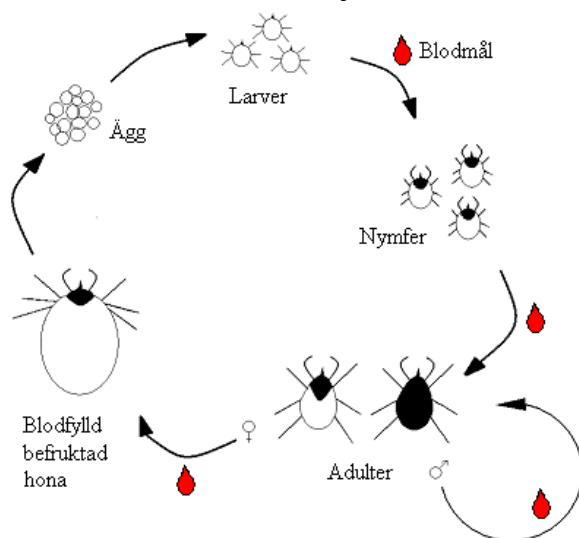
Den här uppsatsen syftar till att sammanställa de existerande fakta som behandlar fästingens ekologi, beteende och spridningsförmåga. Dess funktion som vektor för mänskliga sjukdomar medför att större delen av forskningen bedrivs för ett medicinskt ändamål. På grund av detta behandlar även denna uppsats fästingen med smittospridningen som ett underliggande syfte. Fokuseringen ligger dock på att fastställa de faktorer i fästingens ekologi och dess samspel med värdarterna som bestämmer fästingarnas abundans och utbredning och som därmed indirekt inverkar på fästingburna sjukdomars förmåga att spridas.

I så stor utsträckning som möjligt fokuseras studien på *Ixodes ricinus* eftersom det är den art man främst kommer i kontakt med här i Europa. Även studier på andra arter som t.ex. *I. scapularis* tas med där europeiskt underlag saknas.

Livscykel och ekologi

Alla fästingar är ektoparasiter som uteslutande livnär sig genom att suga blod från andra större arter. Det är små huvudlösa organismer med en mycket töjbar bakkropp som kan expandera till många gånger sin ursprungliga volym när den fylls med föda. Längden av en adult hona kan variera mellan ca 2-20 mm (Klompen 2005).

Under sitt liv genomgår fästingen minst tre livsstadier: larv, nymf och adult. Mellan var och ett av dessa måste ett blodmål intas för att skalömsning ska kunna ske och med det övergången till nästa stadium (figur 1). Adulta honor behöver också ett blodmål för att kunna producera och lägga sina ägg (Sonenshine 2003). Vanligast är att alla blodmål tas från olika värdindivider, men hos vissa arter livnär sig larv och nymf på samma värd och ömsar också skal på denna. Till skillnad mot Ixodidae som enkom har tre livsstadier kan Argasidae ha varierande antal nymfstadier (Sonenshine 2003, Klompen 2005). Men också de måste dock inta ett blodmål mellan varje stadium.



Figur 1. *Ixodes ricinus* livscykel

Fästingar angriper många olika värdarter. Vissa fästingar är specialister på endast en eller ett par värdarter, medan andra är generalister och angriper många olika slags djur. Värdspecialism kommer sig i många fall av att fästingen först adapterat sig till ett särskilt habitat och därför endast fått tillgång till ett begränsat antal värdarter. Med tiden kan de sedan evolvera strategier att komma runt värdens olika försvarsmekanismer (Sonenshine 2003). *I. ricinus* är en generalist men med viss åtskillnad i födosöket mellan de olika livsstadierna. Både larv och nymf livnär sig på mindre däggdjur, gnagare, reptiler, ormar och fåglar samtidigt som adulter föredrar större däggdjur (Lane *et al.* 1991). Alla livsstadier kan däremot angripa människan (Sonenshine 2003).

Ur fästingägg kläcks sexbenta larver som inte är större än någon tiondels mm. Larvernas värdsökningsaktivitet når ett maximum i början av sommaren. Efter ett första blodmål ömsar larverna skal och blir till åttabenta nymfer (~1mm). Ömsningen kan ske antingen i slutet på första säsongen eller uppskjutas till efter övervintringen. Nymferna är som mest aktiva redan en månad innan larvernas aktivitetsmaximum, alltså under vår och tidig sommar. Fjölårets nymfer kommer nämligen först ur vintervilan (Sonenshine 2003). Nymferna ömsar under högsommaren och adulternas (2-20 mm) aktivitet är intensivast under sensommar och höst (Sonenshine 2003). Sannolikheten att stöta på de olika stadierna varierar alltså under säsongen. Likväl är de på intet sätt begränsade till de mest intensiva perioderna på säsongen.

Det finns två sätt för en fästing att få tag på ett blodmål. En del fästingar jagar aktivt, likt vägglöss, genom att följa doftspår mot värd djur i närheten (Argasidae). Andra arter genom att klättra upp på vegetationen för att vänta på att en lämplig värd passerar (Ixodidae; Sonenshine 2003). Hit hör både *I. ricinus* och *I. scapularis*. Emellertid är de, liksom de flesta andra fästingar, uttorkningskänsliga och måste därför avbryta sitt värdsök med jämna mellanrum för att krypa ner till jordytan där luftfuktigheten är högre än längre upp i vegetationen. Där kan de återställa vattenbalansen genom s.k. atmosfärisk sorption, alltså att de tar upp vätska från luften genom att avsöndra salthaltig saliv på mundelarna (Sonenshine 2003, Klompen 2005).

När det kommer till att utstå svält är fästingar mycket toleranta. Arter inom Ixodidae kan överleva långa perioder, upp till ett år, utan ett blodmål (Klompen 2005). Argasidae-arter klarar svält extremt bra och kan överleva så länge som 10-20 år utan ett blodmål (Sonenshine 2003). Ofördelaktiga år, då värd djur inte finns tillgängliga, kan livslängden därför bli förvånansvärt lång.

När parasiten har lyckats ta sig upp på en värd biter den sig fast med sina starka mundelar och skär upp ett sår där den kan suga i sig blod. Den utsöndrar antikoagulativa och antiinflammatoriska sekret i såret för att hindra läkeprocessen. Även ett bedövande ämne injiceras oftast vilket gör att värden inte känner av parasiten. Adulter intar 10-100 ggr sin ursprungliga kroppsvikt under ett sådant blodmål. En stor skillnad mellan familjerna är hur snabbt de suger i sig denna mängd blod. Argasidae suger blod under 30-60 minuter medan Ixodidae kan sitta fästade vid sin värd i flera dagar och sakta suga i sig blodet (Klompen 2005).

Hos vissa arter måste adulta hanar först inta ett blodmål för att kunna producera spermatozoider. Detta gäller ej för bland andra *I. ricinus* vars nymfer, efter ett blodmål, ömsar till funktionella adulta hanar. Både *I. ricinus* och *I. scapularis* kopulerar lika gärna på marken innan ett värdsök som på själva värd djuret under tiden som honan suger blod (Klompen 2005). Att hitta en partner förenklas genom fästingarnas aggregationsbeteende dvs. att de samlas på vissa platser och på vissa värdindivider.

En befruktad Ixodidae-hona suger så mycket blod att hon sväller upp till flera gånger sin ursprungliga kroppsvolym (figur 2). Sedan släpper hon taget om värden och faller ner på marken där hon lägger tusentals ägg i en samlad klump och sedan dör (Sonenshine 2003). Hanarna kan tvärtom para sig flera gånger och måste då suga blod mellan gångerna. På liknande vis kan Argasidae honor lägga ägg flera gånger men lägger då färre ägg per gång. Äggläggning såväl som ömsning av skal sker i skyddade mikrohabitat t.ex. i förnan.



Figur 2. *Ixodes ricinus* olika livsstadier. Från vänster: blodfylld adult hona, larv, blodfylld larv, adult hona (ovan), adult hane (nedan), blodfylld nymf (ovan) och nymf (nedan). Från Jaenson (2009) med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

Under vintermånaderna går fästingar av alla stadier in i diapaus. Diapaus initieras och avslutas genom signaler från omgivningen som t.ex. fotoperioden och temperaturen i jordlagret (Klompen 2005). Fästingar överlever ganska låga temperaturer, ner till omkring -10°C, dock endast mycket korta perioder. Under 4-5°C är de inaktiva och under vintermånaderna övervintrar de därför i förnan eller på andra skyddade platser.

Habitatval

I. ricinus föredrar skogshabitat, gärna med mycket undervegetation och tjock förna, där temperatur och luftfuktighet varierar mindre än i mer öppna vegetationstyper (Estrada-Peña 2001, Lindström & Jaenson 2003). Men även indirekta faktorer påverkar abundansen av fästingar i en vegetationstyp. Tillgången på värdjur i ett habitat är t.ex. avgörande och därför finner man också flest fästingar i habitat där de föredragna värdjuren är vanliga. Stor tillgång på ekollon och hasselnötter ger föda åt såväl små gnagare som större däggdjur och fåglar och därmed indirekt också fästingarna (Lindström & Jaenson 2003).

I öppna landskap såsom ängar och hedar är förhållandena svåra för fästingar. Solljus och vind utsätter dem för torka, vilket är den kanske största faran för en fästing. Därför söker de sig till de tätaste tuvorna och buskarna där de får mest skydd (Lindström & Jaenson 2003). Men dödligheten är dock hög för fästingar i öppna vegetationstyper.

Klimatförändringar

Fästingar spenderar större delen av sina liv på marken och därför är det till stor del andra faktorer än värdjuren som påverkar fästingens chans att överleva och reproducera sig (Krasnov *et al.* 2007). Så mycket som 90 % av en fästings liv spenderas på marken mellan blodmål, och det är också här äggen läggs, skalömsning sker och i många fall kopulationer äger rum (Sonenshine 2003, Klompen 2005). Fästingen är känslig för uttorkning och därför är det viktigt vilken vegetationstyp och vilket klimat den befinner sig i.

Klimatförändringars effekt på fästingen har debatterats alltmer de senaste åren. Framförallt har fokus legat på den spridning norrut till områden som förut legat utanför deras naturliga

utbredningsområde. Forskare har funnit att denna expansion norrut är en direkt eller indirekt konsekvens av ett varmare klimat med framförallt mildare vintrar (t.ex. Lindgren *et al.* 2000, Materna *et al.* 2008). För det första tillåter ett mildare klimat direkt överlevnad för fästingarna i norr eftersom de inte tål för låga temperaturer. För det andra kan det förändrade klimatet gynna mer fästingvänliga vegetationstyper än vad som normalt påträffas där. Då kan det skapas nya habitat som passar fästingarna eller deras värdar och på så sätt gynna dessa parasiters utbredning indirekt.

Klimatet sätter alltså gränsen för fästingarnas geografiska utbredning både i norr och söder. I Sverige har *I. ricinus* etablerat sig längre norrut de senaste årtiondena (Tälleklint & Jaenson 1998). Lindgren *et al.* (2000) utläste ett samband mellan denna spridning och det minskande antalet vinterdagar med temperaturer under -12°C , fästingens bioklimatiska tröskel. Dautel *et al.* (2008) kunde påvisa att varmare vintrar kan leda till att *I. ricinus* förblir aktiv hela året runt, alltså även under vinterperioden som förut alltid ansetts vara en inaktiv säsong för fästingen. Liknande undersökningar i bergstrakter kunde visa en spridning och ökad aktivitetsnivå på allt högre altituder till följd av ett varmare klimat (Materna *et al.* 2008).

Gray (2007) uppdagade vissa förändringar i *I. ricinus* livscykel och beteende under ett par extremt varma år. Bland annat ökade sannolikheten för larver att ömsa skal och bli aktiva nymfer redan under sin första säsong. Detta ger arten en mycket bättre förmåga att snabbt öka i antal under gynnsamma år. Dessutom var större andelar av fästingpopulationerna aktiva under längre tid per säsong (Gray 2007).

Jag vill här tillägga att de problem som fästingar skapar inte nödvändigtvis kommer att öka i och med en global temperaturökning. Problemen flyttas bara längre norrut. Alltmedan klimatet blir torrare och varmare i många delar av världen, försvinner också lämpliga habitat för fästingarna där. Den södra gränsen flyttas alltså troligtvis också norrut, samtidigt som nya områden öppnas för större aktivitet på andra breddgrader.

För att kritiskt testa klimatförändringars effekt på fästingarna behövs fler undersökningar över långa tidsperioder vid södra och norra utbredningsgränsen och längs altitudgradienter. Här kan klimatförändringar förväntas ha relativt snabba och skönjbara effekter på den spatiotemporala utbredningen av fästingar (Eisen 2008).

Aggregationsbeteendet

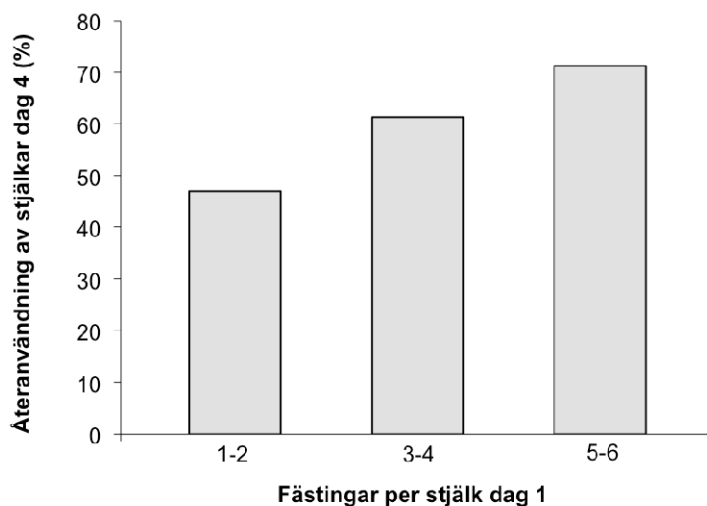
Densiteten av fästingar är ojämnt fördelade både på marken (även i homogena habitat) och på värdjuren. I fästingtäta områden finner man dem samlade i grupper på vissa tuvor och stammar och på värdjuren skiljer sig fästingbördan i hög grad mellan individer. Det är viktigt att utreda var, när och varför fästingar aggregerar för att förstå hur fästingar sprids, lever, jagar och inte minst från ett smittoskyddsperspektiv.

Det finns en avvägning mellan att vara för aggregerad och för slumpmässigt utspridd (Krasnov *et al.* 2007). Ansamlingar av fästingar i värdjurstäta områden och på särskilda platser där chansen är stor att träffa på ett värdjur (som t.ex. vid värdens viloplats eller vandringsled) gynnar naturligtvis fästingarna och ökar deras chanser att få tillgång till ett blodmål och därmed fortsätta sin livscykel. Men vid för höga aggregationer riskerar också fästingen att avlida t.ex. som följd av en ökad dödlighet hos värden. Dödligheten kan orsakas av fästingspridda sjukdomar eller hos mindre värdarter, av blodförlust (Tälleklint & Jaenson 1997, Krasnov *et al.* 2007). Trängsel och konkurrens är andra effekter av aggregeringsbeteendet som påverkar fästingen negativt. Indikationer pekar på att

aggregationsgraden varierar för de olika livsstadierna och att den beror på egenskaper hos dessa som t.ex. förmågan att utstå trängsel, rekryteringen av nya fästingar till livsstadiet (larver ur äggsamlingar och nymfer och aduler från enskilda individer som ömskar skal), deras mobilitet samt hur den föredragna värden påverkas av fästingbördan (Krasnov *et al.* 2007). Dessa egenskaper är ännu inte tillräckligt väl utforskade för att solida slutsatser ska kunna dras.

Aggregering på marken

När fästingar (Ixodidae) ska söka efter en lämplig värd, klättrar de upp på stammar och stjälkar för att vänta på en förbipasserande värd att angripa. Men dessa ”utkiksplatser” verkar inte vara slumpmässigt valda och är inte jämnt utspridda i fästingtäta områden. Istället finner man ansamlingar av fästingar på särskilda stjälkar, stammar och tuvor, medan andra närliggande och/eller till synes likadana platser är vakanta. Healy & Bourke (2008) undersökte antalet *I. ricinus* på olika tuvor av vecketåg (*Juncus effusus*) och fann att nya fästingar föredrog att återanvända de ställen som andra fästingar använt tidigare. Vissa tuvor som använts av många fästingar en dag tenderar att även i framtiden attrahera många fästingar (figur 3). Healy & Bourke (2008) kunde vidare visa att antalet fästingar som ockuperar en plats är positivt korrelerat med antalet fästingar som observerats på platsen tidigare dvs. en populär plats fortsätter att vara populär även fast fästingarna som söker sig dit inte har någon fysisk kontakt med de fästingar som brukat platsen tidigare. På motsvarande sätt är en oanvänd tuva inte heller attraktiv för nya fästingar i området.



Figur 3. Attraktionen av *Ixodes ricinus* till vecketågstjälkar (*Juncus effusus*) som använts som värdsökningsplatser av tidigare fästingar. Omritad från Healy & Bourke 2008.

Healy och Bourke (2008) drog slutsatsen att fästingarna attraheras till platser på grund av feromonsignaler eftersom mängden attraherade fästingar var proportionellt mot antalet fästingar som tidigare befunnit sig på plats. Detta stämmer överens med tidigare studier som bland annat visat att aggregationsbeteendet kan utlösas av ämnen i fekalier från andra fästingar (Grenacher *et al.* 2001). Man har också funnit att samma beteende kan framkallas av utsöndringar från externa körtlar på värdjur (Carroll 2001).

Att larver ansamlas kan förklaras att de alla kommer från samma äggklump och klättrar direkt upp på närliggande vegetation (Sonenshine 2003). Adulter aggregerar förmodligen för att hitta en partner. I hög vegetation samlas larver på andra ställen än nymfer och aduler. Adulter och nymfer klättrar högre upp på vegetationen än vad larver gör. Det kan bero på att senare

livsstadier föredrar större värdjur och måste komma högre upp från marken för att vara i höjd med den största ytan av dessa djur (Mejlon & Jaenson 1997).

En fördel med att klumpa ihop sig är att minska vattenavgången. Fästingar är beroende av fukt och eftersom luftfuktigheten i regel minskar när man kommer ovan det skyddade mikroklimatet vid markytan är således transpirationen högre vid de ställen där fästingar placerar sig för att vänta på förbipasserande värdjur (Perret *et al.* 2003). Genom att klumpa ihop sig med andra individer kan den enskilda fästingen minska sin egen transpiration. Denna förklaring stämmer inte överens med det mönster som Healy & Bourke (2008) såg på *Juncus effusus* stjälkarna. Individerna placerade sig inte tätt ihop utan tycktes hellre sprida ut sig en aning på den valda utkiksplatsen (undantaget kopulerande par).

Gruppering kan vara ett skydd mot predation. Yoder (1995) upptäckte ett stresshormon som utsöndrades från fästingar när de attackerades av predatoriska rödmyror (*Solenopsis invicta*). Hormonsignalen resulterade i en ansamling av fästingar från den omedelbara omgivningen vilket i sin tur ledde till att färre fästingar blev attackerade och tog skada av angreppen (Yoder 1995). Denna funktion bör inte heller vara ansvarig för anhopningen på utkiksplatser eftersom denna stressignal utsändes först efter en attack på en individ. Dessutom medför signalen en tät hopning av individer och inte det utspridda mönster man finner på utkiksplatserna.

Kanske är ändå aggregationsbeteendet helt enkelt en signal som fästingar använder för att finna de platser där chansen är störst att träffa på en lämplig värd. Men hur finner då årets första aktiva fästingar dessa platser? Används samma utkiksplatser av fästingar år efter år? Att fästingar dras till platser där många andra fästingar finns betyder inte nödvändigtvis att dessa är de bästa utkiksplatserna i området. Föredrar larver, nymfer och aduler alltid att aggregera i sina respektive generationskategorier eller blandar de sig även slumpvis? Aggregerar nymfer i lika hög grad som aduler? Sektionen kräver fler studier för att vi fullt ut ska förstå det adaptiva i aggregationsbeteendet.

Aggregering på värden

För att kunna minska smittorisker och för att olika åtgärder mot fästingspridda sjukdomar ska vara effektiva, är det viktigt att identifiera de värdarter och värdindivider som bär oproportionerligt stora fästingbördor. Dessa är nämligen de huvudsakliga smittokällorna för naiva (icke infekterade) fästingar. När vektorer ansamlas på en liten andel av värdarna ökar risken för transmission av patogener från infekterade till naiva vektorer, med värdjuret som mellanhand (Woolhouse *et al.* 1997). Därför är det viktigt att utreda fästingarnas aggregationsbeteende på värdarna. Åtgärder utförda utan kunskap om aggregationsbeteendet blir troligtvis inte framgångsrika. Om man däremot inriktar sig på de individer eller grupper av värdjur som bär en större andel av fästingbördan bör man kunna minska smittorisken av fästingspridda sjukdomar markant (Perkins *et al.* 2003).

Att fästingbördan i regel är ojämnt fördelad mellan individer av samma värdart, har påvisats i en rad studier (Tälleklint & Jaenson 1997, Woolhouse *et al.* 1997, Perkins *et al.* 2003, Brunner & Ostfeld 2008). Ett förvånansvärt generellt resultat är den s.k. 80-20 regeln (Woolhouse *et al.* 1997) som innebär att ca 80 % av fästingpopulationens totala födoingtag görs från endast 20 % av individerna i värdpopulationen. Emellertid har det visat sig svårt att identifiera den typ av värdindivid vars fästingbördor är markant högre än andras.

Det finns många individuella karaktärer hos värden som potentiellt kan påverka angripande parasiter såsom t.ex. kön, ålder, vikt och immunförsvar. Men resultaten för dessa karaktärs korrelation med fästingbördor är svaga och något varierande. Brunner & Ostfeld (2008)

noterade att hanarna av den vitfotade musen (*Peromyscus leucopus*) hade större fästingbörda än honorna. Men hanarna stod för ca 56,6 % av bördan vilket alltså inte är en sådan slående skillnad. Yngre, mindre möss hade fler nymfer än äldre, större individer. Juveniler hade också fler larver än adulta möss som i sin tur märkligt nog hade fler än subadulter. Dessa, något förvirrande, resultat förklarades av Brunner & Ostfeld (2008) av att värden under sin livstid förändrar sitt beteende och rörelsemönster vilket påverkar deras fästingbördor. Det kan också vara så att mössen fördelar olika mycket energi till immunförsvaret under olika delar av sitt liv. Tyvärr visar dessa resultat inte en given grupp av värdar som tycks locka till sig oproportionerligt mycket fästingar. Aggregationer av fästingar verkar snarare finnas hos individer av båda könen och alla åldersklasser (Brunner & Ostfeld 2008).

Perkins *et al.* (2003) fann vid en inventering av större skogsmus (*Apodemus flavicollis*) att sexuellt mogna hanar med hög kroppsmassa var den grupp som bar flest aggregationer av fästingar. Även Tälleklint & Jaenson (1997) identifierade hanar (skogssork, *Clethrionomys glareolus*) som den grupp med störst fästingbörda, men endast av larver. Samtidigt kunde de inte se någon skillnad i nymfbörda mellan könen. Däremot fanns en skillnad mellan åldersgrupper och nymfbörda. Yngre skogssorkar hade färre nymfer men lika många larver som äldre. Slutligen påträffades ingen effekt av värdens vikt för intensiteten av vare sig larver eller nymfer (Tälleklint & Jaenson 1997).

Brunner & Ostfeld (2008) fann en svag korrelation mellan larv- och nymfbörda hos vitfotad mus (*P. leucopus*) vilket innebär att de värdindivider som har en större larvbörda också tenderar att ha en större nymfbörda. För vektorspridna sjukdomar som t.ex. borrelia är detta en förutsättning för att patogenen ska kunna överföras till yngre stadium. En hona överför ytterst sällan borreliasmittan till äggen (Sonenshine 2003). Därför krävs horisontell överföring från infekterade nymfer och adulter till larver via en reservoarkompetent värd för att borreliabakterien ska spridas (Brunner & Ostfeld 2008).

Värdjur som passerar aggregationer av fästingar på marken får också höga fästingbördor. Alla faktorer som ökar sannolikheten för en värd att passera aggregationer av värdsökande fästingar, bör därmed dramatiskt öka dess fästingbörda (Brunner & Ostfeld 2008).

Även om många faktorer påverkar fästingbördan på en värd, är tidpunkten på säsongen den faktor varmed man bäst kan förutsäga den (Brunner & Ostfeld 2008). Detta reflekterar det säsongsbundna i fästingarnas livscykel och värdsökningsbeteende. All variation kan dock ej förklaras med säsongen eftersom man även ser en variation mellan individer i fästingbördorna. Tyvärr verkar inte denna ojämna fördelning kunna förklaras med hjälp av enkla modeller där endast enskilda faktorer används som prediktor. Den verkar snarare vara en följd av kombinationer av faktorer såsom t.ex. värdensitet, fästingdensitet, säsong, luftfuktighet och temperatur, men även individuella egenskaper som kön, ålder och storlek hos värden. Den slutsats som måste dras är att endast genom multivariabla modeller kan vi börja förstå orsak och konsekvens av individuella parasitbördor hos fästingens värdar (Brunner & Ostfeld 2008).

Värdarterna

Abundansen av en organism beror dels av inre attribut hos organismen (t.ex. livslängd, reproduktiv kapacitet m.m.) och dels av yttre, både biotiska och abiotiska förhållanden i omgivningen. Detta gäller naturligtvis för parasiter också. Här består den yttre miljön till viss del av värdjuret den livnär sig på. Vårdens biologi, beteende och samspel med andra organismer får konsekvenser för fästingens överlevnad och spridning (Krasnov *et al.* 2007).

Fästingens egen strategi är minst lika viktig. T.ex. finns det generalistiska och specialiserade fästingararter. Förutsättningarna för dessa att överleva och föröka sig varierar i olika habitat och i närvaro av olika värdarter. Specialister är givetvis känsligare för förändringar i värdpopulationens densitet än en generalist som vid låga värddensiteter kan växla till en annan värdart (Krasnov *et al.* 2007).

Tälleklint & Jaenson (1997) kunde påvisa vikten av såväl kvalitativa värdar som säsongens inverkan på fästingarnas utveckling. Viktskillnader hos larver och nymfer som tillåts ta ett fullt blodmål från olika värdar uppdagade vissa mönster. Bland annat vägde både larver och nymfer mer när de släppte från möss (*A. flavicollis*) än från skogssork (*C. glareolus*). Denna skillnad medfördes även till senare stadium. Nymfer vars larvstadium livnärs på möss var generellt större än de vars larvstadium sugit blod från sork. Detta stämmer bra överens med en studie av LoGiudice *et al.* (2003) som visade att fästinglarver som livnärs sig på möss har jämförelsevis en mycket stor chans att överleva och ömsa skal. Det är alltså en skillnad i kvalitet mellan värdar av olika art. Säsongeffekten påvisades i och med att de larver som intagit sitt blodmål på sensommaren vägde mer än de larver som varit aktiva tidigare på säsongen.

Fästingar i olika stadier kan föredra olika värdarter. *I. ricinus* som är en generalist, utnyttjar framförallt mindre värdar, som gnagare, reptiler och mindre däggdjur under sina två första stadier och större däggdjur som adult. Adulterna är alltså mer specifika i sitt födoval än yngre stadier. Tillgången till lämpliga värdar är en nödvändighet för fästingarnas överlevnad och reproduktion. Värdpopulationernas densitet och artsammansättningen påverkar de olika fästingstadierna olika mycket och på olika sätt vilket gör att effekterna därav kan vara svåra att förutsäga (Brunner & Ostfeld 2008).

Värdjurets ekologi, livshistoria och beteende är faktorer som påverkar fästingpopulationen. T.ex. om värden lever i flock eller ensam, om den migrerar, är territoriell och om den använder mikrohabitat som föredras eller undviks av fästingar. Allt detta påverkar hur ofta fästing och värd möts och sannolikheten att värden stöter på en aggregation av värdsökande fästingar (Brunner & Ostfeld 2008). En faktor som kan påverka fästingbördan direkt är immunförsvaret och individens förmåga att ta bort fästingar från sig själv och andra i sin närhet (Brunner & Ostfeld 2008). Också relationer mellan värden och andra djur spelar roll. T.ex. finns det fåglar som följer boskapshjordar och större djur och livnär sig genom att plocka parasiter från de större djuren.

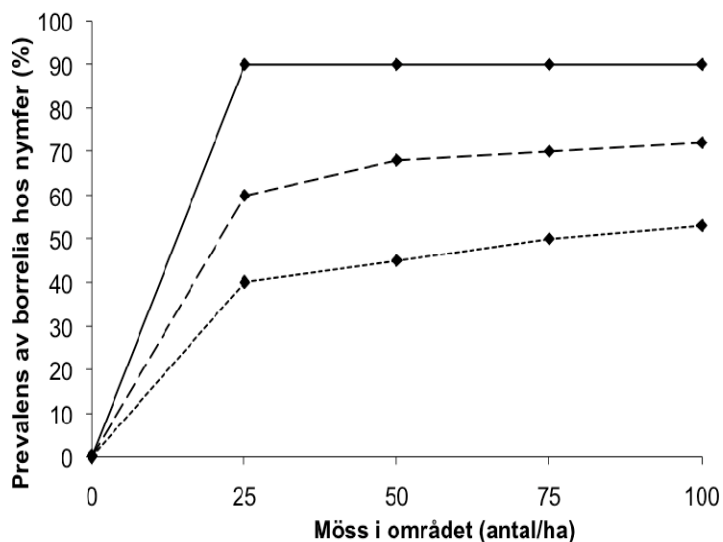
Beteendemönster är inte alltid oföränderliga. Vid skiftande densiteter av djur i ett område kan deras beteenden ändras. Exempelvis putsning och tvättning (både av andras och av den egna kroppen) och rörelsemönster kan variera i områden med olika densiteter av andra värd- och icke värddjur (Brunner & Ostfeld 2008). Detta utgör ännu en faktor att ta hänsyn till om man ska försöka förutsäga fästingbördan på djur i ett område.

Slutligen kan man fråga sig hur stor åverkan ektoparasiter som fästingen har på sina värdar utöver rollen som sjukdomsvektor. Det finns ett fåtal fästingararter som utsöndrar neurotoxiner i sin värds blodomlopp. Dessa kan orsaka fästingparalys vilket i värsta fall slutar i döden (Klompen 2005). För övrigt kan sekret från fästingens mundelar i vissa fall framkalla allergiska reaktioner, och stora fästingbördor kan orsaka blodbrist (Klompen 2005). Tälleklint & Jaenson (1997) beräknade den procentuella blodförlusten hos en rad vanliga värdarter (sork, mus, hare, rådjur och älg) och kom till slutsatsen att även om bördan av *I. ricinus* påverkar ett litet antal individer mycket starkt har dessa ektoparasiter inte någon stor effekt på värdpopulationens dynamik.

Spädningseffekten

Vektorspridda sjukdomar som drabbar människan är naturligtvis av stort intresse och har studerats flitigt. Under dessa studier har man lyckats påvisa ett fenomen som kallats spädningseffekten (dilution-effect) och som till en början, av Ostfeld & Keesing (2000), definierades för parasit-värd förhållandens effekt på vektorspridda sjukdomar. Slutsatsen var att utbredningen av vektorspridda sjukdomar avgörs av diversiteten och mångfalden av tillgängliga värdarter för vektorn. Detta förutsätter att alla värdarter inte har samma reservoarkapacitet för sjukdomen dvs. att de inte alla har samma kapacitet att föra smittan vidare till naiva vektorer.

Enligt resonemanget skulle utbredningen av en sjukdom som t.ex. borrelia begränsas i ett område där fästingarna oftare livnär sig på reservoarinkompetenta värdar (alltså de som kan förstöra invaderande *B. burgdorferi* i vävnaden och därmed inte överför smittan vidare) istället för på reservoarkompetenta (de som behåller *B. burgdorferi* en längre tid i vävnaden och därför kan infektera naiva parasiter, Schmidt & Ostfeld 2001, Sonenshine 2003, Perkins *et al.* 2006). På så sätt kan borreliasmittan ”spädas ut” av de reservoarinkompetenta värdarna så att färre naiva vektorer blir infekterade. Därmed sjunker prevalensen (antalet angripna individer) av borrelia, både hos fästingarna och hos värdarna (figur 4).



Figur 4. Prevalens av borrelia hos nymfer (*Ixodes scapularis*) som funktion av densiteten av möss (*Peromyscus leucopus*). Heldragen linje motsvarar område med endast möss, streckad linje område med 6 värdarter och prickad linje motsvarar område med 15 värdarter. Omritad från LoGiudice *et al.* 2003.

Möss av olika arter har visat sig vara extremt kompetenta reservoarer för borrelia (LoGiudice *et al.* 2003, Sonenshine 2003). Möss är också en av våra mest framgångsrika generalister med en fantastisk anpassningsförmåga vilket ger dem möjligheten att utnyttja de flesta habitat och har därför en mycket vid utbredning. Det innebär att sjukdomar som går på möss har en utmärkt möjlighet att bestå och spridas. Men i väldigt artrika habitat är prevalensen av borrelia lägre som en direkt konsekvens av ökad mångfald vilket innebär en ökad andel reservoarinkompetenta värdar (som t.ex. röd ekorre och rådjur) och alltså spädningseffekten (LoGiudice *et al.* 2003).

Spädningseffekten är även tillämpbar på själva vektorns utbredning (Krasnov *et al.* 2007). Olika värdar har visat sig olika bra på att förse fästingarna med kvalitativa blodmål (Tälleklint & Jaenson 1997). Därmed kan förekomsten av mindre kvalitativa värdar spä ut effekten av

högkvalitativa värdar och på så sätt påverka fästingarna negativt, vilket visats i flera studier. Liksom LoGiudice *et al.* (2003) visade för borrelia kunde Krasnov *et al.* (2007) visa att den generalistiska fästingen *I. ricinus* klarade sig sämre i områden med hög artrikedom, där det alltså fanns större andel lågkvalitativa värdar. Fenomenet är i stort sett begränsat till generalistiska parasiter. En parasit som är specialiserad visar naturligtvis aldrig eller sällan spädningseffekter eftersom den bara påverkas av tillgången av en eller ett par värdarter (Krasnov *et al.* 2007).

Ett uttryck som är relaterat till spädningseffekten är ”encounter reduction” (ER) myntat av Keesing *et al.* (2006). ER innebär att man avleder parasiter från högkvalitativa värdjur för att reducera parasitpopulationen och/eller transmissionen av patogener. Detta kan ske t.ex. genom att man förändrar ett värdjurs beteende såsom dess rörelsemönster eller om densiteten av en alternativ värd (reservoarinkompetent för patogenen eller lågkvalitativ för fästingen) ökar i jämförelse med den föredragna värden (Brunner & Ostfeld 2008).

Spridning och kolonisation

Fästingar förflyttar sig på marken endast korta distanser för att finna en partner eller en bra plats att vänta på ett värdjur (Crooks & Randolph 2006). Migrera och kolonisera nya områden gör de med värdjurens hjälp. Värdjuret bär fästingen en kortare eller längre sträcka och när fästingen avslutat sitt blodmål släpper den taget och faller ner på marken. Där den landar fortsätter den sin livscykel.

Hur långt en individ migrerar beror alltså helt och hållet på det värdjur den väljer. Om värden är territoriell eller strövar, och hur långt och snabbt den förflyttar sig bestämmer dess förmåga att sprida fästingpopulationer. Till *I. ricinus* vanliga långdistansspridare hör t.ex. hjortdjur och fåglar. Migrerande arter erbjuder en möjlighet till kolonisering av områden väldigt långt från utgångspunkten (Scott *et al.* 2001). *I. ricinus* tros ha kommit till Nordafrika från Europa med hjälp av flyttfåglar (Lane *et al.* 1991).

Madhav *et al.* (2004) pekade ut hjortdjuren som viktiga spridare av fästingpopulationer på grund av deras höga fästingbördor och stora strövområden. De bär fästingarna långa sträckor och är dessutom en av huvudvärdarna för adulta fästingar (Sonenshine 2003) och alltså för befruktade honor vilket gör dem till riktigt bra potentiella spridare. Däremot kan möss, med sina små territorier, i tillräckligt höga densiteter avleda värdsökande fästingar från hjortarna och därmed hindra långdistansspridning.

För att en kolonisering ska lyckas krävs att antingen flera individer, honor och hanar, eller en befruktad hona, kommer till en plats. Väl där behöver de naturligtvis lämpliga habitat och värdjur för att klara sig någon längre tid. En risk med spridningen av fästingar är att de kan föra med sig och etablera sjukdomar i områden där de tidigare inte funnits. Det förutsätter att de anländande fästingarna bär på smittan (t.ex. genom att bli transporterade dit av en reservoarkompetent, infekterad värd) och att reservoarkompetenta värdar finns på plats (Scott *et al.* 2001).

Med dagens genetiska verktyg kan man studera fästingpopulationen på ett helt nytt sätt och flera populationsgenetiska studier har publicerats de senaste åren. McCoy *et al.* (2003) undersökte fästingars parasiterande på två olika arter av sjöfåglar och fann lika mycket genetisk variation hos fästingarna inom som mellan de två fågelarterna samt endast svaga populationsfragmenteringar över relativt stora geografiska områden. Det betyder att det kan finnas ett genflöde mellan fästingar även över långa avstånd. I det här fallet kan det förklaras

av fåglarnas sociala beteende och kontinuerliga migration mellan flockar. Fästingar som specialiserat sig på fåglar har fördelen att fågelbon och häckningsplatser ofta blir återanvända vilket ökar chansen att finna en passande andra och tredje värd (McCoy *et al.* 2003). En uppenbar nackdel med genflöden mellan fästingpopulationer som specialiserat sig på en värdart är att de kan bryta upp fördelaktiga allelkombinationer och adaptationer till värdens försvarssystem (McCoy *et al.* 2003).

Handel med exotiska djur

En ökande handel med exotiska djur introducerar ett helt nytt sätt för vissa fästingar att spridas som tidigare inte varit möjligt. Efterfrågan på bland annat exotiska reptiler som husdjur har ökat i Europa och USA vilket skapat en transport av dessa arter mellan länder och världsdelar (Pietzsch *et al.* 2006). Även parasiter kan följa med i dessa frakter och följderna därav kan vara svåra att förutsäga.

Invasioner av exotiska fästingar kan orsaka smittospridning och i värsta fall epidemier av sjukdomar som inte tidigare varit närvarande i det område till vilket den importerats (Pietzsch *et al.* 2006). Fästingarnas förmåga att etablera sig i nya geografiska områden beror på deras ekologiska behov såsom klimat och tillgång på lämpliga värdar. Tyvärr vet vi ofta mycket lite om dessa fästingar eftersom enbart ett fåtal av de allra vanligaste europeiska och amerikanska arterna undersökts grundligt.

Anledningen till att reptiler (och växelvarma organismer överhuvudtaget) utgör en större riskgrupp än andra, beror på att fästingar behöver längre tid på sig att få ut ett fullgott blodmål ur en växelvarm kropp. Detta minskar alltså chansen för att fästingen hinner släppa värden under transporten och då sannolikt avlida (Pietzsch *et al.* 2006).

Det är möjligt att vi ännu inte inser vidden av detta problem. Potentiellt kan det skapa enorma bekymmer med epidemier bland såväl djur som människor. Icke desto mindre är det ett problem som skulle kunna avhjälpas med noggranna kontroller av importerade djur och helst genom att sluta importera exotiska djur.

Diskussion

Att påverka fästingarnas utbredning och risken att bli infekterad av fästingburna sjukdomar är inte omöjligt. Vissa områden med hög intensitet och prevalens av t.ex. borrelia är föremål för olika behandlingar för att få bukt med detta problem. Bland annat testas och används olika insektsmedel och biologisk pest kontroll med t.ex. svampar och nematoder för att decimera fästingförekomsten, med varierande framgång (t.ex. Garboui *et al.* 2006, Hartelt *et al.* 2008). Andra undersökningar, liksom den här uppsatsen behandlar de aspekter av fästingens liv och miljö som skulle kunna användas för att kontrollera den.

För att minska fästingdensiteten lokalt är det lättaste sättet att öppna upp landskapet och hålla vegetationen nere. Utan skyddande vegetation dör de uttorkningskänsliga fästingarna. Detta skapar dock andra problem och är definitivt inte en åtgärd som kan användas i någon större skala. Däremot kan värdjurens populationer kontrolleras, antingen för att reducera fästing antalet eller prevalensen av sjukdomen i fästingtäta områden. Antingen får man göra det genom att manipulera artsammansättning och abundansen av de olika värdarna eller genom att inrikta sig på de grupper av individer som bär oproportionerligt stora fästingbördor. Det sistnämnda har dock visat sig svårt i praktiken eftersom ingen klar grupp har utmärkt sig i försöken.

Ökad import och export öppnar nya vägar för fästingen och olika smittor att etablera sig i nya områden. Här krävs noggranna kontroller av i synnerhet reptiler och andra exotiska djur som importerats som husdjur. Den illegala handeln är naturligtvis ett stort problem av många anledningar, bland annat av denna. Här finns ingen kontroll överhuvudtaget och vi kan få se konsekvenserna av detta mer i framtiden.

Vi vet trots allt ganska lite om fästingen och dess beteende. När det gäller ett fåtal specifika aspekter av fästingens liv finns publicerade data. De flesta av dessa gäller dock inte fästingen i sig utan dess funktion som vektor för sjukdomar som drabbar människor och tamdjur. På många andra områden, som t.ex. angående vissa beteenden och delar av ekologin, saknas vetenskaplig litteratur. Det finns exempelvis, mig veterligen, mycket lite vetenskap presenterad kring fästingens göranden under de perioder som de inte värdsöker, hur mycket de faktiskt rör sig av egen maskin i vertikalt plan och om den sexuella reproduktionen. Naturligtvis är dessa delar av fästingens liv mindre intressanta för oss sett ur ett medicinskt perspektiv, men mer kunskap om alla delar av fästingens liv kan ge oss djupare förståelse för vissa.

Kanske kommer fästingen att bli ett hetare ämne inom forskarvärlden i framtiden, i och med dess skiftande utbredningsområde. Kanske särskilt i områden längs dess norra distributionsgräns, som här i Sverige, där fästingassocierade problem dyker upp i områden där förut inga fanns.

Tack

Stort tack till min handledare Håkan Rydin samt kollegorna Ebba Willerström, Elham Sadeghayobi och Robert Weimer för värdefulla kommentarer till manuskriptet. Tack också till Lars-Åke Janzon och Thomas G. T. Jaenson som gett mig tillstånd att använda deras fotografier.

Referenser

- Brunner, J.L. & Ostfeld, R.S. 2008. Multiple causes of variable tick burdens on small-mammal hosts. *Ecology* 89: 2259-2272
- Carroll, J.F. 2001. Interdigital gland substances of white-tailed deer and the response of host seeking ticks (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 38: 114-117
- Crooks, E. & Randolph, S.E. 2006. Walking by *Ixodes ricinus* ticks: intrinsic and extrinsic factors determine the attraction of moisture or host odour. *Journal of Experimental Biology* 209: 2138-2142
- Dautel, H., Dippel, C., Kämmer, D., Werkhausen, A. & Kahl, O. 2008. Winter activity of *Ixodes ricinus* in a Berlin forest. *International Journal of Medical Microbiology* 298 S1: 50-54
- Eisen, L. 2008. Climate change and tick-borne diseases: a research field in need of long-term empirical field studies. *International Journal of Medical Microbiology* 298 S1: 12-18
- Estrada-Peña, A. 2001. Distribution, abundance, and habitat preferences of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in northern Spain. *Journal of Medical Entomology* 38: 361-370
- Garboui, S.S., Jaenson, T.G.T. & Pålsson, K. 2006. Repelellency of MyggA Natural spray (para-methane-3,8-diol) and RB86 (neem oil) against the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in the field in east-central Sweden. *Experimental and Applied Acarology* 40: 271-277

- Gray, J.S. 2007. *Ixodes ricinus* seasonal activity: implications of global warming indicated by revisiting tick and weather data. *International Journal of Medical Microbiology* 298 S1: 19-24
- Grenacher, S., Kröber, T., Guerin, P.M. & Vlimant, M. 2001. Behavioural and chemoreceptor cell responses of the tick, *Ixodes ricinus*, to its own faeces and faecal constituents. *Experimental and Applied Acarology* 25: 641-660
- Hartelt, K., Wurst, E., Collatz, J., Zimmermann, G., Kleespies, R.G., Oehme, R.M., Kimmig, P., Steidle, J.L.M. & Mackenstedt, U. 2008. Biological control of the tick *Ixodes ricinus* with entomopathogenic fungi and nematodes: preliminary results from laboratory experiments. *International Journal of Medical Microbiology* 298: 314-320
- Healy, J.A.E. & Bourke, P. 2008. Aggregation in the tick *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae): use and reuse of questing vantage points. *Journal of Medical Entomology* 45: 222-228
- Hubálek, Z. & Halouzka, J. 1998. Prevalence rates of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in host-seeking *Ixodes ricinus* ticks in Europe. *Parasitology Research* 84: 167-172
- Jaenson, T.G.T. 2009. Fästingen *Ixodes ricinus* som sjukdomsöverförare. WWW-dokument: http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/medent/tj_tic.html. Hämtad 2009-01-14.
- Janzon, L-Å. 2009. Fästingar. WWW-dokument 2009-01-13: <http://www.nrm.se/sv/meny/faktaomnaturen/djur/insekterochspindeldjur/spindeldjur/fastingar.75.html>. Hämtad 2009-01-15.
- Keesing, F., Holt, R.D. & Ostfeld, R.S. 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters* 9: 485-498
- Klompen, H. 2005. Ticks, the Ixodida. I: Marquardt, W.C. (red.), *Biology of Disease Vectors*, pp. 45-55. Elsevier Academic Press, Burlington
- Krasnov, B.R., Stanko, M. & Morand, S. 2007. Host community structure and infestation by ixodid ticks: repeatability, dilution effect and ecological specialization. *Oecologia* 154: 185-194
- Lane, R.S., Piesman, J. & Burgdorfer, W. 1991. Lyme borreliosis: relation of its causative agent to its vectors and hosts in North America and Europe. *Annual Review of Entomology* 36: 587-609
- Lindgren, E., Tälleklint, L. & Polfeldt, T. 2000. Impact of climatic change on the northern latitude limit and population density of the disease-transmitting European tick *Ixodes ricinus*. *Environmental Health Perspectives* 108: 119-123
- Lindström, A. & Jaenson, T.G.T. 2003. Distribution of the common tick, *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae), in different vegetation types in southern Sweden. *Journal of Medical Entomology* 40: 375-378
- LoGiudice, K., Ostfeld, R.S., Schmidt, K.A. & Keesing, F. 2003. The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 567-571
- Madhav, N.K., Brownstein, J.S., Tsao, J.I. & Fish, D. 2004. A dispersal model for the range expansion of blacklegged tick (Acari: Ixodidae). *Journal of Medical Entomology* 41: 842-852
- Materna, J., Daniel, M., Metelka, L. & Harčarik, J. 2008. The vertical distribution, density and the development of the tick *Ixodes ricinus* in mountain areas influenced by climate changes (the Krkonoše Mts., Czech Republic). *International Journal of Medical Microbiology* 298: 25-37
- McCoy, K.D., Boulinier, T., Tiratd, C. & Michalakis, Y. 2003. Host-dependent genetic structure of parasite populations: differential dispersal of seabird tick host races. *Evolution* 57: 288-296
- Mejlon, H.A. & Jaenson, T.G.T. 1997. Questing behaviour of *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae). *Experimental & Applied Acarology* 21: 747-754

- Ostfeld, R.S. & Keesing, F. 2000. Biodiversity and disease risk: the case of Lyme disease. *Conservation Biology* 14: 722-728
- Perkins, S.E., Cattadori, I.M., Tagliapietra, V., Rizzoli, A.P. & Hudson, P. 2003. Empirical evidence for key hosts in persistence of a tick-borne disease. *International Journal for Parasitology* 33: 909-917
- Perkins, S.E., Cattadori, I.M., Tagliapietra, V., Rizzoli, A.P. & Hudson, P. 2006. Localized deer absence leads to tick amplification. *Ecology* 84: 1981-1986
- Perret, J-L., Guerin, P.M., Diehl, P.A., Vlimant, M. & Gern, L. 2003. Darkness induces mobility, and saturation deficit limits questing duration, in the tick *Ixodes ricinus*. *Journal of Experimental Biology* 206: 1809-1815
- Pietzsch, M., Quest, R., Hillyard, P.D., Medlock, J.M. & Leach, S. 2006. Importation of exotic ticks into the United Kingdom via the international trade in reptiles. *Experimental and Applied Acarology* 38: 59-65
- Schmidt, K.A. & Ostfeld, R.S. 2001. Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. *Ecology* 82: 609-619
- Scott, J.D., Fernando, K., Banerjee, S.N., Durden, L.A., Byrne, S.K., Banerjee, M., Mann, R.B. & Morshed, M.G. 2001. Birds disperse Ixodid (Acari: Ixodidae) and *Borrelia burgdorferi*-infected ticks in Canada. *Journal of Medical Entomology* 38: 493-500
- Sonenshine, D.E. 2003. Ticks. I: Resh, V.H. & Cardé, R.T. (red.), *Encyclopedia of Insects*, pp. 1132-1141. Academic Press, San Diego
- Tälleklint, L. & Jaenson, T.G.T. 1997. Infestation of mammals by *Ixodes ricinus* ticks (Acari: Ixodidae) in south-central Sweden. *Experimental & Applied Acarology* 21: 755-771
- Tälleklint, L. & Jaenson, T.G.T. 1998. Increasing geographical distribution and density of *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) in central and northern Sweden. *Journal of Medical Entomology* 35: 521-526
- Woolhouse, M.E.J., Dye, C., Etard, J.-F., Smith, T., Charlwood, J.D., Garnett, G.P., Hagan, P., Hii, J.L.K., Ndhlovu, P.D., Quinnell, R.J., Watts, C.H., Chandiwana, S.K. & Anderson, R.M. 1997. Heterogeneities in the transmission of infectious agents: implications for the design of control programs. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 94: 338-342
- Yoder, J.A. 1995. Allomonal defense secretions of the American dog tick *Dermacentor variabilis* (Acari: Ixodidae) promote clustering. *Experimental and Applied Acarology* 19: 695-705