

**Die Lungenparasiten des Rehes (*Capreolus capreolus*) –  
Befallsprävalenzen, begünstigende Faktoren und  
Auswirkungen auf die Wirtstiere in bayerischen Habitaten**

Von Tobias Michael Wild

Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde  
der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität  
München

**Die Lungenparasiten des Rehes (*Capreolus capreolus*) –  
Befallsprävalenzen, begünstigende Faktoren und  
Auswirkungen auf die Wirtstiere in bayerischen Habitaten**

Von Tobias Michael Wild

aus Fürth

München 2025



Aus dem Veterinärwissenschaftlichen Department  
der Tierärztlichen Fakultät  
der Ludwig-Maximilians-Universität München

Lehrstuhl für Experimentelle Parasitologie

Arbeit angefertigt unter der Leitung von:

Univ.-Prof. Dr. Markus Meissner

Angefertigt am Lehrstuhl für Tierernährung

der TUM School of Life Sciences

Technische Universität München

(Arbeitsgruppe Wildbiologie und Wildtiermanagement)

Mentor: Prof. Dr. Andreas König



**Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät  
der Ludwig-Maximilians-Universität München**

**Dekan:** Univ.-Prof. Dr. Reinhard K. Straubinger, Ph.D.

**Berichterstatter:** Univ.-Prof. Dr. Markus Meissner

**Korreferent:** Prof. Dr. Sebastian-U. Ulrich

**Tag der Promotion:** 26. Juli 2025



Die vorliegende Arbeit wurde gemäß § 6 Abs. 2 der Promotionsordnung  
für die Tierärztliche Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität  
München in kumulativer Form verfasst.

Folgende wissenschaftliche Arbeit ist in dieser Dissertationsschrift  
enthalten:

**Why are our roe deer short of breath? – prevalence and promotive  
factors of lung parasites in roe deer *Capreolus capreolus* in south-  
eastern Germany**

Tobias Wild<sup>1</sup>, Christian Ehrmantraut<sup>1</sup>, Sarah-Alica Dahl<sup>1</sup>, Felix Langer<sup>2</sup>, Elisabeth  
Kiess<sup>3</sup>, Kathrin Simon<sup>3</sup>, Markus Meissner<sup>3</sup> and Andreas König<sup>1</sup>

<sup>1</sup>School of Life Sciences, Wildlife Biology and Management Unit, Technical University of Munich,  
Freising, Germany

<sup>2</sup>Department of Statistics, Ludwig-Maximilians-University Munich, Statistical Consulting Unit StaBLab,  
Munich, Germany

<sup>3</sup>Faculty of Veterinary Medicine, Chair for Experimental Parasitology, Ludwig-Maximilians-University  
Munich, Planegg-Martinsried, Germany

WILDLIFE BIOLOGY

2024: e01275

<https://doi.org/10.1002/wlb3.01275>

Received: 29 November 2023, Accepted: 02 April 2024, Published 27 May 2024



*Meiner Familie, in Liebe und Dankbarkeit*



**INHALTSVERZEICHNIS**

<b>I. EINLEITUNG.....</b>	<b>1</b>
<b>II. LITERATURÜBERSICHT .....</b>	<b>4</b>
<b>1. Die Lungenwürmer des Rehes, <i>V. capreoli</i> und <i>D. capreolus</i>.....</b>	<b>4</b>
1.1. Taxonomische Einordnung und morphologische Merkmale .....	4
<b>2. Zur Ontogenese der Lungenwürmer des Rehes .....</b>	<b>7</b>
2.1. Der Lebenszyklus von <i>V. capreoli</i> .....	8
2.2. Der Lebenszyklus von <i>D. capreolus</i> .....	10
<b>3. Auswirkungen eines Befalls mit Lungenwürmern auf das Reh .....</b>	<b>12</b>
3.1. Krankheitssymptome verursacht durch <i>V. capreoli</i> .....	12
3.2. Krankheitssymptome verursacht durch <i>D. capreolus</i> .....	13
<b>III. PUBLIZIERTE STUDIENERGEBNISSE.....</b>	<b>15</b>
<b>1. Abstract .....</b>	<b>16</b>
<b>2. Introduction .....</b>	<b>17</b>
<b>3. Materials and methods .....</b>	<b>19</b>
3.1. Study areas.....	19
3.2. Sample composition.....	20
3.3. Detection of <i>D. capreolus</i> .....	21
3.4. Detection of <i>V. capreoli</i> .....	22
3.5. Data analysis.....	24
<b>4. Results .....</b>	<b>25</b>
4.1. Lungworm prevalence, infestation intensity, and lung alteration.....	25
4.2. Parasite prevalence based on sex .....	26
4.3. Infestation prevalence and intensity by age group .....	27
4.4. Infestation prevalence and intensity over the course of the year.....	28
4.5. Infestation prevalence and intensity in different habitats .....	29
4.6. Association between parasites and host animals.....	30
<b>5. Discussion .....</b>	<b>35</b>
<b>6. Funding, Permits, Author contributions and Peer review .....</b>	<b>43</b>

---

<b>7.</b>	<b>References .....</b>	<b>45</b>
<b>IV.</b>	<b>ERWEITERTE DISKUSSION .....</b>	<b>51</b>
<b>1.</b>	<b>Einleitung Diskussion .....</b>	<b>51</b>
<b>2.</b>	<b>Probenzusammensetzung .....</b>	<b>52</b>
2.1.	Bedeutung unterschiedlicher Habitats .....	52
2.2.	Bedeutung Probenanzahl, Altersklassen- und Geschlechterverhältnis ....	52
2.3.	Bedeutung Zeitraum der Probennahme .....	53
2.4.	Fazit Probenzusammensetzung und mögliche Fehlerquellen .....	54
<b>3.</b>	<b>Vergleich verschiedener Nachweismethoden für Lungenwürmer .....</b>	<b>55</b>
3.1.	Die Baermann-Wetzel Methode zum Nachweis lebender Larven.....	55
3.2.	Nachweis von <i>Dictyocaulus capreolus</i> durch Lungen-Sektion .....	55
3.3.	Nachweis von <i>Varestrongylus capreoli</i> .....	56
3.3.1.	Nachweis von adulten <i>V. capreoli</i> .....	57
3.3.2.	Nachweis der Larven von <i>V. capreoli</i> .....	57
3.3.3.	Nachweis von <i>V. capreoli</i> erst nach Vorauswahl .....	57
3.3.4.	Entwicklung einer eigenen Nachweismethode für <i>V. capreoli</i> .....	58
<b>4.</b>	<b>Befallszahlen der Lungenwürmer des Rehes im Vergleich .....</b>	<b>59</b>
4.1.	Prävalenz und Intensität des kleinen Lungenwurmes, <i>V. capreoli</i> .....	59
4.2.	Die Brutknoten von <i>V. capreoli</i> als Indikator für einen Parasitenbefall ...	60
4.3.	Prävalenz und Intensität des großen Lungenwurmes, <i>D. capreolus</i> .....	60
<b>5.</b>	<b>Verschiedene Faktoren und deren Einfluss auf das Befallsgeschehen ...</b>	<b>61</b>
5.1.	Der Einflussfaktor Geschlecht und mögliche Gründe für den SBP .....	61
5.1.1.	Physiologische (hormonelle) Unterschiede zwischen den Geschlechtern	63
5.1.2.	Der Geschlechtsdimorphismus beim Reh .....	65
5.1.3.	Unterschiedliches Verhalten von weiblichen und männlichen Rehen ....	66
5.2.	Der Einflussfaktor Alter .....	67
5.3.	Unterschiedliche Habitats und damit verbundene Einflussfaktoren auf den Lungenwurmbefall .....	69
5.3.1.	Die Populationsdichte und ihre Auswirkungen auf Expositionsrate und Empfänglichkeit .....	69
5.3.2.	Klimatische Unterschiede beeinflussen Entwicklung und Verbreitung der	

---

	Lungenparasiten.....	71
5.3.3.	Unterschiede in der Vegetation und damit der Nahrungsqualität .....	72
5.3.4.	Fazit zum Einfluss der Habitate .....	74
<b>6.</b>	<b>Die wechselseitige Beziehung zwischen dem Körpergewicht der Rehe und ihren Lungenparasiten.....</b>	<b>74</b>
6.1.	Auswirkungen des Körpergewichts auf die Lebenserwartung .....	76
6.2.	Auswirkungen des Körpergewichts auf die Fortpflanzung .....	76
<b>V.</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG .....</b>	<b>79</b>
<b>VI.</b>	<b>SUMMARY .....</b>	<b>81</b>
<b>VII.</b>	<b>TABELLENVERZEICHNIS .....</b>	<b>83</b>
<b>VIII.</b>	<b>ABBILDUNGSVERZEICHNIS .....</b>	<b>84</b>
<b>IX.</b>	<b>LITERATURVERZEICHNIS .....</b>	<b>85</b>
<b>X.</b>	<b>DANKSAGUNG.....</b>	<b>104</b>



**ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS**

°C	Grad Celsius
♀	Weibchen
♂	Männchen
Ca	Calcium
cm	Zentimeter
Cu	Kupfer
D.	Dictyocaulus
e.g.	zum Beispiel (exempli gratia)
Fe	Eisen
g	Gramm
gr.	griechisch, aus dem Griechischen
K	Kalium
kg	Kilogramm
KT	kondensierte Tannine
m	Meter
Mn	Mangan
ml	Milliliter
µl	Mikroliter
mm	Millimeter
mm <sup>2</sup>	Quadratmillimeter
n	Anzahl / Tierzahl
NaCl	Natriumchlorid
rpm	revolutions per minute
SBP	sex biased parasitism
SSD	sexueller Größendimorphismus (sexual size dimorphism)
StaBLab	Statistisches Beratungslabor
V.	Varestrongylus
Ver.	Version



## I. EINLEITUNG

Das europäische Reh (*Capreolus c. capreolus*, LINNAEUS 1758) besiedelt in seiner heutigen Erscheinungsform seit dem Spätpleistozän (seit etwa 127 000 Jahren) seinen namensgebenden Kontinent (VALLI, 2010) und hat sich im Laufe seiner Entwicklungsgeschichte über ganz Europa verbreitet. Heute kommt es bis auf Island, Irland und den Mittelmeerinseln auf dem gesamten europäischen Kontinent vor. Sein Verbreitungsgebiet erstreckt sich von der iberischen Halbinsel im Westen, über England im Nordwesten, bis nach West-Russland und zum Schwarzen Meer im Osten und vom Polarkreis in Skandinavien bis in den Süden nach Griechenland und Süditalien (STUBBE, 2008; LORENZINI et al., 2022). Über Europa hinaus kommt es außerdem jeweils im Norden der Türkei, von Syrien, des Iraks und des Irans vor (LORENZINI et al., 2022). In Deutschland findet man das Reh nahezu flächendeckend, von der Tiefebene bis ins Hochgebirge, in den Alpen bis über 2000 m, und es bewohnt die Wälder der Mittelgebirge, genauso wie die großen waldfreien Gebiete (STUBBE, 2008).

Zusammen mit dem Reh, scheinen sich auch dessen Parasiten über ganz Europa verbreitet und an unterschiedlichste Umweltbedingungen angepasst zu haben. So wird das Vorkommen der bei deutschen Rehen beschriebenen Lungenwürmer, *Varestrongylus capreoli* und *Dictyocaulus capreolus*, auch in verschiedensten anderen europäischen Ländern berichtet. Beispielfhaft seien hier Österreich (DEGENFELD-SCHONBURG, 1998; SCHWARZ et al., 2011), die Schweiz (ANDREWS et al., 1974; DOLLINGER, 1981), Frankreich (JÉGO et al., 2014), Polen (BALICKA-RAMISZ et al., 2003; CISEK et al., 2003; PYZIEL et al., 2017), Rumänien (HORA et al., 2016), Belarus (SHIMALOV und SHIMALOV, 2002), die Ukraine (KUZMINA et al., 2010), Spanien (PANADERO et al., 2001; MORRONDO et al., 2017), England (SIMPSON und BLAKE, 2018) und Schweden (DIVINA et al., 2002; HÖGLUND et al., 2003) genannt.

Während die adulten Würmer von *V. capreoli* und *D. capreoli* in den Bronchien und Bronchioli, bzw. der Luftröhre leben und damit bestmöglich vor den Umwelteinflüssen verschiedener europäischer Länder geschützt sind, müssen ihre Larven zwingend eine Entwicklung in der Umwelt vollziehen (IPPEN et al., 1995;

ANDERSON, 2000). Um dabei einerseits vor Austrocknung, UV-Strahlung und Frost geschützt zu sein und andererseits eine effektive Verbreitung zu gewährleisten, haben die Umweltstadien der beiden Lungenparasiten beachtenswerte Strategien entwickelt. Neben einer widerstandsfähigen, mehrschichtigen äußeren Hülle der Larven, die durch mehrere Häutungen gebildet wird (SCHNIEDER et al., 2000) und Nährstoff gefüllten Zellen im Larveninneren, die ein Überleben auch ohne Nährstoffaufnahme ermöglichen (ANDERSON, 2000), werden andere Lebewesen als Transportmedium zur Ausbreitung genutzt. Der kleine Lungenwurm, *V. capreoli* bedient sich dabei eines Zwischenwirtes in Form terrestrischer Nackt- und Gehäuseschnecken, in deren Inneren seine Larven für bis zu 9 Monate lebensfähig bleiben (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988) und selbst wochenlange Frostperioden überleben (SCHNIEDER et al., 2000). Die Larven des großen Lungenwurms, welche prinzipiell keinen Zwischenwirt für ihre Entwicklung benötigen, nutzen die Fruchträger (Sporangien) von koprophilen Pilzen der Gattung *Pilobolus*, in die sie eindringen und mit denen die Larven explosionsartig auf umliegende Vegetation geschleudert werden (DONCASTER, 1981; FORBES, 2018).

Auch wenn die beiden Lungenwürmer des Rehes eine hohe Wirtsspezifität aufweisen und ihre Übertragung auf Hauswiederkäuer als sehr unwahrscheinlich angesehen wird (HUGONNET et al., 1980; HÖGLUND et al., 2003; MORRONDO et al., 2017), sind fortlaufende Untersuchungen zum Parasitenbefall dieses Wildtieres sinnvoll und wichtig. Parasiten wie der Große Amerikanische Leberegel, *Fascioloides magna*, unterstreichen diese Wichtigkeit. Ursprünglich aus Nordamerika stammend und versehentlich mit amerikanischen Hirschen im 19. und 20. Jahrhundert nach Kontinentaleuropa eingeschleppt (MALCICKA, 2015; PLÖTZ et al., 2015), breitete sich dieser Parasit bei in Europa heimischen Wildwiederkäuern aus (SATTMANN et al., 2014) und erreichte spätestens 2011 das Bundesland Bayern (REHBEIN et al., 2012). Während die meisten Autoren die hohe Pathogenität von *F. magna* bei Rehen betonen, welche häufig zum Tod der Tiere führt (MALCICKA, 2015; REHBEIN et al., 2021; KÖNIG und EHRMANTRAUT, 2024), vermuten KONJEVIĆ et al. (2021) eine beginnende Anpassung des Parasiten, sodass befallene Rehe länger überleben und sich die Erkrankung von

einem akuten und tödlichen, hin zu einem chronischen Verlauf entwickelt. Mit dieser Anpassung an neue Wirtarten und seiner raschen Ausbreitung in Europa, unterstreicht *F. magna* beispielhaft die Bedeutung allgemeiner Überwachung von (parasitären) Krankheiten bei Wildtieren.

Da bei Rehen aus Bayern aktuelle Untersuchungen zum Befallsgeschehen mit Lungenwürmern fehlen und Details zu dessen Hintergründen nicht abschließend geklärt sind, möchte diese Studie Einflussfaktoren auf den Befall und Auswirkungen auf die Wirtstiere beleuchten und Grundlage und Anstoß für die fortwährende Überwachung dieser Parasitierung bei Rehen geben.

Die vorliegende Arbeit hat dafür in sieben repräsentativen bayerischen Habitaten das Befallsgeschehen mit Lungenwürmern bei Rehen untersucht. Neben der Häufigkeit (Prävalenz) und der Stärke (Intensität) des Parasitenbefalls, sollten die Auswirkungen der beiden Lungenwürmer *V. capreoli* und *D. capreolus* auf die Wirtstiere näher untersucht werden. Dafür wurden die Körpergewichte von befallenen und gesunden Rehen verglichen und pathologische Lungenveränderungen makroskopisch analysiert. Um darüber hinaus Einflussfaktoren auf das Befallsgeschehen zu beleuchten, wurden Umweltfaktoren wie Jahreszeit der Erlegung und bewohntes Habitat in die Betrachtung miteinbezogen und Befallskennzahlen getrennt geschlechtlich betrachtet, um mögliche Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Rehen aufzudecken. Da Jungtiere aufgrund ihres noch nicht voll entwickelten Immunsystems besonders anfällig für Parasitosen sind (DYK und CHROUST, 1974; SCHWARZ, 2010), andererseits eine Verminderung der Immunabwehr mit fortschreitendem Alter (Immunoseneszenz) bei Rehen denkbar ist (CHEYNEL et al., 2017), wurde der Altersklasse befallener Tiere besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

## II. LITERATURÜBERSICHT

### 1. Die Lungenwürmer des Rehes, *V. capreoli* und *D. capreolus*

#### 1.1. Taxonomische Einordnung und morphologische Merkmale

Parasiten und Vektoren, die human- oder veterinärmedizinisch von Bedeutung sind, lassen sich vor allem in die Stämme Plathelmintha (Plattwürmer), Nemathelmintha (Schlauchwürmer), Annelida (Ringelwürmer), Pentastomida (Zungenwürmer) und Arthropoda (Gliederfüßer) einordnen (SCHNIEDER et al., 2000). Innerhalb des Stammes der Nemathelmintha spielen aus parasitologischer Sicht die Klassen Nematodea (Rundwürmer) und Acanthocephalea (Kratzer) eine tragende Rolle (SCHNIEDER et al., 2000). Die Nematoden wiederum stellen eine große Klasse mit schätzungsweise einer Million Arten dar, wovon nur rund 20 000 Arten beschrieben sind und etwa 10 % Pflanzen- und 15 % Tierparasiten darstellen (SCHNIEDER et al., 2000; HIEPE et al., 2006; LUCIUS et al., 2018). Sie leben in sehr unterschiedlichen Biotopen und wurden im Meer in bis zu 6000 m Tiefe, in Süßwasser, in bis zu 53 °C heißen Quellen, im Erdreich und in verrottendem organischem Material gefunden (HARTWICH, 1993; SCHNIEDER et al., 2000).

Nach ANDERSON (2000); SCHNIEDER et al. (2000); MEHLHORN (2012) und TAYLOR et al. (2015) wird der kleine Lungenwurm des Rehes systematisch wie folgt eingeordnet:

Reich:	Animalia (Tiere)
Stamm:	Nemathelmintha (Schlauchwürmer)
Klasse:	Nematodea (Nematoda, Rundwürmer)
Unterklasse:	Secernentia (Secernentea)
Ordnung:	Strongylida
Überfamilie:	Metastrongyloidea
Familie:	Protostrongylidae
Gattung:	<i>Varestrongylus</i>
Art:	<b><i>Varestrongylus capreoli</i></b> (syn. <i>Capreocaulus capreoli</i> )

Die Einteilung des großen Lungenwurmes stellt sich nach selbigen Autoren folgendermaßen dar:

Reich:	Animalia (Tiere)
Stamm:	Nemathelmintha (Schlauchwürmer)
Klasse:	Nematodea (Nematoda, Rundwürmer)
Unterklasse:	Secernentia (Secernentea)
Ordnung:	Strongylida
Überfamilie:	Trichostrongyloidea
Familie:	Dictyocaulidae
Gattung:	<i>Dictyocaulus</i>
Art:	<b><i>Dictyocaulus capreolus</i></b>

Als Einschub, im Anschluss an die wissenschaftliche Taxonomie, sei hier noch auf den Begriff der Helminthen hingewiesen. Häufig wird bei parasitisch lebenden Würmern im medizinischen Sprachgebrauch von Helminthen gesprochen (gr. helmins, helminthos: der Wurm, die Eingeweidewürmer), womit vielzellige Parasiten mit lang gestreckter Form und fehlenden oder reduzierten Körperanhängen zusammengefasst werden (LUCIUS et al., 2018). Dieser Ausdruck ist kein taxonomischer Fachbegriff (Helminthen also auch keine systematische Einheit), sondern wird als Sammelbegriff für Plathelmintha, Acanthocephalea und die parasitisch lebenden Nematodea genutzt (SCHNIEDER et al., 2000; HIEPE et al., 2006; LUCIUS et al., 2018). Damit fallen auch die beiden Lungenwürmer des Rehes in diese Gruppe und der Begriff findet sich vielfach in der Literatur.

Die taxonomische Einordnung der Lungenwürmer des Rehes erfolgte noch lange bevor molekulargenetische Methoden zur Verfügung standen, mittels verschiedener morphologischer Merkmale, die sie mit ihren Verwandten teilen und von denen eine Auswahl im Folgenden genannt werden soll. Als Angehörige der Schlauchwürmer (Nemathelmintha) besitzen adulte *V. capreoli* und *D. capreolus* einen spindelförmigen, langgestreckten und ungegliederten Körper mit rundem Querschnitt, dessen Leibeshöhle (Pseudozöl, syn. Pseudocoelom) im Gegensatz zu den Plattwürmern (Plathelmintha) nicht mit lockerem, mesenchymalem Bindegewebe, sondern mit

Flüssigkeit gefüllt ist, welche den Hohlraum zwischen Körperwand und inneren Organen füllt (SCHNIEDER et al., 2000; LUCIUS et al., 2018).

Da Atmungs- und Zirkulationsorgane fehlen (SCHNIEDER et al., 2000), bestehen die inneren Organe hauptsächlich aus Verdauungsapparat und Reproduktionssystem.

Ersterer gliedert sich in eine Mundhöhle, die von mehreren Lippen mit Sinnesorganen umgeben ist, einen Pharynx, der zur taxonomischen Unterscheidung herangezogen werden kann, einen schlauchförmigen, mit einschichtigem Epithel ausgekleideten Mitteldarm und schließlich einen Enddarm, der bei Weibchen als Rektum und Männchen als Kloake ausgebildet ist und vor dem Hinterende (subterminal) ventral endet (SCHNIEDER et al., 2000; HIEPE et al., 2006; MEHLHORN, 2012; LUCIUS et al., 2018).

Da Nematoden getrenntgeschlechtlich sind, unterscheidet sich das Reproduktionssystem zwischen Männchen und Weibchen (HIEPE et al., 2006; MEHLHORN, 2012). Bei beiden sind die Geschlechtsorgane (Gonaden) lange, in Schlingen gelegte Schläuche, die bei den Männchen unpaar angelegt sind, während die Weibchen paarige Gonaden haben und daher als didelphisch bezeichnet werden (MEHLHORN, 2012; LUCIUS et al., 2018). Der weibliche Geschlechtsapparat beginnt mit dem Ovar, geht mittels Oviduktes in den Uterus über, setzt sich in einer unpaaren Vagina fort und mündet schließlich in eine ventral am Körper gelegene Vulva (SCHNIEDER et al., 2000; HIEPE et al., 2006; LUCIUS et al., 2018). Die einzelne Gonade der Männchen besteht aus einem Hodenteil, dem Samenleiter und dem Ductus ejaculatorius, der zusammen mit dem Enddarm in der Kloake mündet (HIEPE et al., 2006; LUCIUS et al., 2018). Die Spermien sind geißellos, können sich aber amöboid durch Mikrofilamente fortbewegen (MEHLHORN, 2012). Als akzessorischen Bestandteil ihres männlichen Geschlechtsapparates besitzen die beiden Lungenwürmer des Rehes, wie auch andere Strongylida, eine Bursa copulatrix (SCHNIEDER et al., 2000). Dabei handelt es sich um eine sattelförmige, durch Muskelzüge (sogenannte Rippen) verstärkte Kutikularausstülpung am Hinterende der männlichen Würmer, die bei der Kopulation den Körper des Weibchens umfasst und damit die Verbindung von Vagina und Kloake ermöglicht (SCHNIEDER et al., 2000; HIEPE et al., 2006; LUCIUS

et al., 2018).

Der Körper von Nematoden ist bilateral symmetrisch, an beiden Enden spitz zulaufend und von einer azellulären, kollagenreichen Körperbedeckung, der Kutikula, umgeben, die von der darunterliegenden zellulären Epidermis gebildet wird (SCHNIEDER et al., 2000; HIEPE et al., 2006). Sie bedeckt nicht nur die Körperoberfläche, sondern kleidet auch Mundöffnung und Pharynx, sowie Enddarm, Vagina und Exkretionsporus aus (HIEPE et al., 2006; MEHLHORN, 2012). Außerdem stülpt sich die Kutikula dorsal, ventral und lateral ins Pseudocoelom ein und bildet dadurch vier den ganzen Körper durchziehende Stränge, die zwei Exkretionskanäle und die beiden Hauptnervenzüge einbetten (LUCIUS et al., 2018). Weiterhin bildet die elastische Kutikula zusammen mit der Längsmuskulatur und der unter hohem Turgor stehenden Pseudozöflüssigkeit ein hydrostatisches Skelett, das den beiden Lungenwürmern eine schlängelnde Fortbewegung ermöglicht (HIEPE et al., 2006; LUCIUS et al., 2018).

Da die Kutikula während der Entwicklung vom Ei über 4 Larvenstadien hin zu den geschlechtsreifen Adulten nicht mitwächst, wird sie zwischen den Entwicklungsstufen bei 4 Häutungen abgelegt (SCHNIEDER et al., 2000; HIEPE et al., 2006; MEHLHORN, 2012). Die Ordnung der Strongylida weist dabei ein weiteres Charakteristikum auf. Die freilebenden Larven II werfen die alte, abgelöste Larvenhaut nicht gänzlich ab, sondern tragen die Kutikula als locker anliegende, sogenannte Scheide, als Larve III weiter und vollenden die Häutung erst im Wirt (ANDERSON, 2000; SCHNIEDER et al., 2000; LUCIUS et al., 2018). Die alte Larvenhaut dient der gescheideten Larve dabei als Schutzmantel gegen potentiell schädigende Einflüsse, wie zum Beispiel der angeborenen Immunreaktion des Wirtes (HIEPE et al., 2006).

## **2. Zur Ontogenese der Lungenwürmer des Rehes**

Um Unterschiede in den Prävalenzen und Befallsintensitäten zwischen den beiden Lungenwürmern zu verdeutlichen und um damit verbundene Zusammenhänge bezüglich Alter, Geschlecht, sowie Herkunft und Erlegungszeitpunkt der Rehe zu verstehen, wird im Folgenden ein kurzer Überblick über die Ontogenese von *D. capreolus* und *V. capreoli* gegeben.

Zuvor muss aber noch angemerkt werden, dass die Entwicklungszyklen der beim Reh vorkommenden Lungenparasiten zwar in groben Zügen in der Literatur beschrieben sind (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; IPPEN et al., 1995; STUBBE, 2008), möchte man aber detailliertere Informationen, beispielweise bezüglich Entwicklung und Überleben der Larven in der Umwelt, sind nur wenige Einzelheiten zu finden. Da sich die Arten der Lungenparasiten jedoch stark ähneln und Vertreter derselben Gattungen auch in Hauswiederkäuern zu finden sind, kann deren Literatur Hilfestellung geben. Hier wurde die Ausscheidung von Larven, deren Entwicklung und Ansprüche in der Umwelt für mögliche prophylaktische Maßnahmen im Rahmen des Weidemanagements, sowie die Vorgänge bei einer Infektion in den Wirtstieren, für die Entwicklung von Vakzinierungen und Therapien, genauestens erforscht (CHRISTOPH, 1999). Einige Angaben wurden daher von eng mit *D. capreolus* und *V. capreoli* verwandten Lungenwürmern, wie beispielsweise den großen Lungenwürmern von Rind (*Dictyocaulus viviparus*) und kleinen Hauswiederkäuern (*Dictyocaulus filaria*), sowie den 5 Arten der kleinen Lungenwürmer aus der Familie Protostrongylidae von Schaf und Ziege, übertragen.

### **2.1. Der Lebenszyklus von *V. capreoli***

Die adulten *Varestrongylus* leben in den Bronchien und Bronchioli des Lungengewebes, wo die Weibchen embryonierete Eier ablegen, aus denen rasch Larven schlüpfen (IPPEN et al., 1995; SCHNIEDER et al., 2000). Diese Erstlarven von *V. capreoli* sind laut BOCH und SCHNEIDAWIND (1988) 227 – 250 µm lang, ANDERSON (2000) geben die Länge mit 285 – 341 µm an. Sie weisen unweit ihres welligen Schwanzendes einen für viele Protostrongyliden charakteristischen, nach dorsal gerichteten Dorn auf, der später zusammen mit der Kutikula bei der ersten Häutung abgestoßen wird (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; ANDERSON, 2000). Die Erstlarven verlassen den Brutknoten, gelangen über die Trachea in den Pharynx der Rehe, werden abgeschluckt und mit dem Kot ausgeschieden (ANDERSON, 2000; SCHNIEDER et al., 2000). Dass Larven darüber hinaus in geringer Anzahl auch mit dem Sputum ausgehustet werden, berichten IPPEN et al. (1995) und MEHLHORN (2012). Die Erstlarven sind gegen Umwelteinflüsse recht widerstandsfähig, können in feuchtem Kot vereinzelt bis zu 10 Monate überleben

(SCHNIEDER et al., 2000) und ertragen sogar Frost (ANDERSON, 2000).

Wie für die Familie der Protostrongyliden typisch, benötigen die Larven für ihre weitere Entwicklung einen Zwischenwirt. Während einige Autoren den Zwischenwirt von *V. capreoli* nicht näher benennen und allgemein von terrestrischen Nackt- oder Gehäuseschnecken sprechen (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; SCHNIEDER et al., 2000), geben STROH und SCHMID (1938) schon bei ihrer Benennung dieses Parasiten die Gattungen *Agriolimax* (Ackerschnecken) und *Cepaea* (Bänderschnecken) an. Weiterhin werden für den kleinen Lungenwurm des Rehes *Arion rufus* (Rote Wegschnecke), *Arion subfuscus* (Hellbraune Wegschnecke), *Cepaea hortensis* (Garten Bänderschnecke), *Clausilia pumila* (Keulige Schließmundschnecke), *Cochlicopa lubrica* (Gemeine Glattschnecke), *Deroceras reticulatum* (Genetzte Ackerschnecke), *Discus rotundatus* (Gefleckte Schüsselschnecke), *Monachoides incarnata* (Rötliche Laubschnecke), *Monachoides umbrosa* (Schatten-Laubschnecke), *Succinea putris* (Gemeine Bernsteinschnecke), *Trichia unidentata* (Einzähnlige Haarschnecke) und *Vitrina pellucida* (Kugelige Glasschnecke) genannt (ANDERSON, 2000; GREWAL et al., 2003). Die Erstlarven bohren sich bei Kontakt mit einem geeigneten Zwischenwirt in wenigen Minuten in den Schneckenfuß ein (SCHNIEDER et al., 2000; STUBBE, 2008) oder werden von den Schnecken zusammen mit der Nahrung oral aufgenommen (MEHLHORN, 2012). Im Zwischenwirt entwickeln sie sich über 2 Häutungen zur infektiösen, gescheideten Drittlarve von etwa doppelter Größe der Erstlarven (ANDERSON, 2000; SCHNIEDER et al., 2000). Diese Entwicklung dauert ungefähr 2 - 3 Wochen (STUBBE, 2008; MEHLHORN, 2012), kann sich unter suboptimalen Bedingungen aber auch über Monate erstrecken, wobei die Larven im Fuß der Schnecken bis zu 9 Monate lebensfähig bleiben (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988) und selbst wochenlange Frostperioden überleben (SCHNIEDER et al., 2000). Die Ansteckung der Rehe als Endwirt erfolgt meist durch die (unbeabsichtigte) orale Aufnahme infizierter Schnecken mit dem Futter (ANDERSON, 2000; STUBBE, 2008; MEHLHORN, 2012) oder durch Aufnahme von infektiösen Larven nach deren Freiwerden aus toten Schnecken (SCHNIEDER et al., 2000). Ob die Drittlarven den Körper der Gastropoden aus eigenem Antrieb auch wieder verlassen können wird diskutiert,

ist aber weniger wahrscheinlich (ANDERSON, 2000). Die verzehrten Larven verlassen den Darm der Rehe vorwiegend im Bereich des Kolons und dringen anschließend in die Mesenteriallymphknoten ein (MEHLHORN, 2012). Sie häuten sich zur 4. Larve, erreichen über Lymphsystem (Ductus thoracicus) und venöse Blutbahn das rechte Herz, über die Pulmonalarterie die Lunge und bohren sich dort in die luftführenden Teile aus (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; SCHNIEDER et al., 2000), wo sie weitere 4 Wochen bis zur Geschlechtsreife benötigen (STUBBE, 2008). Die Zeitspanne zwischen oraler Larvenaufnahme und Eiproduktion in der Lunge liegt bei 4 – 5 Wochen (Präpatenzzeit) (MEHLHORN, 2012)

## **2.2. Der Lebenszyklus von *D. capreolus***

Die fadenförmigen Adulten des großen Lungenwurmes finden sich in der Luftröhre und den größeren und mittleren Bronchien der Lunge (IPPEN et al., 1995). Die dort abgelegten Eier sind oval, mit einer dünnen Schale, enthalten wie beim Kleinen Lungenwurm voll entwickelte Embryonen (ANDERSON, 2000) und gelangen mit dem Wimpernstrom zum Larynx, wo einige mit dem Bronchialschleim ausgehustet, die meisten aber abgeschluckt werden (SCHNIEDER et al., 2000). Die Eihülle wird teils in den Luftwegen, teils nach dem Abschlucken im Darm abgestreift und in der Außenwelt entwickeln sich die ausgeschiedenen Larven I innerhalb von 4 bis 10 Tagen zu ansteckungsfähigen Larven III, wobei Wärme (Temperaturen > 16°C) und Feuchtigkeit den Vorgang begünstigen (SCHNIEDER et al., 2000; STUBBE, 2008). Die Entwicklung der Larven erfolgt dabei ohne wesentliches Wachstum, bei minimaler Nahrungsaufnahme und die Drittlarve ist immer von der abgelösten Kutikula der L II, häufig sogar von den Scheiden beider Häutungen, umgeben (ANDERSON, 2000; SCHNIEDER et al., 2000). Dass die Larven ohne nennenswerte Futteraufnahme auskommen, verdanken sie mit Nährstoffen gefüllten Zellen in ihrem Inneren, die lichtmikroskopisch sichtbar sind und während der Entwicklung aufgezehrt werden (ANDERSON, 2000). Die infektiösen Larve III sind resistenter gegenüber Austrocknung, Kälte und Frost als die nichtinfektiösen Stadien (DONCASTER, 1981; ANDERSON, 2000), wobei ihre Überlebensfähigkeit unter verschiedenen Umweltbedingungen variiert. In Deutschland überleben Drittlarven im Juni 4 Wochen lang, im Oktober 2 bis 4

Monate und in 1 – 12°C warmem Wasser bis zu 6 Monate (BUNKE, 1983). Auf Weideland in Schottland bleiben *Dictyocaulus* Larven bis zu einem Jahr lang infektiös (JARRETT et al., 1955) und mehrere Autoren bestätigen eine Überwinterung in der Umwelt (DUNCAN et al., 1979; DONCASTER, 1981; IPPEN et al., 1995; FORBES, 2018).

Die L III bewegen sich entgegen der Erdanziehung nach oben (negative Gravitaxis) (ANDERSON, 2000) und WALLACE und DONCASTER (1964) beobachteten bei horizontaler Fortbewegung eine Geschwindigkeit von 1,1 mm/h. Neben der eigenständigen Fortbewegung dürfte die passive Verbreitung der Larven durch Vektoren wie Käfer (SCHNIEDER et al., 2000) oder Vögel (BUNKE, 1983), sowie die mechanische Verteilung der Kotpartikel (MICHEL und ROSE, 1954) und das Wegschleudern bei aufprallendem Regen (SCHNIEDER et al., 2000) eine bedeutende Rolle spielen. Einen weiteren wesentlichen Ausbreitungsmechanismus stellt die erstmals von ROBINSON et al. (1962) beschriebene Benutzung der Fruchträger (Sporangien) von koprophilen Pilzen der Gattung *Pilobolus*, zum Beispiel *P. kleinii* oder *P. crystallinus*, dar (DONCASTER, 1981; ANDERSON, 2000; SCHNIEDER et al., 2000; FORBES, 2018). Die Sporen dieser Pilze entwickeln sich erst nach der Passage durch einen Herbivorendarm, wachsen etwa gleichzeitig mit der Entwicklung der L III nach der Ausscheidung im Kot in 4 – 8 Tagen zu Hyphen aus und bilden Sporangien (DONCASTER, 1981; SCHNIEDER et al., 2000; FORBES, 2018). In diese Sporangien dringen infektiöse L III aktiv ein und werden explosionsartig bis zu 3 m weit in Richtung Licht und damit auf die umliegende Vegetation geschleudert (DONCASTER, 1981; SCHNIEDER et al., 2000). Fehlen Vertreter von *Pilobolus* spp., reduziert sich die Larvenanzahl auf Pflanzen in mehr als 100 cm Entfernung vom Kot um mehr als 90 % (JØRGENSEN et al., 1982). Über die Verbreitung hinaus schützen die Sporangien die enthaltenen Drittlarven von *Dictyocaulus* spp. vor Austrocknung und UV-Strahlung und ihre klebrige Oberfläche verhindert, dass die L III durch Regen auf weniger vorteilhafte Pflanzenteile gespült werden (DONCASTER, 1981).

Nachdem sie aktiv oder passiv auf Äsungspflanzen gelangt sind, werden die Larven vom Reh oral aufgenommen, gelangen in den Darm und über den gleichen Weg wie die Larven der Kleinen Lungenwürmer in die Lungen der Wirte (STUBBE, 2008; MEHLHORN, 2012). Nach der Häutung zur L4 in den Mesenteriallymphknoten

gelangen die Larven in den Bronchien nach einer letzten Häutung in etwa 3 Wochen zur Geschlechtsreife (MEHLHORN, 2012). Die Zeitspanne zwischen oraler Larvenaufnahme und Eiproduktion in der Lunge liegt bei 21–28 Tagen (Präpatenzzeit) (POWERS et al., 1982; ANDERSON, 2000; SCHNIEDER et al., 2000).

### **3. Auswirkungen eines Befalls mit Lungenwürmern auf das Reh**

Rehe sind unter den Bedingungen einer hohen Wilddichte, dem Fehlen wichtiger Großraubwildarten und eines vom Menschen stark beeinflussten Lebensraumes Krankheiten gegenüber sehr anfällig (STUBBE, 2008). Noch vor Infektionskrankheiten durch Viren, Bakterien oder Pilze, macht der Befall mit Parasiten den überwiegenden Teil der Rehkrankheiten aus (DOLLINGER, 1981; SCHNIEDER et al., 2000; STUBBE, 2008; ŽELE VENGUŠT et al., 2021). Zwar ist es bei in freier Wildbahn, auf natürliche Weise, verendeten Tieren (Fallwild) nur schwer möglich die genaue Todesursache festzustellen (STUBBE, 2008), einen Eindruck können entsprechende Studien aber durchaus vermitteln. So geben WEIDENMÜLLER (1971) für Rehe aus Bayern an, dass Parasitosen unter den natürlichen Todesursachen einen Anteil von 82 % haben, ŽELE VENGUŠT et al. (2021) beziffern diesen für Rehe aus Slowenien mit 48 %. Hinweise zu tödlich verlaufenden Lungenwurmerkrankungen liefern AGUIRRE et al. (1999), welche durch Lungenparasiten verursachte Pneumonien als die häufigste parasitäre Erkrankung sehen und als primäre Todesursache für 10 % der von ihnen untersuchten Rehe angeben. ŽELE VENGUŠT et al. (2021) berichten, dass bei 510 untersuchten Rehen Lungenwürmer für 5,8 % der Todesfälle verantwortlich waren und darüber hinaus als Teil einer kombinierten Parasitose zu 26 % der Tode beitrugen.

Auch wenn Lungenwurmerkrankungen mit tödlichem Ausgang bei Rehen in freier Wildbahn somit keine Seltenheit darstellen (AGUIRRE et al., 1999; SCHNIEDER et al., 2000; STUBBE, 2008; ŽELE VENGUŠT et al., 2021), muss betont werden, dass nicht jeder Wurmbefall auch Krankheit bedeutet und nicht jede Krankheit zum Tod führt (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988).

#### **3.1. Krankheitssymptome verursacht durch *V. capreoli***

Der Befall mit kleinen Lungenwürmern ist bei Rehen durch derbe Wurmknotten

charakterisiert, die subpleural liegen, sich halbkugelförmig über die Lungenoberfläche hervorwölben und von herdartigen Veränderungen umgeben sind (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; IPPEN et al., 1995; SCHNIEDER et al., 2000). Die Veränderungen sind gegenüber dem umliegenden Lungengewebe deutlich abgegrenzt, von derber Konsistenz, erreichen Walnussgröße, und haben variierende Farben (gelblich, graugelb, bräunlich-grün) (SCHNIEDER et al., 2000). Schneidet man die Wurmknötchen durch, so weisen sie eine kegelförmige Gestalt auf, deren Spitze in das Gewebe ragt, und stehen mit dem Bronchialbaum in Verbindung (IPPEN et al., 1995). Histologisch zeigt sich im Bereich der Brutknötchen eine typische verminöse Pneumonie, weiterhin können Verdickungen der Bronchialschleimhaut, eine Vermehrung des peribronchialen Bindegewebes, unspezifische Zellinfiltrationen, sowie Fremdkörper-Riesenzellen beobachtet werden (IPPEN und HILGENFELD, 1961).

Der Krankheitsverlauf ist meist chronisch, jedoch in der Regel gutartig und äußerlich nicht erkennbar (STUBBE, 2008). Klinisch sichtbare Symptome treten erst bei stärkerem Befall mit *V. capreoli* auf und Ausbrüche stehen oft mit anderen Krankheiten (SCHNIEDER et al., 2000) oder mit Schwächung des Organismus durch andere Ursachen (Unterernährung) in Zusammenhang (STUBBE, 2008). Gerade Kitz erkranken laut BOCH und SCHNEIDAWIND (1988) erst bei massivem Befall. Während IPPEN et al. (1995) angeben, dass die Wirtstiere den kleinen Lungenwurm gut zu kompensieren scheinen, da selbst Tiere mit starkem Befall kein verringertes Körpergewicht aufweisen, stellen BOCH und SCHNEIDAWIND (1988) einen Verlust an Wildpretgewicht und SCHNIEDER et al. (2000) eine Abmagerung befallener Rehe fest. Die Tiere zeigen Abgeschlagenheit, Atembeschwerden, gelegentlich trockenes Husteln und versterben in schweren Fällen (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; SCHNIEDER et al., 2000; STUBBE, 2008). Laut IPPEN et al. (1995) kommt es hingegen nur bei gleichzeitig vorliegender, massiver Infektion mit Magen-Darmwürmern zu Todesfällen.

### **3.2. Krankheitssymptome verursacht durch *D. capreolus***

Ein Befall mit *Dictyocaulus* verursacht bei Rehen schon bei mittelgradigem Befall klinische Erscheinungen und äußert sich zuerst in trockenem, später in feuchtem und gedehntem Husten, der sich zu Hustenanfällen steigern kann und

insbesondere nach schnellen Fluchten beziehungsweise Bewegung auftritt (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; IPPEN et al., 1995; SCHNIEDER et al., 2000).

In Abhängigkeit von seiner Intensität führt der Befall zu flächigen Entzündungen der Atemwegs Schleimhaut, zu Wandverdickungen und erhöhter Schleimsekretion, bis hin zu gelegentlich auftretenden Verstopfungen des Lumens der feineren Bronchien (IPPEN et al., 1995). Bei der Entzündung handelt es sich laut BOCH und SCHNEIDAWIND (1988) um eine chronische, katarrhalische Bronchitis mit typischem interstitiellen Lungenemphysem. Nach IPPEN et al. (1995) und SCHNIEDER et al. (2000) treten Lungenödeme, Emphyseme und hochgradige Entzündungserscheinungen mit teilweise tödlichem Verlauf dagegen erst auf, wenn es neben dem Parasitenbefall zu bakteriellen Sekundärinfektionen kommt.

Sind die Rehe neben Großen Lungenwürmern wie es häufig vorkommt noch mit anderen Helminthen befallen (KUTZER und KNAUS, 1969; REHBEIN et al., 2000), können raues glanzloses Haarkleid, verzögerter Fellwechsel, Kümern, fortschreitende Abmagerung, Blutarmut und verringerte Gehörbildung die Folgen sein (IPPEN et al., 1995). Bei Fortschreiten der Erkrankung kann es zu rascher Abmagerung und nach völliger Entkräftung zum Tod der Tiere kommen (SCHNIEDER et al., 2000).

### III. PUBLIZIERTE STUDIENERGEBNISSE

Es folgt die Publikation:

**Why are our roe deer short of breath? – prevalence and promotive factors of lung parasites in roe deer *Capreolus capreolus* in south-eastern Germany**

Tobias Wild<sup>1</sup>, Christian Ehrmantraut<sup>1</sup>, Sarah-Alica Dahl<sup>1</sup>, Felix Langer<sup>2</sup>, Elisabeth Kiess<sup>3</sup>, Kathrin Simon<sup>3</sup>, Markus Meissner<sup>3</sup> and Andreas König<sup>1</sup>

<sup>1</sup>School of Life Sciences, Wildlife Biology and Management Unit, Technical University of Munich, Freising, Germany

<sup>2</sup>Department of Statistics, Ludwig-Maximilians-University Munich, Statistical Consulting Unit StaBLab, Munich, Germany

<sup>3</sup>Faculty of Veterinary Medicine, Chair for Experimental Parasitology, Ludwig-Maximilians-University Munich, Planegg-Martinsried, Germany

Wildlife Biology 2024: e01275

<https://doi.org/10.1002/wlb3.01275>

Received: 29 November 2023, Accepted: 02 April 2024, Published 27 May 2024

## 1. Abstract

The existence of bronchopulmonary nematodes in German roe deer *Capreolus capreolus* is well documented, with two types of lung parasites that have been described previously: *Dictyocaulus capreolus* and *Varestrongylus capreoli*. However, little is known about the impact of these parasites on their host animal or which parameters influence outbreak and intensity of infection. The aim of this study was to obtain new information on the relevance of factors such as season, environmental conditions or age, sex, and body mass of the infected roe deer. To obtain our results, the respiratory tracts of 762 roe deer from south-eastern Germany were examined.

In the sample, 42.5% of roe deer were infested with *V. capreoli* and 14.0% with *D. capreolus*, and 51.3% of animals were completely free of lung parasites. Testing for influencing variables, our regression models found both sex and age of the roe deer to statistically influence infestation, with male sex and younger age correlating with both stronger infestation and higher infestation rates. Accordingly, in male animals the infestation rates with *V. capreoli* and *D. capreolus* (45.1% and 20.1%, respectively) were higher than in females (39.4% and 8.0%, respectively).

The overall infestation rate of juvenile animals was remarkably higher (73%) than those of sub-adults (38.3%) or adults (28.4%).

Across all age groups, infested animals showed lower body weights compared to non-infested animals. According to our multiple linear regression model, roe deer infected with *D. capreolus* on average weighed 0.65 kg less than their healthy counterparts, and in the case of *V. capreoli* 0.72 kg less on average. While the burden on the well-being of infested animals can only be assumed, these concrete figures (reduced body weight in infested compared to healthy animals) demonstrate the economic damage lung parasites cause to meat harvesting from bagged roe deer.

**Keywords:** *Dictyocaulus capreolus*, impact, lungworm, parasite infestation, roe deer, *Varestrongylus capreoli*

## 2. Introduction

In the 2018/19 hunting year, 265 217 roe deer *Capreolus capreolus* were bagged in Bavaria, rendering this game species the most important in Bavarian hunting by far, surpassing wild boar *Sus scrofa* (65 455) and red deer *Cervus elaphus* (11 649) (StMELF 2019). In addition to the number of roe deer hunted, another interesting figure is that 54 079 deer were reported as fallen game in Bavaria in the same period, i.e. they died in traffic accidents or of natural causes (StMELF 2019). While the proportion of deer killed in road traffic accidents is certainly considerable, the importance of serious, sometimes fatal diseases of roe deer should not be underestimated. Exceeding infectious diseases of a bacterial, viral, or mycotic nature, parasitic diseases play the most important role in the smallest native representative of the German deer family (Weidenmüller 1964, Dollinger 1981, Prosl and Kutzer 2006, Žele Vengušt et al. 2021). Weidenmüller (1964) assumes a mortality rate of 82% due to parasitosis for roe deer from Bavaria, and Žele Vengušt et al. (2021) put this figure at 48% for roe deer from Slovenia. Besides gastrointestinal parasitic infestations, deaths of roe deer due to lungworm infections are not uncommon. In their study on roe deer mortality Aguirre et al. (1999) found verminous pneumonia to be the most common parasitic disease and the primary cause of mortality for up to 10% of the roe deer investigated. Žele Vengušt et al. (2021) report that lungworms are responsible for 5.8% of deaths in roe deer and in addition contribute to 26% of deaths as part of a combined parasitosis.

In roe deer, a large lungworm of the genus *Dictyocaulus*, which lives in the trachea and the larger bronchi, and a small lungworm of the genus *Varestrongylus*, which parasitises the finer bronchi and the lung tissue, have been described (Boch and Schneidawind 1988, Ippen et al. 1995, Stubbe 2008, Lorenzini et al. 2022). The eggs of both lungworms develop in the lung tissue, the hatched larvae migrate up the trachea, are swallowed, and reach the environment via the faeces. There, in the case of *D. capreolus*, they develop into infectious forms within 6–10 days, migrate to feeding plants, and are again ingested by roe deer.

The larvae of *V. capreoli* require snails as intermediate hosts for their development, whereby no host specificity is described and various species of snails serve as hosts. The larvae penetrate snails that crawl over the faeces at night, become infectious in 2–3 weeks, and are finally ingested together with the snail during grazing. Once in the intestine, the larvae of both lungworm genera migrate via the intestinal lymph nodes, the lymphatic and venous bloodstream, to the right side of the heart and further into the lungs, where they develop into adult, sexually mature worms (Boch and Schneidawind 1988, Ippen et al. 1995, Stubbe 2008).

Originally it was assumed that *D. viviparus*, the large bovine lungworm, parasitises in roe deer (Kutzer and Knaus 1969, Haupt and Stubbe 1973, Andrews et al. 1974, Boch and Schneidawind 1988), but this hypothesis was rejected by transmission experiments (Kutzer 1980, Divina and Höglund 2002). The difficulty of an exact classification of this lungworm species is exemplified by the fact that the parasite occurring in roe deer has been described as *D. eckerti* (Hugonnet et al. 1980, Hugonnet and Cabaret 1987, Borgsteede et al. 1990), but predominantly as *D. noernerii* (Aguirre et al. 1999, Panadero et al. 2001, Wisser et al. 2001). It was not until 2002 that molecular genetic studies by Gibbons and Höglund (2002) led to a redescription and renaming to *D. capreolus*. Höglund et al. (2003) detected the new species in roe deer in Sweden, and Carreno et al. (2009) and Schwarz (2010) found this lungworm species in roe deer in Spain and Austria. Thus, the distribution of this species in roe deer is probably uniform across Europe, and it probably parasitises consistently in roe deer (Schwarz 2010). The difficulties in naming the species and the different data in the literature confirm the need for research on lungworms in roe deer.

In this study, the lungworm infestation in seven different roe deer populations in southern Germany (Bavaria) was examined. In addition to determining the frequency (prevalence) and infestation severity (intensity) of the two parasites present, special attention was paid to the influence of *D. capreolus* and *V. capreoli* on the infested host animals. For this purpose, the body masses of the collected roe deer were examined and the pathological changes of the infested lungs were analysed. In addition, we separately studied the prevalence in female and male animals to determine possible differences in parasite infestation between the sexes. As young animals are particularly susceptible to parasitosis because their

immune systems are not yet fully developed (Dyk and Chroust 1974, Schwarz 2010), we also paid increased attention to the age group of the animals examined.

### 3. Materials and methods

#### 3.1. Study areas

The analysed roe deer originated from seven habitats in Bavaria, south-eastern Germany (Fig. 1).

The study areas were chosen to reflect diverse but typical habitats, with different characteristics in terms of vegetation, geography, and climate.

An overview of the different study areas, their specifications, and the distribution of the collected samples can be found in Table 1.



**Figure 1. Geographical localisation of the seven study areas. 1 = Spessart, 2 = Haßberge, 3 = Oberpfalz, 4 = Niederbayern, 5 = München, 6 = Allgäu, 7 = Ruhpolding.**

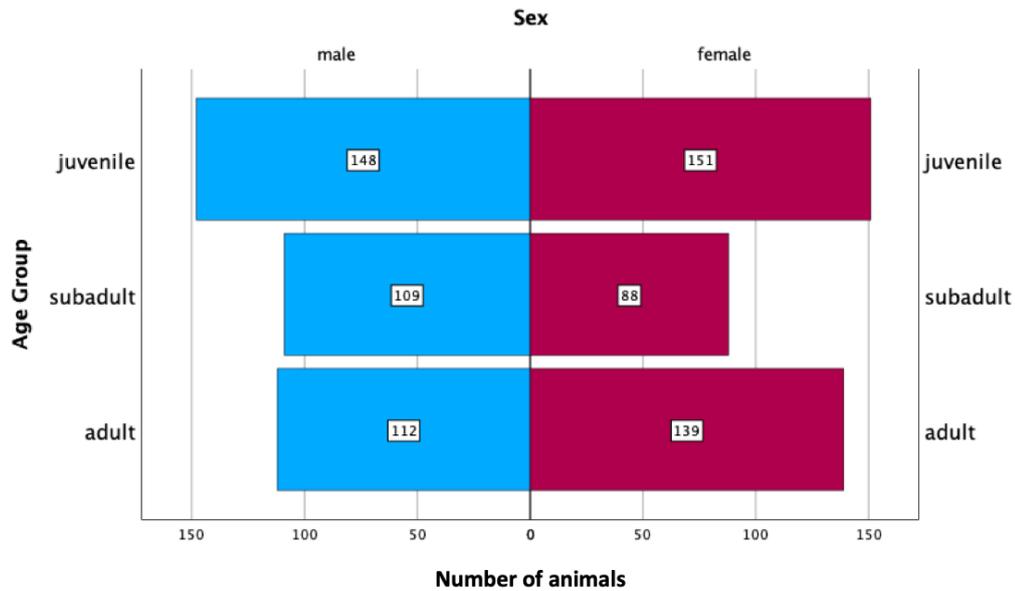
**Table 1: Sample distribution and site-specific parameters of the study areas.**

Habitat (study area)	Number of samples (distribution)	Plant growth district	Forest fraction	Altitude (mean value) [m above sea level]	Average annual precipitation [mm]	Annual mean temperature [°C]	Temperature during vegetation period [°C]	Length of vegetation period (mean value) [days]
Beech Forest Habitat (Spessart)	107 (14%)	Hochpessart and Nordspessart	71%	356	916	7.8	12 - 12.5	153
Agriculture Beech Forest Mix (Haßberge)	196 (25.7%)	Haßberge	48%	363	761	7.6	12 - 12.5	151
Pine Forest (Oberpfalz)	82 (10.8%)	Oberpfälzer Becken- und Hügelland	46%	440	750	7.4	12 - 12.5	147
Agricultural Landscape (Niederbayern)	63 (8.3%)	Östliches Niederbayerisches Tertiärhügelland	26%	435	814	7.5	12.5 - 13	155
Spruce Forest (München)	28 (3.7%)	Westliche kalkalpine Jungmoräne	28%	617	1243	7	12 - 12.5	150
Alpine Grassland Farming Spruce Forest Mix (Allgäu)	86 (11.3%)	Allgäuer Flysch- und Helvetikumvorpalpen	39%	1178	1767	5.1	< 11	114
Alpine Mountain Mixed Forest (Ruhpolding)	199 (26.1%)	Teisendorfer Flyschberge and Chiemgauer Alpen	83%	1005	1707	5.4	11 - 11.5	124
			66%	982	1673			129

### 3.2. Sample composition

For our study we analysed 762 lungs of roe deer, collected from September 2017 to October 2019. To collect samples more consistently throughout the year with regard to age classes and sexes, a temporary extension of legal hunting season was granted by the authorities in some cases. All material was collected during regular hunting activities of the forestry enterprises and private hunters. The place and date of death, the sex and the weight of the animals (live weight and weight after field dressing) were recorded. The age class of the respective animal (juvenile, subadult, and adult) were assessed by the experienced hunters and additionally validated for 538 roe deer by growth layers using a dental cement technique (Mitchell 1967). No age class could be determined for 12 roe deer and no sex for 4 samples. The samples were stored frozen at  $-18\text{ °C}$  until examination.

Figure 2 shows the age class structure of the collected samples divided into three classes, juvenile (< 1 year), subadult (1–2 years), and adult (> 2 years), as well as into sex. The sex ratio of the entire data set is 49.7% male deer to 50.3% female ( $\text{♂} 1 : \text{♀} 1.01$ ).

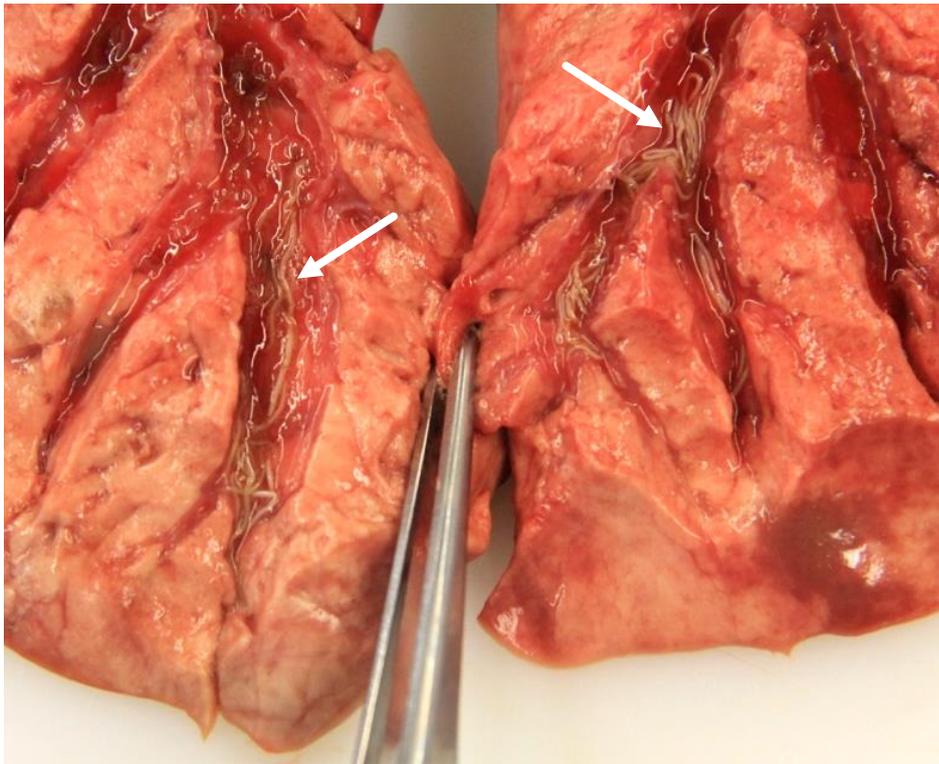


**Figure 2. Sample distribution by age group and sex (n = 747 roe deer examined).**

### 3.3. Detection of *D. capreolus*

In 21 of the 762 lungs, no evaluation for *D. capreolus* was carried out due to bullet-related destruction in the area of the main bronchi. An examination of lungs damaged in these areas might have led to false negative results, as adult *D. capreolus* mainly inhabit the trachea and the large bronchi.

To detect lungworms of *D. capreolus*, the lungs and tracheae were flushed with water and adult worms were collected using a sieve (hole size 1 mm). In addition, a helminthological section of the lungs was conducted (Bauer 1990). For this purpose, the airways were opened with scissors, starting with the trachea, going along the main bronchi to the bronchioli, and examined for large lungworms (Fig. 3). The parasites found by flushing or dissection were counted, fixated in 80% ethanol, and later morphologically assigned to the genus *Dictyocaulus* under a light microscope using 10- to 20-fold magnification.



**Figure 3. Roe deer lung with opened bronchial tree and massive *Dictyocaulus capreolus* infestation (white arrows).**

#### **3.4. Detection of *V. capreoli***

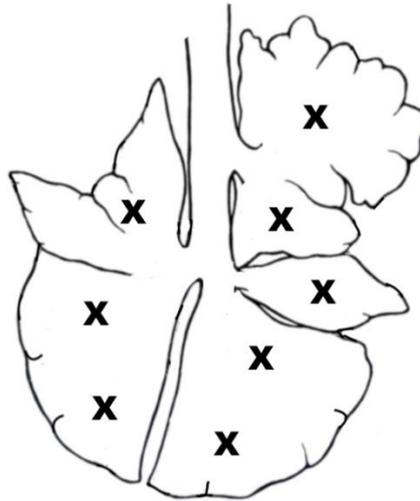
Typical for this parasite is the concentration of adult worms and larvae in subpleural inflammatory centres, so-called breeding knots. These knots are the size of a pinhead to a walnut and destroy the affected lung area if the host animal's immune response is insufficient (Fig. 4) (Boch and Schneidawind 1988). The defrosted lungs were first examined externally by inspection and palpation for these breeding knots. Number, size (< 1 cm = 'small', 1 – 2 cm = 'medium', > 2 cm = 'large', see Fig. 4), and location of the alterations were noted. Changes that were probably not of parasitic origin, such as widespread pneumonia or emphysema, were not recorded.

Lung tissue was then collected regardless of macroscopic abnormalities. In order to allow an objective examination and to include each lung lobe, this sampling was done at eight anatomically defined points of each lung (Fig. 5). The collected material (10 g/lung) was minced and mixed, and 0.5 g of it was fixated in 5 ml Barbagallo solution for labile helminth stages (components/litre: 30 ml

formaldehyde solution 37%, 7.5 g NaCl, 970 ml aqua distillata) for at least 48 h to flush out the larvae. In the next step, the solution was removed from larger tissue particles through a sieve (hole size 1 mm) and centrifuged in a swing-out centrifuge at 2000 rpm for 10 min. The supernatant was discarded, the sediment was diluted with 1000  $\mu$ l Barbagallo solution and 50  $\mu$ l of this was transferred to a slide with a counting grid (20  $\times$  20 fields, field size 1 mm<sup>2</sup>) for counting. The morphological and quantitative assessment of the *V. capreoli* first stage larvae was carried out by light microscopy. In the following results and discussion section, the number of larvae found is given per gram of examined (wet) lung tissue.



**Figure 4.** Roe deer lung with incised breeding knots of the small lungworm reaching deep into the tissue (white arrows). On the left an alteration defined as 'large' (> 2 cm).



**Figure 5. Schematic illustration of a roe deer lung with localisations of tissue sampling (X) for the detection of *Varestrongylus capreoli*.**

### 3.5. Data analysis

The statistical analyses were carried out in cooperation with the Statistical Consulting Unit 'StaBLab' of the Ludwig-Maximilians-University of Munich, represented by Mr. Felix Langer. The software package 'IBM SPSS statistics' (ver. 29), the open source software R (ver. 4.1.0, [www.r-project.org](http://www.r-project.org)), and the corresponding RStudio (Ver. 1.4.1717) were used. The significance threshold was set at  $p < 0.05$ .

To analyse the correlation between lung alterations and infestation with *V. capreoli*, a Pearson's chi-squared test was used and Cramer's V was measured as a coefficient of correlation (using 'IBM SPSS statistics').

The evaluation of binary variables, such as parasite infestation in general or specifically with *V. capreoli* and *D. capreolus*, was carried out using multiple logistic regression models (using the *glm()* function in R, [www.r-project.org](http://www.r-project.org)). For metric data, such as the eviscerated weight of the roe deer or the number (logarithmized) of parasites or parasite larvae, the evaluation was carried out using multiple linear regression (via the *lm()* function in R, [www.r-project.org](http://www.r-project.org)). The variables habitat, season, sex, age class, and weight (eviscerated) defined the models. For an overview of the statistical models used, their variables with characteristics and the generated output in R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)), see Table 2.

For checking whether the effects of the variables 'season' and 'habitat' on the

target variables were random, an F-test was performed for the metric target variables 'number of larvae' and 'number of worms' (intensity of infection), respectively, using the function *anova(modelwithvariable, modelwithoutvariable)* in R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)). A chi-squared test was used for the binary target variables 'infection with *D. capreolus*' and 'infection with *V. capreoli*' (prevalence of infection) using the function *anova(modelwithvariable, modelwithoutvariable, test = 'Chisq')* in R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)).

To investigate the influences between the two lungworm species and their host animals, the constitution of roe deer and the respective parasite infection were examined more closely. To this end, the body masses (eviscerated) of infected and healthy roe deer were compared (weight information was not available for 45 samples). In our statistical considerations, the naturally existing differences in weight between juvenile, subadult, and adult roe deer were eliminated by means of the regression models.

## 4. Results

### 4.1. Lungworm prevalence, infestation intensity, and lung alteration

Of the 762 lungs examined, 42.5% (324) were found to be infected with the small lungworm, *V. capreoli*. The intensity of infestation varied greatly; the number of larvae found ranged from 40 to 38 600 per gram of examined lung tissue, with a median of 2000 larvae per gram in infected lungs.

The large lungworm, *D. capreolus*, was detected in 14.0% (104) of 741 deer. The intensity of infestation varied between 1 and 231 adult worms per lung, with a median of 7 worms per infected lung. Considering the prevalences for both parasites in combination, only 51.3% (380) of the 741 roe deer were free of lung parasites, 48.7% (361) were carriers of at least one parasite species, and 7.7% (57) suffered from infection with both lungworms.

The examination of the lungs for breeding knots of the small lungworm, *V. capreoli*, exhibited the following results. Of the 762 lungs examined, 318 (41.7%) showed nodular alterations. On mean, these lungs had 2.5 nodules, with a maximum of 10 nodules. In the examination for *V. capreoli*, this parasite was detected in 81.4% of the lungs with alterations. Divided according to the size of

the lung lesions, 81.0% of 263 lungs with small nodules (< 1 cm diameter), and 87.8% of 164 lungs having medium nodules (1–2 cm) were positive for *V. capreoli*. Of 56 lungs with at least one large nodule (> 2 cm, Fig. 4), all (100%) showed infection with the small lungworm.

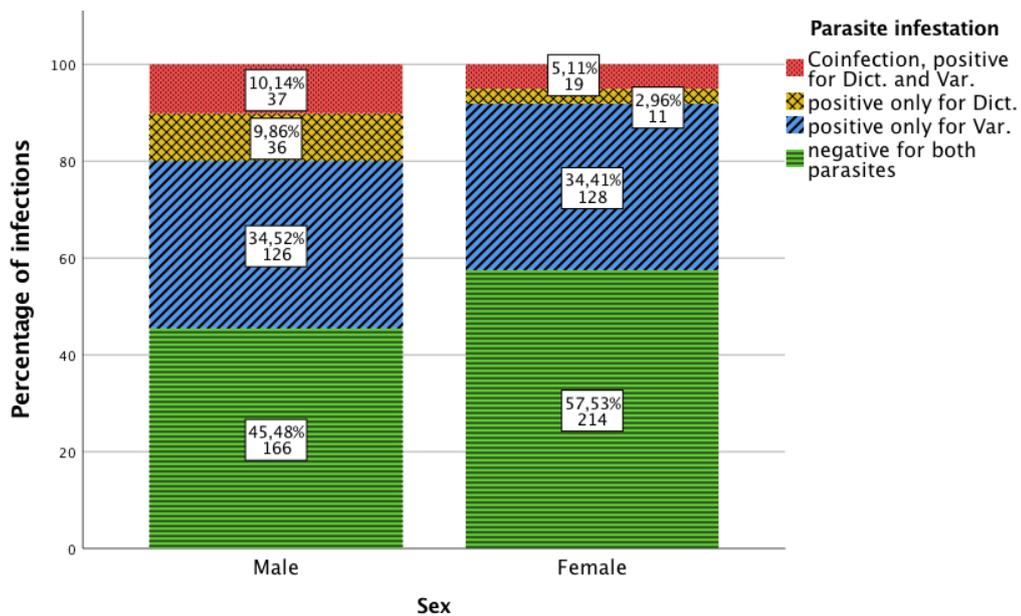
On the other hand, 85.4% of the 444 nodule-free lungs were actually free of *V. capreoli*, and only 65 (14.6%) were found to be infected despite an externally healthy appearance. The association between lung alterations and *V. capreoli* infestation was statistically significant and strong ( $p < 0.0001$  in Pearson's chi-squared test; Cramér's  $V = 0.66$ ).

#### **4.2. Parasite prevalence based on sex**

When the prevalence of lung parasites is broken down by sex, a consistently higher infestation rate of males compared to females becomes apparent.

While less than half of the males (45.5%, 166 animals) were free of lung parasites, the fraction of healthy females was 57.5% (214). According to the multiple logistic regression model, the chance of being infected with lung parasites was increased 1.55-fold for males compared to females ( $p = 0.02$ ).

In the case of *V. capreoli*, 45.1% (170) of examined males and 39.4% (150) of females were infected. While this sex difference was not statistically significant for the small lungworm ( $p=0.29$ ), our multiple logistic regression model suggests male animals carried a 2.43-fold higher chance of infection with the large lungworm than female animals ( $p < 0.001$ ). In our sample, 20.1% (73) of the buck fawns, yearlings, and bucks were found to be infected with *D. capreolus*, while this share was 8.0% (30 animals) in females. A difference was also observed for co-infections: 10.1% (37) of male animals and 5.1% (19) of female animals suffered from both lungworms (Fig. 6). The percentages for healthy animals were correspondingly divergent. However, an increased intensity of infestation with a larger number of larvae or worms in male animals could not be statistically detected.



**Figure 6. Prevalence of pulmonary parasites (*Dictyocaulus capreolus* and *Varestrongylus capreoli*, and co-infection with both parasites) by sex (n = 737 roe deer examined).**

#### 4.3. Infestation prevalence and intensity by age group

Statistically significant differences in parasitic infestation rates were also found between different age classes.

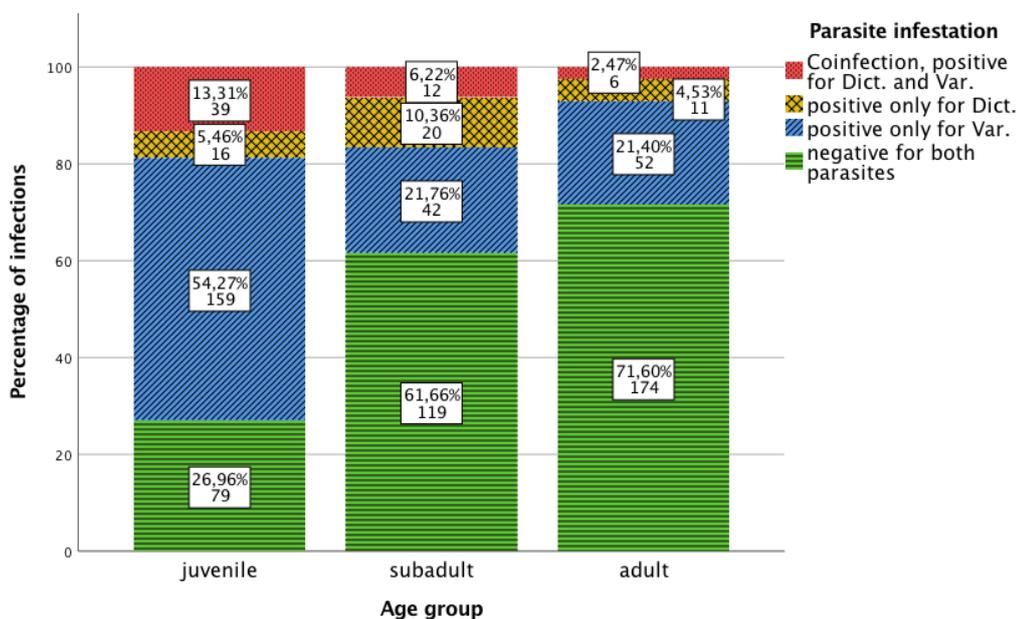
According to the multiple logistic regression model, juvenile roe deer had a 2.59-fold higher chance of suffering from lungworms than subadults ( $p < 0.001$ ) and even a 2.91-fold higher chance compared to adults ( $p < 0.001$ ). Accordingly, less than one-third (27%, 79 animals) of the fawns were found without lung parasite infection, while the share of healthy animals was 61.7% (119) in yearlings and 71.6% (174) in adults (Fig. 7).

The infestation numbers of the small lungworm differed correspondingly. While its larvae were found in 23.9% (60) of the lungs of bucks and does, and in 27.9% (55) of the lungs of yearlings, 67.9% (205) of the lungs of fawns were infested. According to the multiple logistic regression model, this resulted in a 3.09-fold higher chance of fawns being infected with *V. capreoli* compared to subadults ( $p < 0.001$ ). Compared to adults, the chance for fawns increased by 3.29 ( $p < 0.001$ ).

Infection figures of *D. capreolus* show a similar tendency. Juveniles carried large lungworms in 18.8% (55) of cases, while the proportion was 16.5% (32) for

subadults and 7.0% (17) for adults. However, the age class differences of the large lungworm were not statistically significant.

Not only the prevalence, but also the intensity of infestation was higher in juveniles than in the other two age groups. In *V. capreoli*, the median number of larvae found per gram of infected lung was 3080 larvae in juveniles, 1640 larvae in subadults, and 700 larvae in adults. The results were significant between juveniles and adults: adults carried on average 0.47 times fewer larvae than juveniles ( $p=0.045$ , multiple linear regression model). In the case of *D. capreolus*, the differences were not significant, but showed the same tendency. The mean number of worms found per infected lung was 20.09 in juveniles, 15.84 in subadults, and 13.82 in adults.



**Figure 7. Prevalence of pulmonary parasites (*Dictyocaulus capreolus* and *Varestrongylus capreoli*, and co-infection with both parasites) by age group (n = 729 roe deer examined).**

#### 4.4. Infestation prevalence and intensity over the course of the year

Differences in infestation rates and intensity were found not only with regard to sex and age class, but also with regard to different seasons.

During summer (June, July, and August) only 30.7% of the hunted roe deer were infested with *V. capreoli*, whereas this proportion was 41.4% in autumn (September, October, and November), 46.2% in winter (December, January, and February) and 47.7% in spring (March, April, and May). This trend was also reflected in the infestation intensity. The fewest *V. capreoli* larvae were found in summer and autumn (median of 1920 and 1640 larvae/g lung, respectively), while higher larval numbers were found in winter and spring (3020 and 2800 larvae/g lung, respectively).

In the case of the large lungworm, *D. capreolus*, the figures were opposite. Here, most animals were infested in summer (26.1%), fewer in autumn (15.8%) and spring (11.5%), and the least in winter (7.3%). In this season, not only was the frequency of infestation lowest, but also the fewest adult worms were found in the infested lungs (median 5 worms/lung). In the other seasons, this median value increased from 6 (summer) and 9 (autumn) to 10 worms (spring).

According to the F-tests and chi-squared tests we performed, the seasons show a significant effect on the prevalence of infection with *D. capreolus* ( $p=0.003$ ) and *V. capreoli* ( $p=0.005$ ), but no effect was found for the intensity of infection.

#### **4.5. Infestation prevalence and intensity in different habitats**

Looking at the prevalence of *V. capreoli* in the different study areas, the highest infestation rate was found in Spessart. Here, 55.1% of the examined roe deer were infested with small lungworms. The lowest prevalence of infested animals was found in Oberpfalz with 34.1%. The remaining habitats displayed infestation rates between these two values (Allgäu: 34.9%, Niederbayern: 38.1%, Ruppolding: 40.2%, Haßberge: 44.9%, and München: 50.0%). The Spessart study area was also the most prominent in terms of infestation intensity. Here, the median number of *V. capreoli* larvae in infested roe deer was 4200 per examined gram of lung. The remaining habitats were ranked in descending order as follows: Ruppolding (2580), München (2200), Allgäu (2000), Haßberge (1600), Oberpfalz (1320), and Niederbayern (1100).

In the case of the large lungworm, *D. capreolus*, the highest infestation rate of 22.0% was also found in Spessart. In percentage terms, the fewest animals were

infested in Niederbayern with 1.6%. The other study areas fell in between (München: 7.4%, Ruhpolding: 13.4%, Oberpfalz: 14.6%, Haßberge: 14.8%, Allgäu: 15.3%). The infestation intensities were as follows: in Niederbayern a median of 21 worms/infested lung, in Oberpfalz 15, in München 13, in Allgäu 10, in Ruhpolding 10, and in both Haßberge and Spessart 5.

Even though the habitats differ in forest fraction, altitude, annual precipitation, length and temperature of the vegetation period, and annual mean temperature, the variable habitat only showed a significant effect on the prevalence of infection with *V. capreoli* ( $p = 0.03$ ; chi-squared test).

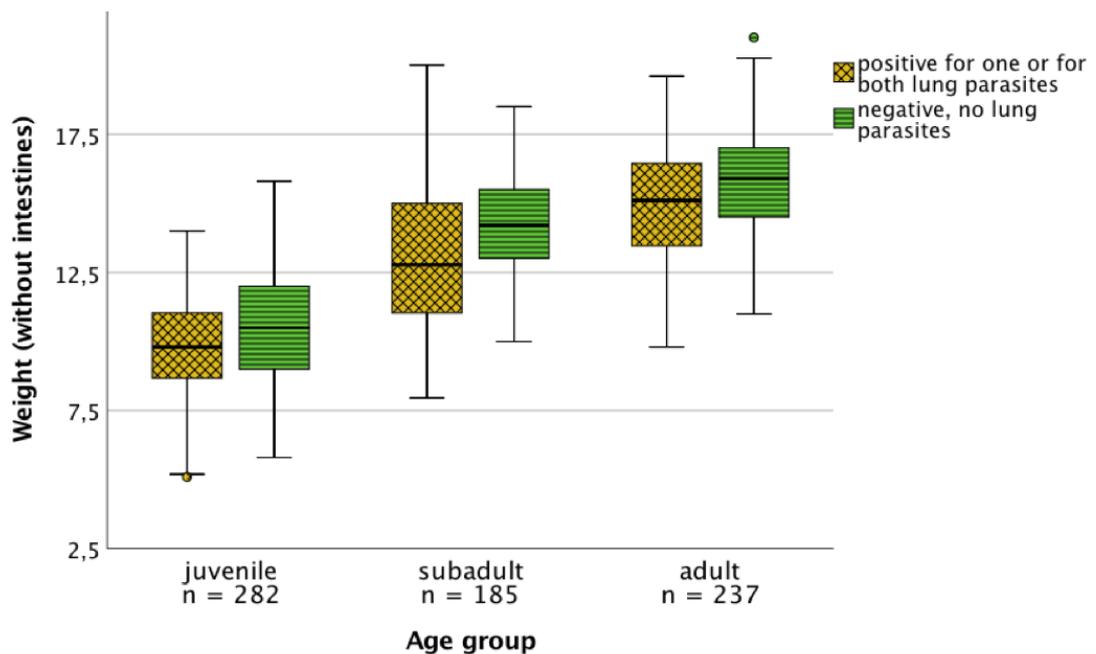
#### 4.6. Association between parasites and host animals

Initially, no distinction was made according to the type of parasite, but a categorisation into 'infested with lung parasites' or 'not infested' was drawn. Furthermore, the different age classes were separated for better illustration. Across all age groups, the infested animals weighed less than the non-infested animals (Fig. 8). In fawns, the medians (9.8 kg and 10.5 kg, respectively) differed by 0.7 kg, in yearlings by 1.4 kg (median 12.8 kg and 14.2 kg, respectively), and in does/ bucks by 0.8 kg (median 15.1 kg and 15.9 kg, respectively). These differences were also confirmed in the multiple linear regression model. According to the calculations, roe deer infected with the small lungworm weighed on average 0.72 kg less than their healthy counterparts ( $p < 0.001$ ; 95% CI: 0.37 kg – 1.1 kg) and for the large lungworm the weight was 0.65 kg less on average ( $p < 0.01$ ; 95% CI: 0.19 kg – 1.1 kg). Even though the results of the multiple linear regression model are statistically significant, the biological relevance should be considered relatively small. Looking at the percentage decrease in body weight caused by the lung parasites, the reference roe deer of the multiple linear regression model shows a reduction of 7.1% when infested with *V. capreoli* and a reduction of 6.4% when infested with *D. capreolus* (characteristics of the reference roe deer as shown in Table 2: weight 10.2 kg, beech forest habitat, spring season, male sex, juvenile age, no infestation with *V. capreoli* or *D. capreolus*).

On the other hand, considering parameters that might influence parasite infestation, the body weight of the roe deer had an effect on the prevalence of

infestation with lungworms. According to the multiple logistic regression model (Table 2), an increase of 1 kg in body weight led to a 0.82-fold reduction in the chance of lungworm infestation ( $p < 0.001$ ). Corresponding values resulted for the observation of the individual parasite: the increase in body weight by 1 kg caused a 0.84-fold reduced chance of being infected with the small lungworm ( $p < 0.001$ ), and also a 0.84-fold reduced chance for *D. capreolus* infestation ( $p < 0.01$ ).

Statistically significant results were found, not only for the weight of the animals and the chances of infestation, but also for the intensity of infestation with *V. capreoli* and *D. capreolus*. The two multiple linear regression models investigating the number of *V. capreoli* larvae and the number of *D. capreolus* worms (see Table 2) revealed that, with increasing roe deer body weight, the number of larvae of the small lungworm decreased on average ( $p = 0.025$ ), and there was also a reduction in the average number of large lungworms ( $p < 0.01$ ).



**Figure 8.** Body masses (eviscerated) of roe deer by age class and parasite infestation (n = 704 roe deer examined)

**Table 2: Overview of the statistical models used, their variables and the generated output.**

Target variable/Used model	Variables with variable characteristics	Multiplicative factor [ $e^{(\text{coefficient})}$ ]	p-values
<b>Infestation with lungworms</b> (yes or no) /multiple logistic regression, <i>glm()</i> function in R Further information: • $e^{(\text{intercept})} = 50.85$ • Distribution assumption: binomial distribution	• Habitat		
	– Beech forest habitat (Spessart)	Reference	Reference
	– Agriculture/beechn forest mix (Haßberge)	0.818	0.494
	– Pine forest (Oberpfalz)	0.429	0.016
	– Agricultural landscape (Niederbayern)	0.699	0.363
	– Spruce forest (München)	0.968	0.954
	– Alpine grassland/farming/spruce forest mix (Allgäu)	0.527	0.079
	– Alpine mountain mixed forest (Ruhpolding)	0.615	0.104
	• Season		
	– spring	reference	reference
	– summer	1.042	0.884
	– autumn	0.524	0.012
	– winter	0.735	0.252
	• Sex		
	– male	reference	reference
– female	0.644	0.019	
• Age			
– juvenile	reference	reference	
– subadult	0.386	0.0006	
– adult	0.343	0.0004	
• Weight (eviscerated)	0.825	$7.29 \times 10^{-6}$	
<b>Infestation with <i>V. capreoli</i></b> (yes or no) /multiple logistic regression, <i>glm()</i> function in R Further information: • $e^{(\text{intercept})} = 33.21$ • Distribution assumption: binomial distribution	• Habitat		
	– Beech forest habitat (Spessart)	reference	reference
	– Agriculture/beechn forest mix (Haßberge)	0.797	0.428
	– Pine forest (Oberpfalz)	0.374	0.006
	– Agricultural landscape (Niederbayern)	0.805	0.578
	– Spruce forest (München)	1.377	0.569
	– Alpine grassland/farming/spruce forest mix (Allgäu)	0.433	0.022
	– Alpine mountain mixed forest (Ruhpolding)	0.571	0.056
	• Season		
	– spring	reference	reference
	– summer	0.601	0.088
	– autumn	0.424	0.0009
	– winter	0.734	0.25
	• Sex		
	– male	reference	reference
– female	0.82	0.288	
• Age			
– juvenile	reference	reference	
– subadult	0.323	$5.76 \times 10^{-5}$	
– adult	0.303	0.0001	
• Weight (eviscerated)	0.843	$6.88 \times 10^{-5}$	
<b>Infestation with <i>D. capreolus</i></b> (yes or no) /multiple logistic regression, <i>glm()</i> function in R Further information: • $e^{(\text{intercept})} = 2.03$	• Habitat		
	– Beech forest habitat (Spessart)	reference	reference
	– Agriculture/beechn forest mix (Haßberge)	0.92	0.809
	– Pine forest (Oberpfalz)	0.687	0.392
	– Agricultural landscape (Niederbayern)	0.131	0.054

(Continued)

Table 2. Continued.

Target variable/Used model	Variables with variable characteristics	Multiplicative factor [ $e^{(\text{coefficient})}$ ]	p-values
<ul style="list-style-type: none"> <li>• Distribution assumption: binomial distribution</li> </ul>	– Spruce forest (München)	0.519	0.429
	– Alpine Grassland/farming/spruce forest mix (Allgäu)	0.812	0.65
	– Alpine mountain mixed forest (Ruhpolding)	0.767	0.457
	• Season		
	– spring	reference	reference
	– summer	2.854	0.004
	– autumn	1.344	0.399
	– winter	0.681	0.353
	• Sex		
	– male	reference	reference
	– female	0.411	0.00059
	• Age		
	– juvenile	reference	reference
	– subadult	1.081	0.84
– adult	0.692	0.414	
<b>Log-Number of <i>V. capreoli</i> larvae</b> (decadic logarithm of larvae per g examined lung in infested animals) /multiple linear regression, $lm()$ function in R Further information: • $10^{(\text{intercept})} = 12913.98$ (=number of <i>V. capreoli</i> larvae in the reference roe deer) • Distribution assumption: Gaussian distribution	• Weight (eviscerated)	0.844	0.003
	• Habitat		
	– Beech forest habitat (Spessart)	reference	reference
	– Agriculture/beech forest mix (Haßberge)	0.809	0.48
	– Pine forest (Oberpfalz)	0.441	0.055
	– Agricultural landscape (Niederbayern)	0.539	0.153
	– Spruce forest (München)	0.559	0.314
	– Alpine Grassland/ farming/spruce forest mix (Allgäu)	1.03	0.946
	– Alpine mountain mixed forest (Ruhpolding)	0.797	0.457
	• Season		
	– spring	reference	reference
	– summer	0.601	0.179
	– autumn	0.539	0.036
	– winter	0.828	0.53
• Sex			
– male	reference	reference	
– female	1.09	0.69	
• Age			
– juvenile	reference	reference	
– subadult	0.589	0.13	
– adult	0.47	0.045	
<b>Log-Number of <i>D. capreolus</i> worms</b> (decadic logarithm of worms in infested animals) / multiple linear regression, $lm()$ function in R Further information: • $10^{(\text{intercept})} = 29.12$ (=number of <i>D. capreolus</i> worms in the reference roe deer) • Distribution assumption: Gaussian distribution	• Weight (eviscerated)	0.896	0.025
	• Habitat		
	– Beech forest habitat (Spessart)	reference	reference
	– Agriculture/beech forest mix (Haßberge)	1.922	0.095
	– Pine forest (Oberpfalz)	2.696	0.046
	– Agricultural landscape (Niederbayern)	14.447	0.052
	– Spruce forest (München)	1.405	0.717
	– Alpine grassland/farming/spruce forest mix (Allgäu)	2.14	0.154

(Continued)

Table 2. Continued.

Target variable/Used model	Variables with variable characteristics	Multiplicative factor [ $e^{(\text{coefficient})}$ ]		p-values
	– Alpine mountain mixed forest (Ruhpolding)		2.602	0.019
	• Season			
	– spring	reference		reference
	– summer	1.08		0.85
	– autumn	0.784		0.559
	– winter	0.589		0.345
	• Sex			
	– male	reference		reference
	– female	0.958		0.89
	• Age			
	– juvenile	reference		reference
	– subadult	1.35		0.524
	– adult	1.882		0.204
	• Weight (eviscerated)		0.838	0.002
Target variable/Used model	Variables with variable characteristics	coefficients	95% CI	p-values
<b>Weight eviscerated</b> (in kg) /multiple linear regression, <i>lm()</i> function in R	• Habitat			
	– Beech forest habitat (Spessart)	reference	reference	reference
	– Agriculture/beech forest mix (Haßberge)	0.74	0.230 to 1.250	0.005
Further information: • Intercept=10.16 (= weight of the reference roe deer) • Distribution assumption: Gaussian distribution	– Pine forest (Oberpfalz)	0.043	–0.586 to 0.672	0.894
	– Agricultural landscape (Niederbayern)	1.747	1.077 to 2.417	$4.00 \times 10^{-7}$
	– Spruce forest (München)	–0.2	–1.235 to 0.834	0.704
	– Alpine grassland/farming/spruce forest mix (Allgäu)	0.935	0.289 to 1.580	0.005
	– Alpine mountain mixed forest (Ruhpolding)	1.261	0.749 to 1.774	$1.69 \times 10^{-6}$
	• Season			
	– spring	reference	reference	reference
	– summer	–0.068	–0.606 to 0.470	0.804
	– autumn	–0.576	–1.030 to –0.124	0.013
	– winter	0.477	0.003 to 0.951	0.048
	• Sex			
	– male	reference	reference	reference
	– female	–0.505	–0.83 to –0.173	0.003
	• Age			
	– juvenile	reference	reference	reference
	– subadult	3.489	3.046 to 3.937	$< 2 \times 10^{-16}$
	– adult	5.188	4.782 to 5.594	$< 2 \times 10^{-16}$
	• Infestation with <i>D. capreolus</i>			
	– no	reference	reference	reference
	– yes	–0.645	–1.104 to –0.186	0.0059
	• Infestation with <i>V. capreoli</i>			
	– no	reference	reference	reference
	– yes	–0.716	–1.065 to –0.368	$5.97 \times 10^{-5}$

## 5. Discussion

In this study, 762 roe deer *C. capreolus* were examined for infestation with lungworms. A uniformly high infestation with *V. capreoli* and *D. capreolus* was detected, especially in males and in young animals, and a reduced body weight in infected animals became apparent across all age groups.

Due to the geographical distribution and the different characteristics of the seven study areas (Table 1), a distortion of our results due to differences in population structure, density, or environmental influences in the habitats was minimized in the overall sample. Misrepresentation, which could occur by analysing only one habitat, was thereby avoided.

The particularly large number of specimens and the balanced distribution of age groups and sexes in our sample group further contributes to the reliability of the results presented. In this context, an even distribution of age classes and sexes over the course of the year is particularly important, as the extent and intensity of the infestation changes over the course of the year depending on the parasite species (Büttner 1975, Dingeldein 1982, Stubbe 2008). The usual hunting of females and fawns in the autumn and winter months, and the collection of samples from bucks during the hunting season, primarily in summer, would therefore prevent a representative sample composition.

In conclusion, the numbers found for the prevalence and intensity of parasite infestation represent plausible values for the entire roe deer population in Bavaria. Nevertheless, there could be a sampling bias as roe deer in poor condition might have been selectively bagged (e.g. due to slower movement during driven hunts) and thus it is possible that our figures overestimate the prevalence and intensity of lung parasite infestation. On the other hand, most heavily infested individuals might have died before the possibility of capture (Schwarz et al. 2011), which would lead to an underestimation of infestation in the data.

An attempt was made to exclude sources of error as thoroughly as possible, not only in the sample composition but also in the sample processing. The Baermann-Wetzel method (Baermann 1917, Wetzel 1930), in which live lungworm larvae actively migrate from faecal samples and are counted, is frequently used for the detection of lungworm infestation (Panadero et al. 2001, Cheynel et al. 2017,

Morrondo et al. 2017, Žele Vengušt et al. 2021). However, due to our large number of specimens and the geographical distribution of sample sites, faecal samples could not be processed fresh (which is essential for the Baermann–Wetzel method), but had to be frozen, so we chose to detect the parasites in lung tissue. As described by Bauer (1990) and successfully applied in other studies, lungworms of the genus *Dictyocaulus* were detected by longitudinally opening the trachea and main bronchi (Rehbein et al. 2000, Panadero et al. 2001, Schwarz et al. 2011, Pyziel et al. 2017). The risk of overlooking large lungworms was minimized by the additional rinsing of the trachea and lungs, followed by sieving. However, as the lungs were removed by hunters without our on-site supervision, the possibility of adult worms migrating out of the lungs cannot be ruled out, depending on the length of time between hunting and freezing. Furthermore, the variable length of the trachea delivered with the lungs may have led to variation in the number of detectable parasites.

While only one method is described in the literature for the detection of *Dictyocaulus* spp. from lung tissue, information on the detection of *V. capreoli* is heterogeneous. For example, Rehbein et al. (2000) describe the possibility of detecting adult worms by mincing the roe deer lungs in a meat grinder with subsequent digestion in pepsin and 37% hydrochloric acid for 2–4 h, followed by filtration of the digestion solution. Other authors biopsy lung tissue that shows signs of infestation, prepare compression preparations of it, or squeeze it out onto glass slides, and then detect larvae of the small lungworm by light microscopy (Andrews et al. 1974, Dyk and Chroust 1974, Schwarz 2010). Despite the comparatively low number of roe deer specimens (27 in Dyk and Chroust (1974), 64 in Rehbein et al. (2000), and 40 in Schwarz (2010)), these three studies made a pre-selection and only examined lungs with characteristic changes or lungs from specimens in which *Varestrongylus* spp. larvae were detectable in the faeces. To avoid a possible bias resulting from pre-selection, and in order to process the large number of samples, we decided to develop our own detection method, as described above. The examination of each lung and sampling at eight anatomically defined points maximized the chances of success for detecting *V. capreoli* and reduced the risk of unintentionally sampling more breeding knots and thus misrepresenting the intensity of infestation.

Despite differences in the methods used, the results of our study are consistent with those of other studies on European roe deer infestation. In general, the prevalence of the small lungworm is higher than that of the large lungworm in roe deer (Büttner 1975, 1978, Zink 1989, Christoph 1999, Rehbein et al. 2000, Panadero et al. 2001, Morrondo et al. 2017). The prevalence we detected for *Varestrongylus* spp., 42.5%, is similar to other numbers reported for this parasite in roe deer lungs. Published studies have reported 39.4% (Andrews et al. 1974), 43.6% (Christoph 1999), 49.3% (Panadero et al. 2001), 41.8% (Balicka-Ramisz et al. 2003), 35% (Schwarz et al. 2011), and 38% (Morrondo et al. 2017). Information on the intensity of infestation is only given by Panadero et al. (2001), who state the number of *V. capreoli* larvae per gram lung as being between 0.05 and 2595. This value seems to correspond to the median of 2000 larvae calculated by us, but is not perfectly comparable due to differences in the methods used. For adult *Dictyocaulus* spp., the detected prevalence of 14% is in accordance with other studies in roe deer, as well. The following percentages have been reported: 17% (Hugonnet and Cabaret 1987), 18.8% (Christoph 1999), 14.85% (Panadero et al. 2001), 12.5% (Shimalov and Shimalov 2002), and 11.4% (Pyziel et al. 2017). The infestation intensity of *Dictyocaulus* spp. we detected (1–231 worms per lung, mean of 17.76) also corresponds to data in the literature. Andrews et al. (1974) report a mean number of 14 worms per host, with a maximum of 96; Panadero et al. (2001) found 1–51 with a mean of 14.4; and Hora et al. (2017) give a mean intensity of 10.84.

When comparing the prevalence of lungworms, a significant difference was found between the sexes. In our sample, the proportion of males affected by *V. capreoli* was 5.7% higher than that of females, while the difference was 12.1% for infestation with *D. capreolus* and 5% for co-infections.

Ippen and Hilgenfeld (1961) likewise reported a 16% higher infestation rate of roe deer bucks with lungworms and Cheynel et al. (2017) found that, in two populations in France, roe deer males exhibited higher levels of parasitism with small lungworms (Protostrongylids) than females and had a steeper increase in parasite burden with age. This sex-biased parasitism (SBP), with males tending to be infected with parasites more often, seems common for mammals. In eight out of ten mammalian host orders, males were on average more likely to be

parasitized than females, including the order of Artiodactyla, to which the roe deer belongs (Moore and Wilson 2002). Furthermore, the latter study showed that not only the host order, but also the parasite taxon 'Helminth' had a male-biased mean prevalence of infection. This finding was confirmed by our study, as the two lung parasites investigated belong to the taxon 'Helminth' and, according to our results, are more likely to affect males than females in roe deer. Moore and Wilson (2002) indicated further that there is a strong and statistically significant positive relation between SBP and sexual size dimorphism (SSD), with mammal species in which the male is the larger sex exhibiting male-biased parasitism, and those species in which the female is the larger sex displaying female-biased parasitism. Since male roe deer are on average slightly bigger and heavier (up to 10%) than females (Lorenzini et al. 2022) their higher prevalence of infestation with *D. capreolus* and *V. capreoli* fits the overall picture.

The reasons for SBP are not yet clearly understood and different hypotheses are discussed in the literature. One class of hypotheses suggests body size itself to help generate SBP, because some limiting resource (e.g. energy) constrains both somatic growth and immune function. For this reason, all else being equal, species in which the males invest in enhanced growth do so at the expense of their immune systems, making them more susceptible to parasites (Sheldon and Verhulst 1996, Moore and Wilson 2002).

Another explanation for SBP could be provided by androgenic hormones, such as testosterone, which are essential for the expression of male sexual characteristics and behaviour, but which on the other hand lead to immunodepressive side effects. This view is supported by Folstad and Karter (1992), who state that the empirical evidence from several vertebrate taxa clearly indicates that testosterone increases susceptibility and pathogenicity of parasitic infections and suppresses the immune system. The hypothesis of testosterone–parasite interplay has also been investigated in deer and supported by field results. Folstad et al. (1989), for instance, revealed that females and castrated male reindeer (*Rangifer tarandus*) had a significantly lower abundance of third-instar warble fly larvae (*Hypoderma tarandi*) than intact males. Based on the findings of other authors and the available numbers from our study, it can be concluded that SBP also applies to roe deer, rendering males more frequently affected by lungworms than females.

Immunological differences are also described between different age groups of mammals. Nussey et al. (2012) found a decrease in immune system efficiency with increasing age in wild mammals; and Cheynel et al. (2017) concluded that the abundance of gastrointestinal strongyles increased with age in roe deer. However, considering our results and the existing literature, this pattern does not seem to apply for lungworms. In cattle, the development of immunity against the large lungworm *Dictyocaulus viviparus* through one-time or repeated infection at a young age had already been demonstrated in 1971 (Supperer and Pfeiffer 1971). In roe deer, a higher prevalence in juvenile than in adult hosts was detected for *Dictyocaulus* spp. (Andrews et al. 1974, Christoph 1999, Schwarz et al. 2011) and for *V. capreoli* (Dyk and Chroust 1974, Christoph 1999). Furthermore, Aguirre et al. (1999) detected significantly more fawns that died of verminous pneumonia than yearlings or adults.

With significantly fewer subadults or adults infected by lung parasites than juveniles, and the infestation intensity of *D. capreolus* and *V. capreoli* decreasing with age, this study also indicates that young roe deer are more susceptible to infection with lungworms and that immunity could develop over the course of their lives. This theory is also supported by our observations of *V. capreoli* breeding knots. In 18.6% of the lungs with typical alterations, no larvae of *V. capreoli* were found, which may indicate an earlier infection and subsequent elimination of the parasites, resulting in persisting breeding knots (i.e. damaged lung tissue) but no detectable larvae.

There are indications in the literature that months and seasons have an impact on the prevalence and intensity of different parasite species in roe deer (Büttner 1975, Dingeldein 1982, Stubbe 2008). Nevertheless, data on lungworms are rare in this respect and we are glad to provide comprehensive figures through our study. In line with the infestation rates we found for *D. capreolus*, Christoph (1999) describes a peak in the summer months (26.1%), a decline over autumn (15.8%) until winter (7.3%), and a renewed increase in infestation in spring (11.5%) (percentages in parentheses). For the infestation with *V. capreoli*, the prevalence we detected is in agreement with the literature, as well, with a minimum in summer (30.7%), an increase throughout autumn (41.4%) and winter (46.2%), culminating in a maximum in spring (47.7%) (percentages in parentheses)

(Erhardová-Kotrlá and Kotrlý 1973, Christoph 1999). The results of our study indicate that the seasons have a significant effect on the prevalence of *D. capreolus* and *V. capreoli*.

Looking at the habitats of the roe deer, a significant effect was only found regarding the prevalence of *V. capreoli*. According to the literature, various influencing factors play a role. Lower temperature, high relative humidity, and high precipitation have a positive effect on the development and thus the spread of lungworms (Prosl and Kutzer 2006, Schwarz 2010). Higher infestation levels seem to occur in habitats with extensive wet grazing areas, in river lowlands and floodplains (Ippen et al. 1995). Moreover, Hugonnet and Cabaret (1987) state that the prevalence of infection is related to the percentage of an area covered by forest or by lakes and rivers, while they suggest that the type of vegetation seems to have no influence. This last statement is in contrast to the findings of Horcajada-Sánchez et al. (2018), who state that, in 120 analysed roe deer faecal samples, the type of habitat was the most influential factor driving the presence and the number of bronchopulmonary nematode larvae, with numbers of larvae being significantly higher in pine forests than in oak woods. The authors attribute this circumstance to the quality of the environment, with pine forests (low diversity and little shrub) having reduced availability and quality of food resources compared to oak forests associated with scrub and grassland. A higher-quality diet might be obtained in more open landscapes by supplementing the feeding with fertilised crops, leading to better body condition and thereby to higher resistance to nematodes (Navarro-Gonzalez et al. 2011). In our study, the highest prevalence (55.1%) and intensity (median number of larvae: 4200) of *V. capreoli* infestation was found in the habitat Spessart which, with a high proportion of forest (71%), little grassland and little agricultural land, may correspond well to the aforementioned theses that high forest cover (Hugonnet and Cabaret 1987) and reduced availability and quality of food resources lead to higher infestation rates (Navarro-Gonzalez et al. 2011, Horcajada-Sánchez et al. 2018). The lower infestation numbers in Allgäu (with alpine grassland, low forest fraction: 39%, *V. capreoli* prevalence: 34.9%, median number of larvae: 2000) and Niederbayern (agricultural landscape, lowest forest fraction: 26%, *V. capreoli* prevalence: 38.1%, median number of larvae: 1100) would also match these theses.

Reduced body weight in infected roe deer is a symptom of lungworms (Boch and Schneidawind 1988, Ippen et al. 1995) and our study was able to support this general statement with specific figures. Across all age groups, the infested animals weighed less than the non-infested animals and, according to our model, roe deer infected with the small lungworm weighed on average 0.72 kg less than their healthy counterparts, and 0.65 kg less when infected with the big lungworm. In relation to the reference roe deer of the model (weight 10.2 kg, Table 2), this means a weight reduction of 7.1% in the case of an infection with *V. capreoli* and of 6.4% when infested with *D. capreolus*. Even though these figures are worth mentioning, we consider them to be less biologically relevant, as the body weights of roe deer are naturally subject to large fluctuations, even without the effect of lung parasites. For example, body masses of roe deer vary depending on the habitat in which they live (Hewison et al. 2009), the year in which they were born (Douhard et al. 2013), or the population density in an area (Kjellander et al. 2006). The reduction in body weight is consistent with the findings in other wild herbivores and domestic animal studies, where reduced growth and weakened condition are attributed to reduced food intake caused by inappetence (Arneberg et al. 1996, Forbes et al. 2000) and reduced absorption of nutritional elements due to pathogenic effects of nematodes on gut function (Fox 1997, Irvine et al. 2006). In addition, the host animal's energetic costs to fight an infection may play a role. Little is known about the direct energetic costs of mounting an immune response per se; however, some responses (e.g. fever) can be expected to have substantial energetic costs (Sheldon and Verhulst 1996). A resulting negative energy balance could lead to a decrease in body weight and in the worst case to the death of an infested animal by starvation. Indeed, post-mortem studies on the cause of death of 985 roe deer from Sweden show that lungworms and other endoparasites were highly prevalent in cases reported as starvation (Aguirre et al. 1999).

Jégo et al. (2014) reported that body mass of roe deer decreased with increasing counts of pulmonary nematode larvae (Protostrongylids), a model that is complemented by our finding that the average number of *V. capreoli* larvae and *D. capreolus* worms decreases with increasing body weight.

Although we assume that the reduction in body weight in infested animals is significantly influenced by infestation with lungworms, it must be mentioned that

lungworms often occur in association with other (gastrointestinal) helminths (Schwarz et al. 2011, Morrondo et al. 2017, Žele Vengušt et al. 2021) and it cannot be determined with certainty which parasite causes symptoms such as a rough, dull coat; wasting; and progressive weight loss or anaemia (Ippen et al. 1995). Furthermore, our finding that lung parasite abundance negatively impacts body weight could alternatively be due to animals in poorer nutritional state being more susceptible to infection, as indicated by Irvine et al. (2006) for helminth parasites in red deer *Cervus elaphus*.

Since both lungworm species presented in this study are highly host specific, it is unlikely that roe deer represent a significant reservoir of lungworms transmissible to domestic ruminants (Hugonnet et al. 1980, Morrondo et al. 2017) and therefore pose no risk of economic damage to the livestock sector. Nevertheless, infection with lungworms in roe deer could lead to economic damage. Considering that 1.28 million roe deer were bagged in Germany during the 2021/22 hunting season, resulting in 13 460 tonnes of eviscerated game carcasses worth an estimated EUR67 million (Deutscher-Jagdverband 2023a, b), the reduction in body weight in infested animals found in our study represents not insignificant financial damage.

Regardless of economic considerations, monitoring of disease outbreaks and health surveillance for parasites as well as other pathogens in roe deer should be continuously carried out in the future. This can improve the welfare of this species, provide further knowledge on disease patterns, and thus contribute to protecting the health of wild and domestic animals – as well as that of humans – in the long term.

## 6. Funding, Permits, Author contributions and Peer review

### Funding

This work was supported by the Technical University of Munich and the Ludwig-Maximilians-University Munich.

### Permits

In Germany, according to the Federal Hunting Act, paragraph 2, section 1, roe deer are considered a game species and are therefore ownerless. The roe deer samples were mainly obtained during the regular hunting season. In some cases, samples were taken outside the regular hunting season, which was permitted by a lifted closed season, according to Article 33 subparagraph 5 of the Bavarian Hunting Act in conjunction with § 22 subparagraph 1 sentence 3 of the Federal Hunting Act. District Council of Rottal am Inn, Fn: 31-7512-01/13 and Fn: 31-7512-02/13; District Council of Starnberg Fn: 7512/311.2W; District Council of Munich Fn: 5.3-750/Hei; District Council of Haßberge Fn: 1/2- 751/1-1; District Council of Traunstein Fn: 5.351- 7512-830/860; District Council of Aschaffenburg Fn: 41.3-7533; District Council of Oberallgäu Fn: LRA OA-7512-WE/Ze; District Council of Schwandorf Fn: 4.14-750/120329 and 4.14-750/120327.

### Author contributions

**Tobias Wild:** Conceptualization (lead); Data curation (lead); Investigation (lead); Resources (lead); Methodology (lead); Validation (lead); Visualization (lead); Writing – original draft (lead). **Christian Ehrmantraut:** Data curation (supporting); Investigation (supporting); Resources (supporting). **Sarah-Alica Dahl:** Data curation (supporting); Investigation (supporting); Resources (supporting). **Felix Langer:** Data curation (supporting); Formal analysis (lead); Validation (equal). **Elisabeth Kiess:** Investigation (supporting); Resources (supporting). **Kathrin Simon:** Investigation (supporting); Resources (supporting). **Markus Meissner:** Conceptualization (supporting); Project administration (supporting); Supervision (equal); Writing – review and editing (supporting). **Andreas König:** Conceptualization (equal); Funding acquisition (lead); Investigation (supporting);

---

Project administration (lead); Resources (supporting); Supervision (lead); Writing – review and editing (supporting).

**Transparent peer review**

The peer review history for this article is available at <https://www.webofscience.com/api/gateway/wos/peer-review/wlb 3.01275>.

**Data availability statement**

Data are available from the Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.xsj3tx9pj> (Wild et al. 2024).

## 7. References

Aguirre, A. A., Bröjer, C. and Mörner, T. 1999. Descriptive epidemiology of roe deer mortality in Sweden. – *J. Wildl. Dis.* 35: 753–762.

Andrews, J. R., Hörning, B. and Wandeler, A. 1974. Endoparasites of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Switzerland with special reference to hosts from the Emmental region of Canton Berne. – *Rev. Suisse Zool.* 81: 13–24.

Arneberg, P., Folstad, I. and Karter, A. J. 1996. Gastrointestinal nematodes depress food intake in naturally infected reindeer. – *Parasitology* 112: 213–219.

Baermann, G. 1917. Eine einfache Methode zur Auffindung von Ankylostomum (Nematoden) Larven in Erdproben. – *Geneesk. Tijdschr. Ned. Indie* 57: 131–137.

Balicka-Ramisz, A., Cisek, A., Ramisz, A. and Pilarczyk, B. 2003. Investigation of the lung, stomach and intestine helminth infections of roe deer in north-west Poland. – *Tieratl. Umsch.* 58: 489–491.

Bauer, C. 1990. *Praktikum der veterinärmedizinischen Parasitologie.* – Ferber'sche Universitätsbuchhandlung.

Boch, J. and Schneidawind, H. 1988. *Krankheiten des jagdbaren Wildes.* – Parey.

Borgsteede, F. H. M., Jansen, J., van Nispen tot Pannerden, H. P. M., van der Burg, W. P. J., Noorman, N., Poutsma, J. and Kotter, J. F. 1990. Untersuchungen über die Helminthen-Fauna beim Reh (*Capreolus capreolus* L.) in den Niederlanden. – *Z. Jagdwiss.* 36: 104–109.

Büttner, K. 1975. Ein Beitrag zur Rehwildparasitierung im Steigerwald. – *Waldhygiene* 11: 83–100.

Büttner, K. 1978. Untersuchungen zur Parasitierung des Rehwildes bei steigendem Jagddruck. – *Z. Jagdwiss.* 24: 139–155.

Carreno, R. A., Diez-Baños, N., Hidalgo-Argüello, M. and Nadler, S. A. 2009. Characterization of *Dictyocaulus* species (Nematoda: Trichostrongyloidea) from three species of wild ruminants in northwestern Spain. – *J. Parasitol.* 95: 966–970.

Cheynel, L., Lemaître, J. F., Gaillard, J. M., Rey, B., Bourgoïn, G., Ferté, H., Jégo, M., Débias, F., Pellerin, M., Jacob, L. and Gilot-Fromont, E. 2017. Immunosenescence patterns differ between populations but not between sexes in a long-lived mammal. – *Sci. Rep.* 7: 13700.

Christoph, B. 1999. *Der Endoparasitenbefall ausgewählter Organsysteme des Rehes aus vier verschiedenen Gebieten Deutschlands (Raum Bitterfeld, Harz, Nordfriesland, Mecklenburg).* – PhD thesis, Freie Universität Berlin, Berlin, Germany.

Deutscher-Jagdverband 2023a. Jahresstrecke Rehwild 2011/12–2021/2. – [https://www.jagdverband.de/sites/default/files/2023-02/2023-02\\_Infografik\\_Jahresjagdstrecke\\_Rehwild\\_2021\\_2022.jpg](https://www.jagdverband.de/sites/default/files/2023-02/2023-02_Infografik_Jahresjagdstrecke_Rehwild_2021_2022.jpg).

Deutscher-Jagdverband 2023b. Primärwert der Jahresjagdstrecke in Deutschland 2021/22. – [https://www.jagdverband.de/sites/default/files/2023-03/2023-02\\_Infografik\\_Primaerwert\\_Jahresjagd\\_strecke\\_Deutschland\\_2021\\_2022.jpg](https://www.jagdverband.de/sites/default/files/2023-03/2023-02_Infografik_Primaerwert_Jahresjagd_strecke_Deutschland_2021_2022.jpg).

Dingeldein, W. 1982. Beitrag zur Ermittlung des Gesundheitsstatus einer Rehwildpopulation eines Versuchsreviers im Zeitraum 1976–1981. – Tierärztl Umsch. 37: 212–220.

Divina, B. P. and Höglund, J. 2002. Heterologous transmission with *Dictyocaulus capreolus* from roe deer (*Capreolus capreolus*) to cattle (*Bos taurus*). – J. Helminthol. 76: 125–131.

Dollinger, P. 1981. Parasitenbefall, Sterblichkeit und Todesursachen bei Rehen. – Verhandlungsbericht Erkrankungen Zootiere 23: 161–173.

Douhard, M., Gaillard, J.-M., Delorme, D., Capron, G., Duncan, P., Klein, F. and Bonenfant, C. 2013. Variation in adult body mass of roe deer: early environmental conditions influence early and late body growth of females. – Ecology 94: 1805–1814.

Dyk, V. and Chroust, K. 1974. Helminths and coccidia of mouflons and roe deer in common biotopes. – Acta Vet. Brno (Czechoslovakia) 43: 123–131.

Erhardová-Kotrlá, B. and Kotrlý, A. 1973. The yearly cycle of some helminthoses of game animals from two ecosystematically different areas. – Folia Parasitol. 20: 41–48.

Folstad, I. and Karter, A. J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. – Am. Nat. 139: 603–622. Folstad, I., Nilssen, A. C., Halvorsen, O. and Andersen, J. 1989.

Why do male reindeer (*Rangifer t. tarandus*) have higher abundance of second and third instar larvae of *Hypoderma tarandi* than females? – Oikos 55: 87–92.

Forbes, A. B., Huckle, C. A., Gibb, M. J., Rook, A. J. and Nuthall, R. 2000. Evaluation of the effects of nematode parasitism on grazing behaviour, herbage intake and growth in young grazing cattle. – Vet. Parasitol. 90: 111–118.

Fox, M. T. 1997. Pathophysiology of infection with gastrointestinal nematodes in domestic ruminants: recent developments. – Vet. Parasitol. 72: 285–97.

Gibbons, L. M. and Höglund, J. 2002. *Dictyocaulus capreolus* n. sp. (Nematoda: Trichostrongyloidea) from roe deer, *Capreolus capreolus* and moose, *Alces alces* in Sweden. – J. Helminthol. 76: 119–125.

Haupt, W. and Stubbe, I. 1973. Untersuchungen zur Parasitierung der Rehwildpopulation im Wildforschungsgebiet Hakel unter besonderer Berücksichtigung von Alter, Geschlecht und Gewicht. – Beitr. Jagd Wildforschung 8: 171–185.

Hewison, A. J. M., Morellet, N., Verheyden, H., Daufresne, T., Angibault, J.-M., Cargnelutti, B., Merlet, J., Picot, D., Rames, J.-L., Joachim, J., Lourtet, B., Serrano, E., Bideau, E. and Cebe, N. 2009. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. – *Ecography* 326: 1062–1070.

Höglund, J., Morrison, D. A., Divina, B. P., Wilhelmsson, E. and Mattsson, J. G. 2003. Phylogeny of *Dictyocaulus* (lungworms) from eight species of ruminants based on analyses of ribosomal RNA data. – *Parasitology* 127: 179–187.

Hora, F. S., Genchi, C., Ferrari, N., Morariu, S., Mederle, N. and Dărăbuș, G. 2017. Frequency of gastrointestinal and pulmonary helminth infections in wild deer from western Romania. – *Vet. Parasitol. Reg. Stud. Reports* 8: 75–77.

Horcajada-Sánchez, F., Navarro-Castilla, Á., Boadella, M. and Barja, I. 2018. Influence of livestock, habitat type, and density of roe deer (*Capreolus capreolus*) on parasitic larvae abundance and infection seroprevalence in wild populations of roe deer from central Iberian Peninsula. – *Mamm. Res.* 63: 213–222.

Hugonnet, L. and Cabaret, J. 1987. Infection of roe deer in France by the lung nematode, *Dictyocaulus eckerti* Skrjabin, 1931 (Trichostrongyloidea): influence of environmental factors and host density. – *J. Wildl. Dis.* 23: 109–112.

Hugonnet, L., Gevrey, J. and Euzéby, J. 1980. Présence, en France, chez le chevreuil *Capreolus capreolus* (L.) de *Dictyocaulus eckerti* Skrjabin 1931. – *Bull. Acad. Vet. Fr.* 53: 99–105.

Ippen, R. and Hilgenfeld, M. 1961. Ergebnisse der reihenmäßigen Untersuchung des erlegten Rehwildes aus dem Wildforschungsgebiet Hakel bei Gatersleben. – *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 1: 49–52.

Ippen, R., Schroeder, H.-D. and Nickel, S. 1995. Krankheiten des jagdbaren Wildes. – VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag. Irvine, R. J., Corbishley, H., Pilkington, J. G. and Albon, S. D.

2006. Low-level parasitic worm burdens may reduce body condition in free-ranging red deer (*Cervus elaphus*). – *Parasitology* 133: 465–475.

Jégo, M., Ferté, H., Gaillard, J. M., Klein, F., Crespin, L., Gilot-Fromont, E. and Bourgoïn, G. 2014. A comparison of the physiological status in parasitized roe deer (*Capreolus capreolus*) from two different populations. – *Vet. Parasitol.* 205: 717–720.

Kjellander, P., Gaillard, J.-M. and Hewison, A. J. M. 2006. Density-dependent responses of fawn cohort body mass in two contrasting roe deer populations. – *Oecologia* 146: 521–530.

Kutzer, E. 1980. Problematik der Parasiten in Wildbeständen, unter Berücksichtigung der Situation in Österreich. – *Angew. Parasitol.* 21: 82–90.

Kutzer, E. and Knaus, E. 1969. Untersuchungen über die Endoparasitenfauna eines Rehbestandes in der freien Wildbahn. – *Z. Jagdwiss.* 15: 62–72.

Lorenzini, R., Hewison, M., Gaillard, J.-M., Garofalo, L., Rossi, L., Morellet, N., Verheyden, H., Lovari, S., Lister, A. M. and Mattioli, S. 2022. European roe deer *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758). – In: Corlatti, L. and Zachos, F. E. (eds), *Terrestrial Cetartiodactyla*. Springer, pp. 165–195.

Mitchell, B. 1967. Growth layers in dental cement for determining the age of red deer (*Cervus elaphus* L.). – *J. Anim. Ecol.* 36: 279–293.

Moore, S. L. and Wilson, K. 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. – *Science* 297: 2015–2018.

Morrondo, M. P., Pérez-Creo, A., Prieto, A., Cabanelas, E., Díaz-Cao, J. M., Arias, M. S., Díaz Fernández, P., Pajares, G., Remesar, S., López-Sández, C. M., Fernández, G., Díez-Baños, P. and Panadero, R. 2017. Prevalence and distribution of infectious and parasitic agents in roe deer from Spain and their possible role as reservoirs. – *Ital. J. Anim. Sci.* 16: 266–274.

Navarro-Gonzalez, N., Verheyden, H., Hoste, H., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Merlet, J., Daufresne, T., Lavín, S., Hewison, A. J. M., Morand, S. and Serrano, E. 2011. Diet quality and immunocompetence influence parasite load of roe deer in a fragmented landscape. – *Eur. J. Wildl. Res.* 57: 639–645.

Nussey, D. H., Watt, K., Pilkington, J. G., Zamoyska, R. and McNeilly, T. N. 2012. Age-related variation in immunity in a wild mammal population. – *Aging Cell* 11: 178–180.

Panadero, R., Carrillo, E. B., López, C., Díez-Baños, N., Díez-Baños, P. and Morrondo, M. P. 2001. Bronchopulmonary helminths of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the northwest of Spain. – *Vet. Parasitol.* 99: 221–229.

Prosl, H. and Kutzer, E. 2006. Bedeutende Parasitosen beim Schalenwild. Parasiten bei Wildtieren und deren jagdwirtschaftliche Bedeutung. – Eigenverlag des Instituts für Parasitologie.

Pyziel, A. M., Laskowski, Z., Demiaszkiewicz, A. W. and Höglund, J. 2017. Interrelationships of *Dictyocaulus* spp. in wild ruminants with morphological description of *Dictyocaulus cervi* n. sp. (Nematoda: Trichostrongyloidea) from red deer, *Cervus elaphus*. – *J. Parasitol.* 103: 506–518.

Rehbein, S., Lutz, W., Visser, M. and Winter, R. 2000. Beiträge zur Kenntnis der Parasitenfauna des Wildes in Nordrhein-Westfalen. 1. Der Endoparasitenbefall des Rehwildes. – Z. Jagdwiss. 46: 248–269.

Schwarz, L. 2010. Lungenwurm- und Kokzidienbefall von Rehen in einem Revier in Niederösterreich. – PhD thesis, Veterinärmedizinische Universität Wien, Austria.

Schwarz, L., Frena, M., Skalicky, M. and Prosl, H. 2011. Endoparasitenbefall von Rehen in einem Revier in Niederösterreich. – Wien. Tierätl. Monatsschr. 98: 285–291.

Sheldon, B. C. and Verhulst, S. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. – Trends Ecol. Evol. 11: 317–321.

Shimalov, V. V. and Shimalov, V. T. 2002. Helminth fauna of cervids in Belorussian Polesie. – Parasitol. Res. 89: 75–76.

StMELF 2019. Jahresjagdstrecke des Jagdjahres 2018/19 (Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten). – [https://www.wildtierportal.bayern.de/mam/cms12/wildtiere\\_bayern/dateien/187\\_amtl\\_statistik\\_by\\_jagdjahr\\_2018.pdf](https://www.wildtierportal.bayern.de/mam/cms12/wildtiere_bayern/dateien/187_amtl_statistik_by_jagdjahr_2018.pdf).

Stubbe, C. 2008. Rehwild: Biologie, Ökologie, Bewirtschaftung. – Kosmos.

Supperer, R. and Pfeiffer, H. 1971. Zur Überwinterung des Rinderlungenwurmes im Wirtstier. – Berl. Munch. Tierarztl. Wochenschr. 84: 386–391.

Weidenmüller, H. 1964. Fibel der Wildkrankheiten. – Eugen Ulmer.

Wetzel, R. 1930. Zur Diagnose der Lungenwurminvasionen bei Rind und Schaf. – Dtsch. Tierätl. Wochenschr. 3: 49–50.

Wild, T., Ehrmantraut, C., Dahl, A. A., Langer, F., Kiess, E., Simon, K., Meissner, M. and König, A. 2024. Data from: Why are our roe deer short of breath? – prevalence and promotive factors of lung parasites in roe deer *Capreolus capreolus* in south-eastern Germany. – Dryad Digital Repository, <https://doi.org/10.5061/dryad.xsj3tx9pj>.

Wisser, J., Christoph, B., Tataruch, F., Steinbach, F., Streich, J., Achazi, R. and Frölich, K. 2001. Charakterisierung des Gesundheitsstatus von Rehen (*Capreolus capreolus*) in Gebieten mit hoher Schadstoffbelastung (Cadmium, Blei und PCB) im Vergleich zu gering belasteten Gebieten II. Mitteilung: Parasitenstatus und histopathologische Befunde. – Z. Jagdwissenschaften 47: 211–225.

Žele Vengušt, D., Kuhar, U., Jerina, K. and Vengušt, G. 2021. Twenty years of passive disease surveillance of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Slovenia. – Animals (Basel) 11: 407.

Zink, S. 1989. Beitrag zur Saisondynamik der Endoparasiten beim Rehwild. – PhD thesis, Tierärztliche Hochschule Hannover, Germany.

## IV. ERWEITERTE DISKUSSION

### 1. Einleitung Diskussion

In der von uns durchgeführten Untersuchung wurden 762 Rehlungen auf das Vorhandensein einer Infektion mit Lungenwürmern hin untersucht. Die für das Reh in Deutschland beschriebenen Lungenparasiten *Varestrongylus capreoli* und *Dictyocaulus capreolus* kamen in der Population bei 42,5 % (324 Tieren), beziehungsweise bei 14 % (104 Tieren) vor. Da auch eine zeitgleiche Infektion mit beiden Parasiten vorliegen konnte, belief sich der Anteil der gesunden Tiere auf lediglich 51,3 % (380).

Über die Ermittlung von reinen Befalls-Prävalenzen hinaus, sollten in dieser Arbeit auch prädisponierende Faktoren für eine Infektion auf Seiten der Wirtstiere ermittelt werden. Dabei stellte sich heraus, dass männliche Rehe mit einer 1,55-fach höheren Wahrscheinlichkeit von Lungenparasiten betroffen waren, als weibliche Tiere. Entsprechend lag der Anteil befallener Männchen bei 54,5 %, während er bei Weibchen bei 42,5 % lag. Weiterhin zeigte sich, dass Jungtiere eine höhere Chance hatten zu erkranken. Im Vergleich zu Subadulten war diese um das 2,59-fache erhöht, im Vergleich zu Adulten sogar um das 2,91-fache. Entsprechend waren 73 % aller untersuchten Jungtiere erkrankt, wohingegen dieser Anteil bei Subadulten und Adulten bei 38,3 % bzw. 28,4 % lag.

Einen Einfluss zeigte außerdem die Jahreszeit und das Habitat in dem die Tiere lebten, obgleich beide Faktoren laut unserer Modelle eine eher untergeordnete Rolle spielten. Als wichtigste Erkenntnis unserer Studie, können die konkreten Zahlen zum reduzierten Körpergewicht von befallenen Tieren gesehen werden. Zwar wird ein Gewichtsverlust als mögliches Symptom bei Lungenwurmbefall in der Literatur genannt, statistisch belastbare Zahlen waren hierzu aber bislang kaum zu finden. Laut unseren Modell-Berechnungen wogen mit dem kleinen Lungenwurm, *Varestrongylus capreoli*, befallene Rehe durchschnittlich 0,72 kg weniger als ihre gesunden Artgenossen, im Fall des großen Lungenwurmes, *Dictyocaulus capreolus*, waren es 0,65 kg. Zur besseren Anschaulichkeit, auf das im Modell genutzte Referenz-Reh bezogen, würde das einer Gewichtsabnahme von 7,1 %, beziehungsweise 6,4 % gleichkommen. Aufgrund der Bedeutung dieser

Zahlen, soll im späteren Verlauf der Diskussion besonders auf den möglicherweise durch Parasitenbefall verursachten Gewichtsverlust und dessen Folgen für das Einzeltier eingegangen werden.

## **2. Probenzusammensetzung**

### **2.1. Bedeutung unterschiedlicher Habitate**

Um für Rehe in Bayern allgemeingültige Aussagen zu Befalls Prävalenz und Befalls Intensität von Lungenwürmern treffen zu können, war es notwendig Tiere aus unterschiedlichen repräsentativen Habitaten zu untersuchen. Informationen zu den Untersuchungsgebieten finden sich neben Tabelle 1 bei DAHL et al. (2023). Andere Studien haben bei Rehen und deren Endoparasiten ermittelt, dass zwischen verschiedenen Regionen Unterschiede bezüglich der vorkommenden Nematoden, der befallenen Altersklasse, beziehungsweise des befallenen Geschlechts und der Intensität des Befalls bestehen (BODY et al., 2011; HORCAJADA-SÁNCHEZ et al., 2018; BEAUMELLE et al., 2021; BARIOD et al., 2024). Eine Verzerrung der Ergebnisse, die bei der Untersuchung nur eines Habitats bzw. einer Rehpopulation möglicherweise hätte auftreten können, wurde durch die Auswahl von sieben verschiedenen Herkunftsgebieten ausgeschlossen. Die Habitate unterschieden sich in verschiedenen Charakteristika, wie Bewuchs, Waldanteil, Jahresniederschlag und mittlerer Jahrestemperatur. Dadurch konnten einerseits mögliche Extremwerte in den allgemeinen Befalls Kennzahlen verhindert und andererseits näher beleuchtet werden, welche äußeren Umstände die Ausbreitung von Lungenwürmern beeinflussen.

### **2.2. Bedeutung Probenanzahl, Altersklassen- und Geschlechterverhältnis**

Um Einflussfaktoren auf Seiten der Wirtstiere beleuchten zu können und Fehlinterpretationen zu vermeiden, war es notwendig eine möglichst große Probenanzahl zu bearbeiten, was mit 762 untersuchten Lungen erfüllt werden konnte. Weiterhin musste bezüglich Geschlechtern und Altersklassen eine den natürlichen Verhältnissen entsprechende Zusammensetzung der gesammelten Proben angestrebt werden. Mit einem ausgeglichenen Geschlechterverhältnis von 49,7 % männlichen zu 50,3 % weiblichen Rehen ( $\text{♂ } 1 : \text{♀ } 1.01$ ) und einer Altersklassenaufteilung mit überwiegend Jungtieren ( $n = 293$ ; 40 %) in unserer

Studie, können auch diese Voraussetzungen als erfüllt angesehen werden. Sie decken sich mit Angaben aus der Literatur zu natürlichen Rehpopulationen, für die verschiedene Autoren ein Geschlechterverhältnis von 1 : 1 bei Embryonen (STRANDGAARD, 1972b) und bei Kitzen angeben (ANDERSEN, 1953; BORG, 1970; STRANDGAARD, 1972a; STUBBE, 2008; REHNUS et al., 2018), das sich mit zunehmendem Alter der Tiere jedoch zugunsten weiblicher Rehe verschiebt (STUBBE, 2008; REHNUS et al., 2018). Bezüglich Altersklassenstruktur hatten in unserem Datensatz Juvenile einen Anteil von 40 % (n = 293), Subadulte von 27 % (n = 193) und Adulte von 33 % (n = 243). Auch wenn die Vergleichbarkeit mit anderen Studien aufgrund unterschiedlich gewählter Altersklassen-Einteilungen nicht exakt gegeben ist, deckt sich die angegebene Altersklassenstruktur in der Literatur mit unserem Datensatz. Bei einem Totalabschuss einer Rehpopulation in der dänischen Wildforschungsstation in Kalø setzten sich die 213 erlegten Rehe aus 42,7 % Kitzen, 19,2 % Einjährigen und 38,0 % älteren Tieren zusammen (ANDERSEN, 1953). Die Altersklasse der Kitze findet sich als gängigste Einteilung einheitlich in der Literatur. Sie wird für Rehpopulationen in Polen mit einem Anteil von 42 % (FRUZIŃSKI und ŁABUDZKI, 1982), beziehungsweise 29 % (PIELOWSKI und BRESIŃSKI, 1982) und für Kalø in Dänemark zwischen 1965 und 1967 mit 35 – 41 % (STRANDGAARD, 1972a) angegeben.

### **2.3. Bedeutung Zeitraum der Probennahme**

Abschließend muss noch angemerkt werden, dass die Altersklassenstruktur in Rehpopulationen im Jahresverlauf schwankt und damit nie perfekt abgebildet werden kann. Gerade die Zahl der Kitze ändert sich in kurzen Zeiträumen sehr stark und unterscheidet sich von Jahr zu Jahr (STRANDGAARD, 1972a). Ihr Anteil in einer Population kann nach dem Setzen 50 % erreichen, fällt bis zum darauffolgenden Frühjahr aber wieder auf 15 – 35 % ab (SEMPÉREÉ et al., 1996). Diese Schwankungen zeigt auch eine Untersuchung aus Schweden, bei der Rehkitze über 14 Jahre hinweg mit Radiotransmittern markiert wurden. Von den insgesamt 216 erfassten Jungtieren verstarben 52 % noch bevor sie ein Alter von 8 Wochen erreichen konnten und die Mortalität durch Prädation lag über den gesamten Untersuchungszeitraum bei 42 %, wobei in drei einzelnen Jahren mehr

als 85 % der Kitze von Rotfüchsen (*Vulpes vulpes*) erbeutet wurden (JARNEMO et al., 2004).

Für unsere Studie war es wichtig Schwankungen auszugleichen, die zwischen einzelnen Jahren und Jahreszeiten auftreten, sowohl was die Zusammensetzung der Proben bezüglich Geschlecht und Altersklasse, als auch was die möglichen Unterschiede bezüglich der Befallszahlen mit Lungenwürmern betrifft. Erreicht werden konnte dies, indem erstens ein Zeitraum von zwei Jahren untersucht wurde, von September 2017 bis Oktober 2019, und zweitens eine gleichmäßige, sowie lückenlose Probennahme bezüglich Geschlechter und Altersklassenverteilung in den verschiedenen Jahreszeiten erfolgte. Gleichzeitig waren auch erst dadurch Betrachtungen zum jahreszeitlichen Verlauf des Befallsgeschehens möglich.

#### **2.4. Fazit Probenzusammensetzung und mögliche Fehlerquellen**

Zusammenfassend kann aufgrund der großen Probenanzahl, aus den sich teils stark unterscheidenden Habitaten, der den natürlichen Verhältnissen entsprechenden Zusammensetzung der Proben was Geschlecht und Altersklassen angeht und der Probennahme über einen längeren Zeitraum hinweg, von repräsentativen Ergebnissen für das Befallsgeschehen mit Lungenwürmern ausgegangen werden. Mindestens für das Reh in Bayern, wenn nicht sogar allgemein für Rehe in ganz Deutschland.

Trotz sorgfältiger Planung und Ausführung der Probennahme könnte es jedoch zu unbemerkten Verfälschungen unserer Ergebnisse gekommen sein. Einerseits indem infizierte Rehe, mit schwächerer Körperkondition, möglicherweise vermehrt erlegt wurden (bedingt beispielsweise durch langsamere Bewegungen oder reduzierte Aufmerksamkeit gegenüber ihrer Umgebung). In diesem Fall würden unsere Ergebnisse die Prävalenz und Intensität des Lungenwurmbefalls fälschlicherweise überhöhen. Andererseits könnten stark befallene Tiere bereits verendet sein, noch bevor sie durch Erlegung dem Datensatz hinzugefügt werden konnten (SCHWARZ et al., 2011), was wiederum zu einer Unterschätzung der Befalls Zahlen führen würde. Da nicht alle Tieralter mittels Zahnschliffmethode überprüft, sondern die Altersklasse in 212 Fällen durch erfahrene Jäger

zugewiesen wurde, kann es außerdem auch bei den Altersklassen und damit zusammenhängenden Aussagen zu Fehlern und geringfügigen Abweichungen zu den tatsächlichen Gegebenheiten gekommen sein.

### **3. Vergleich verschiedener Nachweismethoden für Lungenwürmer**

#### **3.1. Die Baermann-Wetzel Methode zum Nachweis lebender Larven**

Wie bei der Gewinnung und Klassifizierung der Proben, so wurde auch bei der späteren Aufarbeitung der Lungen versucht Fehlerquellen bestmöglich zu vermeiden. Als Methodik zur Detektion von Lungenwurmbefall findet sich in der Literatur die Baermann-Wetzel Methode, bei der Larven im Kot befallener Tiere nachgewiesen werden, indem sie aktiv aus Kotproben auswandern und anschließend mikroskopisch nachgewiesen und gezählt werden können (BAERMANN, 1917; WETZEL, 1930; TAYLOR et al., 2015). Da die Larven dabei zwingend lebendig sein müssen und die Kotproben daher frisch zu bearbeiten sind, wird diese Methode in anderen Studien bei geringen Anzahlen von 27 (DYK und CHROUST, 1974), 64 (REHBEIN et al., 2000), 79 (CISEK et al., 2003), 98 (MORRONDO et al., 2017), 102 (BALICKA-RAMISZ et al., 2003) und 148 Rehen (PANADERO et al., 2001), oder bei Probennahme in nur 2 verschiedenen Untersuchungsgebieten (DYK und CHROUST, 1974; JÉGO et al., 2014; CHEYNEL et al., 2017; BARIOD et al., 2024) angewendet. Für unsere Untersuchung von 762 Rehen aus 7 verschiedenen, über ganz Bayern verteilten Habitaten, war die Aufarbeitung von frischen Kotproben und damit die Baermann-Wetzel Methode logistisch nicht möglich, weshalb für unsere Studie die Detektion der beiden Lungenwurmartentypen, beziehungsweise deren Larven, nicht in Kotproben erfolgte, sondern wie in der Literatur ebenfalls beschrieben in Lungengewebe (nach dem Auftauen) (ANDREWS et al., 1974; CHRISTOPH, 1999; HIEPE et al., 2006; TAYLOR et al., 2015).

#### **3.2. Nachweis von *Dictyocaulus capreolus* durch Lungen-Sektion**

Lungenwürmer der Gattung *Dictyocaulus* wurden dabei wie von BAUER (1990), HIEPE et al. (2006) oder Taylor, Coop und Wall (2015) erläutert und in anderen Reh

Studien bereits erfolgreich angewendet, durch Eröffnung der Luftröhre und der Hauptbronchien, bis hinunter zu den kleinen Bronchien, nachgewiesen (DYK und CHROUST, 1974; BÜTTNER, 1978; REHBEIN et al., 2000; PANADERO et al., 2001; SCHWARZ et al., 2011; HORA et al., 2016; PYZIEL et al., 2017). Um diese Methode weiter zu verbessern und die Wahrscheinlichkeit zu reduzieren große Lungenwürmer zu übersehen, wurden die eröffneten Luftwege zusätzlich, wie auch von PANADERO et al. (2001) beschrieben, mit Wasser gespült und dabei möglicherweise herausgelöste Parasiten durch ein Sieb aufgefangen. 21 Lungen, die im Bereich der Hauptbronchien Schuss bedingte Zerstörungen aufwiesen, wurden nicht auf *D. capreolus* hin untersucht um keine falsch negativen Ergebnisse zu verursachen, da gerade diese Lokalisation den bevorzugten Lebensraum der Würmer darstellt und Parasiten außerdem durch die enorme Sogwirkung des Projektils aus den Lungen geschleudert worden sein könnten. Während bei der Aufarbeitung der Lungen im Labor Fehlerquellen nahezu ausgeschlossen werden konnten und der Ablauf streng standardisiert erfolgte, sind Variationen bei der Probennahme im Feld denkbar. So könnten adulte große Lungenwürmer aktiv aus den Lungen erlegter Rehe ausgewandert sein, abhängig von der Zeitspanne zwischen Erlegung und Entnahme, beziehungsweise Einfrieren der Lungen. Auch Luftröhren, die in unterschiedlicher Länge mit den Lungen entnommen, konserviert und zur Untersuchung gebracht wurden, könnten zu Unterschieden in der Anzahl nachweisbarer *Dictyocaulidae* geführt haben.

### **3.3. Nachweis von *Varestrongylus capreoli***

Während sich die Nachweismethode für den großen Lungenwurm in der Literatur wie gezeigt recht einheitlich darstellt, werden für den Nachweis des kleinen Lungenwurmes aus Lungengewebe ganz unterschiedliche Methoden beschrieben. Grund hierfür dürfte sein, dass noch keine perfekte Nachweismethode für *Varestrongylus capreoli* gefunden wurde, da die adulten Würmer nicht in den leicht zugänglichen Luftwegen, sondern im Lungengewebe selbst parasitieren, wo sie schwerer zu detektieren sind. Entsprechend aufwendig sind die beschriebenen Nachweismethoden.

### **3.3.1. Nachweis von adulten *V. capreoli***

Durch Zerkleinerung von Lungen im Fleischwolf, anschließende künstliche Verdauung für 2 – 4 Stunden (mittels Pepsin und 37-%iger Salzsäure unter konstantem Rühren bei etwa 40° C), Siebung der Verdauungslösung und nachfolgende Untersuchung der Siebrückstände mit Hilfe eines inversen Mikroskops, weisen REHBEIN et al. (2000) kleine Lungenwürmer des Rehes nach. Eine nicht minder interessante Methode stellt die sogenannte Inderbitzen Technik dar. Dabei wird ein Schlauch über eine Inzision in die Arteria pulmonalis eingeführt, mittels Ligaturen fixiert, andere große Blutgefäße abgebunden und Wasser in die Pulmonal Arterie eingeleitet. Durch den Wasserdruck rupturieren die alveolären und bronchialen Gefäßwände, das Wasser spült die Lumen von Bronchioli wie Bronchien und kann nachdem es sich aus der Trachea ergossen hat gesiebt und der Rückstand nach kleinen Lungenwürmern abgesucht werden (TAYLOR et al., 2015). Andere Autoren bioptieren verdächtiges Lungengewebe und streichen es auf Objektträgern aus (SCHWARZ et al., 2011) oder fertigen Quetschpräparate davon an (DYK und CHROUST, 1974), um adulte *V. capreoli* anschließend lichtmikroskopisch nachzuweisen.

### **3.3.2. Nachweis der Larven von *V. capreoli***

Auch der Nachweis von *Varestrongylus* Larven aus Lungengewebe wird beschrieben. Beispielsweise indem die Spitzen der Lungenlappen abgeschnitten und auf einen Objektträger ausgedrückt werden, wobei Schleim und Blut austreten und auf Wurmlarven hin untersucht werden können (ANDREWS et al., 1974). Oder indem kleine Stückchen aus den brutknotenähnlichen Veränderungen entnommen, in eine mit Wasser gefüllte Petrischale gelegt und zerrupft werden, woraufhin nach 30 Minuten ausgewanderte Larven lichtmikroskopisch nachweisbar sind (CHRISTOPH, 1999).

### **3.3.3. Nachweis von *V. capreoli* erst nach Vorauswahl**

Obwohl in den genannten Studien im Vergleich zu unserer Untersuchung nur verhältnismäßig wenige Rehlungen zur Verfügung standen (27 in DYK und CHROUST (1974), 44 in SCHWARZ et al. (2011), 64 in REHBEIN et al. (2000) und 117 in CHRISTOPH (1999)), wurden darin nicht alle Proben auf Larven oder adulte

Würmer von *V. capreoli* untersucht, sondern eine Vorauswahl getroffen. Entweder indem nur Lungen von Tieren zur Untersuchung gelangten, in deren Kot zuvor *V. capreoli* Larven festgestellt wurden (REHBEIN et al., 2000), oder nur Lungen mit charakteristischen Veränderungen, beziehungsweise nur die veränderten Lungenareale, untersucht wurden (DYK und CHROUST, 1974; CHRISTOPH, 1999; REHBEIN et al., 2000; SCHWARZ et al., 2011). Durch eine solche Vorauswahl kann es zu unbemerkten Verzerrungen von Ergebnissen kommen, indem ein Befall mit *V. capreoli* trotz makroskopisch gesund erscheinender Lungen zwar vorliegt, durch die Vorauswahl aber nicht erkannt wird. Unsere Ergebnisse bestätigen diese Annahme und damit unsere Entscheidung alle 762 Lungen gleichermaßen zu untersuchen. Zwar wies die Großzahl der befallenen Lungen auch makroskopisch erkennbare Wurmknötchen auf, in 65 Fällen konnten allerdings trotz äußerlich gesund erscheinender Lungen Larven gefunden werden. Diese Fälle wären durch eine Vorauswahl nicht erkannt worden und die allgemeine Prävalenz von *V. capreoli* wäre von 42,5 % (324) befallenen Rehen fälschlicherweise auf nur 34,0 % (259) gefallen, eine Fehleinschätzung auf Populationsebene von ganzen 8,5 %.

#### **3.3.4. Entwicklung einer eigenen Nachweismethode für *V. capreoli***

Mit der im Nachhinein richtigen Entscheidung alle 762 Lungen untersuchen zu wollen, entfielen neben den Methoden mit Beprobung von veränderten Lungenteilen (DYK und CHROUST, 1974; CHRISTOPH, 1999; SCHWARZ et al., 2011) auch die Zeit und Material aufwendigen Methoden zum Nachweis adulter *V. capreoli* (REHBEIN et al., 2000; TAYLOR et al., 2015). Da die Beprobung nur der Lungenspitzen, wie von Andrews, Hörning, und Wandeler (1974) beschrieben, zu erneuten Verfälschungen hätte führen können, entschieden wir uns für die Entwicklung einer eigenen Nachweismethode von *V. capreoli* Larven, die auch zur Befallsintensität verlässliche Aussagen liefern sollte. Durch die Beprobung aller Lungen und die Entnahme von Material an 8 anatomisch definierten Punkten wurden die Erfolgchancen für den Nachweis von *V. capreoli* maximiert und das Risiko verringert unbeabsichtigt verstärkt Brutknötchen zu beproben und damit die Intensität des Befalls zu überhöhen. Die Konzentrierung durch Zentrifugation erhöhte weiterhin die Nachweis Chance und durch die standardisierten Entnahme

Mengen von Lungengewebe und Sediment, in Verbindung mit der Auswertung auf einem Zählraster, konnten repräsentative und vergleichbare Werte zur Befallsintensität ermittelt werden.

#### **4. Befallszahlen der Lungenwürmer des Rehes im Vergleich**

##### **4.1. Prävalenz und Intensität des kleinen Lungenwurmes, *V. capreoli***

Trotz der wie dargestellt teilweise unterschiedlichen Nachweismethoden für *V. capreoli* und *D. capreolus*, decken sich die in unserer Studie gefundenen Werte für Befallsintensität und Prävalenz mit denen anderer europäischer Reh Studien. Allgemein scheinen kleine Lungenwürmer bei Rehen häufiger vorzukommen also große, weisen im Vergleich also eine höhere Prävalenz in Rehpopulationen auf (ANDREWS et al., 1974; DYK und CHROUST, 1974; BÜTTNER, 1978; DOLLINGER, 1981; BUCHACHER-TONITZ, 1987; ZINK, 1989; DRÓZDZ et al., 1992; CHRISTOPH, 1999; REHBEIN et al., 2000; PANADERO et al., 2001; BALICKA-RAMISZ et al., 2003; MORRONDO et al., 2017). Die von uns festgestellte Prävalenz von 42,5 % ist mit anderen Zahlen vergleichbar, die für *Varestrongylus spp.* in Lungen von Rehen berichtet werden. In aufsteigender Reihenfolge finden sich 34,8 % (DOLLINGER, 1981), 35 % (SCHWARZ et al., 2011), 39,4 % (ANDREWS et al., 1974), 40,0 % (BÜTTNER, 1978), 41,8 % (BALICKA-RAMISZ et al., 2003), 43,6 % (CHRISTOPH, 1999), 44,6 % (DEGENFELD-SCHONBURG, 1998) und 49,3 % (PANADERO et al., 2001). Werte die durch den Nachweis von *V. capreoli* Larven in Kot ermittelt wurden sind 38 % (MORRONDO et al., 2017), 39,9 % (PANADERO et al., 2001), 40,2 % (BALICKA-RAMISZ et al., 2003), 40,51 % (CISEK et al., 2003), 43,5 %, beziehungsweise 44,4 % (DEMIASZKIEWICZ, 1987) und 47 % (MISIEWICZ, 1994). Wie diese Zahlen zeigen, ergeben sich durch die Untersuchung von Lungen einerseits und die Bearbeitung von Kotproben andererseits, ähnliche Ergebnisse in der Prävalenz von *V. capreoli*, was beide Vorgehensweisen rechtfertigt. Diese Annahme bestätigen auch BALICKA-RAMISZ et al. (2003), die in einem Gebiet in Polen in 86 Rehlungen eine Prävalenz von 41,8 % und in 102 Kotproben eine von 40,2 % feststellten. Angaben zur Befallsintensität des kleinen Lungenwurmes finden sich bei PANADERO et al. (2001), die bei befallenen Rehen eine *V. capreoli* Larvenanzahl zwischen 0,05 und 2595 pro Gramm Lunge angeben. Diese

Größenordnung scheint mit dem von uns errechneten Median von 2000 Larven pro Gramm untersuchter Lunge übereinzustimmen, auch wenn die Zahlen aufgrund unterschiedlicher Methodik nicht exakt vergleichbar sind.

#### **4.2. Die Brutknoten von *V. capreoli* als Indikator für einen Parasitenbefall**

Als Einschub sei hier noch auf die durch den kleinen Lungenwurm verursachten Lungenveränderungen in Form von Brutknoten hingewiesen. Diese fanden sich in unserer Untersuchung bei 41,7 % der Lungen, was der von uns ermittelten 42,5%igen Prävalenz von *V. capreoli* sehr nahe kam. Zwar zeigte nicht jede befallene Lunge diese charakteristischen Veränderungen, was wie weiter oben bereits erwähnt eine Untersuchung aller Lungen empfiehlt, und nicht jede Lunge mit knotigen Veränderungen war letztendlich auch von *V. capreoli* befallen, dennoch könnten unsere vorgestellten Erkenntnisse hilfreich sein. Da 81 % der Lungen mit kleinen Knoten (Durchmesser < 1 cm), 87,8 % der Lungen mit mittleren Knoten (1 – 2 cm) und sämtliche Lungen mit großen Veränderungen (> 2 cm) vom kleinen Lungenwurm befallen waren, könnte man mit Hilfe dieser Zahlen abschätzen, ob ein erlegtes Reh befallen war oder nicht. Allein durch die makroskopische Untersuchung und Größeneinteilung von Lungenveränderungen würde sich dadurch für andere Forschende und interessierte Jäger:innen, auch ohne Zugang zu Laborgeräten, die Möglichkeit eröffnen, das Befallsgeschehen mit *V. capreoli* in einem Revier grob abschätzen zu können.

#### **4.3. Prävalenz und Intensität des großen Lungenwurmes, *D. capreolus***

Nicht nur beim kleinen Lungenwurm, auch bei *D. capreolus* decken sich die von uns ermittelten Befallszahlen mit den in der Literatur angegebenen. Aufgrund der ähnlichen Nachweis Methodik war dies hier zwar zu erwarten, dennoch soll die von uns ermittelte Prävalenz von 14 % in den Kontext der bestehenden Literatur gesetzt werden. In aufsteigender Reihenfolge finden sich bei anderen Autoren die folgenden Werte für *Dictyocaulus spp.* bei Rehen: 6 % (BORGSTEEDE et al., 1990), 9,2 % (BUCHACHER-TONITZ, 1987), 9,2 % (KUZMINA et al., 2010), 11,4 % (PYZIEL et al., 2017), 12,3 % (DOLLINGER, 1981), 12,5 % (SHIMALOV und SHIMALOV, 2002), 14,7 % (DIVINA et al., 2002), 14,85 % (PANADERO et al., 2001), 15,7 % (DEGENFELD-SCHONBURG, 1998), 17 % (HUGONNET und CABARET, 1987) und

18,8 % (CHRISTOPH, 1999).

Auch die in dieser Arbeit ermittelten Zahlen zur Befalls Intensität von *Dictyocaulus spp.* (1 – 231 Würmer pro befallener Lunge, mit einem Mittelwert von 17,76 und einem Median von 7 Würmern) decken sich mit Angaben anderer Untersuchungen. Bei Rehen aus Bayern geben BÜTTNER (1978) für zwei unterschiedliche Jahre durchschnittlich 13,3, beziehungsweise 10,2 Parasitenindividuen pro Tier an, IPPEN et al. (1995) schreiben von mehr als 100 Würmern bei einzelnen Tieren und CHRISTOPH (1999) fand bei Rehen aus Norddeutschland in exakter Übereinstimmung mit unseren Ergebnissen einen Median von 7 Würmern. Auf internationaler Ebene fanden Kuzmina, Kharchenko und Malega (2010) bei Rehen in der Ukraine in den untersuchten Lungen 3 – 68 Würmer; BOLUKBAS et al. (2012) stellten bei einem türkischen Reh 42 adulte *D. capreolus* fest; Andrews, Hörning und Wandeler (1974) berechneten für Rehe aus der Schweiz einen Mittelwert von 14 Würmern pro Lunge, mit einem Maximum von 96; PANADERO et al. (2001) geben den mittleren Wert in Spanien mit 14,4 an, bei 1 – 51 gefundenen Parasiten pro Reh; DEGENFELD-SCHONBURG (1998) fand in 249 Lungen österreichischer Rehe 1 – 570 adulte *Dictyocaulus* und HORA et al. (2016) berichten von einer durchschnittlichen Anzahl von 10,84 adulten *D. capreolus* bei 73 Rehen aus Rumänien.

## **5. Verschiedene Faktoren und deren Einfluss auf das Befallsgeschehen**

### **5.1. Der Einflussfaktor Geschlecht und mögliche Gründe für den SBP**

Teilt man die untersuchten Rehe unserer Studie nach Geschlechtern auf, so zeigt sich ein häufigerer Befall der männlichen gegenüber der weiblichen Tiere. Die Anzahl infizierter Männchen lag bei *V. capreoli* um 5,7 % höher, mit *D. capreolus* waren 12,1 % mehr infiziert und 5 % mehr männliche als weibliche Rehe waren von Koinfektionen betroffen. Statistisch signifikant waren diese Ergebnisse für die allgemeine Infektion mit Lungenwürmern und die spezielle mit *D. capreolus*, was sich laut unserer Modelle in eine für Männchen um das 1,55-fach erhöhte allgemeine Chance mit Lungenwürmern befallen zu sein, beziehungsweise in eine um das 2,43-fache erhöhte Wahrscheinlichkeit für einen Befall mit *D. capreolus*

übersetzte. Wie im Folgenden diskutiert werden soll, finden sich in der Literatur zwar bereits Hinweise auf eine größere Empfänglichkeit von männlichen Rehen für verschiedene Endoparasiten, statistisch belastbare, konkrete Zahlen oder Erklärungen zu diesem Phänomen sind aber rar.

Im Fall von Magen Darm Nematoden zeigte sich bei männlichen Rehen in Frankreich eine häufigere und stärkere Infektion im Vergleich zu weiblichen Tieren (BODY et al., 2011), eine Erkenntnis die für diese Parasiten auch in Spanien bestätigt wurde (PATO et al., 2013). Weiterhin waren juvenile weibliche Rehe seltener von *Toxoplasma gondii* befallen als ihre männlichen Altersgenossen (CANDELA et al., 2014).

Im Hinblick auf Lungenparasiten berichten Ippen und Hilgenfeld (1961) schon früh von einer um 16 % höheren Infektionsrate mit Lungenwürmern bei Rehböcken im Vergleich zu Geißen, unterscheiden bei ihrer histologischen Untersuchung von 80 Tieren aber nicht zwischen kleinen und großen Lungenwürmern. Bei ihrer Untersuchung in Deutschland gibt CHRISTOPH (1999) an, dass weibliche Rehe deutlich seltener mit kleinen Lungenwürmern befallen waren als Böcke und auch bei zwei Rehpopulationen in Frankreich wiesen männliche Rehe höhere Level der Parasitierung mit kleinen Lungenwürmern (*Protostrongyliden*) auf als weibliche und ihre Befallsintensität nahm im Alter stärker zu (CHEYNEL et al., 2017). Für Rehe in Schweden konnten DIVINA et al. (2002) hingegen keinen signifikanten Unterschied in der Prävalenz von *D. capreolus* zwischen männlichen und weiblichen Rehen feststellen, ein Umstand der sich möglicherweise durch die überschaubare Probenzahl bedingt haben könnte: Der große Lungenwurm kam dort bei 15 der 102 untersuchten Rehen vor, wobei das Geschlecht bei 3 Tieren nicht aufgenommen wurde und somit 5 infizierte männliche Rehe 7 weiblichen Rehen gegenüberstanden. Wie Zuk und McKean (1996) in ihrem Review zu Unterschieden im Parasitenbefall zwischen Geschlechtern schreiben, ist eine große Anzahl an Proben notwendig um möglicherweise kleine, aber dennoch biologisch relevante Unterschiede zwischen den Geschlechtern feststellen zu können. Die beiden Autoren führen als hypothetisches Beispiel einen Parasiten an, der in Männchen eine Prävalenz von 30 % und in Weibchen eine von 15 % aufweist und auf den etwa 75 Wirts-Individuen jedes Geschlechtes untersucht werden

müssten, um im Exakten Fisher Test überhaupt signifikante Zahlen gewinnen zu können. Bei noch geringeren Prävalenz Unterschieden zwischen den Geschlechtern, wie dies bei den Lungenwürmern des Rehes der Fall zu sein scheint, würden demnach noch größere Probenzahlen benötigt. Diese Voraussetzung konnte in unserer Studie mit 365 männlichen gegenüber 372 weiblichen Rehen erfüllt werden, es ist aber nicht verwunderlich, wenn weniger umfangreiche Studien keinen signifikanten Unterschied im Befallsgeschehen zwischen Geschlechtern feststellen können, obwohl dieser möglicherweise vorhanden ist.

Der Unterschied zwischen den Geschlechtern bei der Parasitierung wird in der Literatur als „sex biased parasitism“ (SBP) bezeichnet und scheint bei Säugetieren die Norm zu sein, wobei meist die männlichen Tiere im Durchschnitt häufiger und stärker von Parasiten befallen sind als die weiblichen (POULIN, 1996; ZUK und MCKEAN, 1996). In acht von zehn Säugetierordnungen lässt sich dieser Umstand beobachten, darunter auch in der Ordnung der Paarhufer (Artiodactyla), welcher das Reh angehört (MOORE und WILSON, 2002). Aber nicht nur die Wirtsordnung, auch die Parasiten der Gruppe „Helminthen“ zeigen eine hin zu männlichen Tieren verschobene Befalls Prävalenz (ALEXANDER und STIMSON, 1988; ZUK und MCKEAN, 1996; MOORE und WILSON, 2002). Da sich beide Lungenwürmer des Rehes, *D. capreolus*, wie auch *V. capreoli*, der Gruppe zuordnen lassen, bestätigen unsere Ergebnisse diese Beobachtung.

Die genauen Mechanismen hinter dem Phänomen des „sex biased parasitism“ sind bislang nicht eindeutig geklärt, mögliche Ursachen lassen sich aber in 3 Kategorien einteilen: (1) physiologische (meist hormonelle) Unterschiede, (2) Größenunterschiede (Geschlechtsdimorphismus) und (3) Unterschiede im (Sozial-) Verhalten zwischen weiblichen und männlichen Tieren (ZUK und MCKEAN, 1996; MOORE und WILSON, 2002).

#### **5.1.1. Physiologische (hormonelle) Unterschiede zwischen den Geschlechtern**

Im Hinblick auf physiologische Unterschiede zwischen den Geschlechtern, wird meist auf die Rolle androgener Hormone, im speziellen von Testosteron,

hingewiesen (GROSSMAN, 1985; ALEXANDER und STIMSON, 1988; KLEIN, 2004). Testosteron hat einen negativen Einfluss auf die Immunabwehr, wobei die genauen Mechanismen noch nicht abschließend geklärt sind, und erhöht die Empfänglichkeit männlicher Wirtstiere gegenüber Endoparasiten (FOLSTAD und KARTER, 1992; KLEIN, 2004). In Laborstudien mit Mäusen (*Mus musculus*) zeigten intakte männliche Tiere eine größere Larvenausscheidung von *Strongyloides ratti* als kastrierte, ein Effekt der sich durch die Gabe von Testosteron bei den Kastrierten aufheben lässt (KIYOTA, 1984) und bei Hamstern (*Mesocricetus auratus*) steigerte Testosteron die Empfänglichkeit gegenüber einer Infektion mit dem Darmparasiten *Nippostrongylus brasiliensis* (SOLOMON, 1966) und den Blutparasiten *Leishmania spp.* (TRAVI et al., 2002). Bei Befall mit dem Lungenwurm *Angiostrongylus malaysiensis* weisen kastrierte männliche Ratten (*Rattus norvegicus*) eine geringere Anzahl an Larven und Würmern, eine höhere Anzahl zirkulierender Leukozyten und eine größere Thymusmasse auf als kastrierte Männchen, bei denen Testosteron weiterhin, mittels Testosteronpropionat Injektionen, substituiert wurde (KAMIS et al., 1992).

Aber nicht nur unter Laborbedingungen bei Nagetieren, auch unter natürlichen Bedingungen und bei Hirschartigen konnte die Wechselwirkung zwischen Testosteron und Parasitenbefall bestätigt werden. FOLSTAD et al. (1989) stellten fest, dass weibliche und kastrierte männliche Rentiere (*Rangifer tarandus*) eine signifikant geringere Anzahl von Larven der Hautdasselfliege (*Hypoderma tarandi*) aufwiesen als unkastrierte Männchen.

Wie beim Rentier, so auch bei anderen Hirschartigen (Cervidae), zum Beispiel dem in Deutschland heimischen und von uns untersuchten Reh, ergibt sich für die männlichen Tiere dadurch ein Dilemma. Auf der einen Seite wird Testosteron zur Ausprägung sekundärer Geschlechtsmerkmale, vor allem dem Geweih, beziehungsweise dem Gehörn, benötigt (SEMPÉRE und LACROIX, 1982) und trägt damit entscheidend zu den Erfolgsaussichten bei der Paarung bei (ZUK, 1990; VANPÉ et al., 2007b). Auf der anderen Seite riskieren Böcke mit höheren Testosteronwerten einen häufigeren und schwereren Befall mit Parasiten (ZUK und MCKEAN, 1996; KLEIN, 2004). Evolutionsbiologisch und aus Sicht weiblicher Rehe ist dieser Umstand jedoch von Vorteil. Ein Männchen, das trotz negativer

Auswirkungen von Testosteron auf sein Immunsystem stark genug ist um ausgeprägte sekundäre Geschlechtsmerkmale zur Schau zu stellen, kann als Vater vermutlich Gene weitergeben, die dem Nachwuchs der Mutter eine hohe Lebensfähigkeit versprechen (FOLSTAD und KARTER, 1992; ZUK und MCKEAN, 1996). Das Sexualhormon wäre damit unentbehrlich für den Reproduktionserfolg männlicher Rehe, könnte aber gleichzeitig die von uns festgestellten höheren Befallsraten mit Lungenwürmern gegenüber weiblichen Tieren erklären.

### 5.1.2. Der Geschlechtsdimorphismus beim Reh

Als zweite mögliche Ursache für den „sex biased parasitism“ (SBP) wird der Geschlechtsdimorphismus genannt. Dabei besteht bei Säugetieren ein starker und statistisch signifikanter positiver Zusammenhang zwischen SBP und sexuellem Größendimorphismus (sexual size dimorphism (SSD)), wobei in Säugetierarten, bei denen das Männchen das größere Geschlecht ist, dieses auch eher von Parasiten betroffen ist, während Arten, in denen das Weibchen größer ist, eher in diese Richtung verschobenen Parasitismus aufweisen (MOORE und WILSON, 2002; ISAAC, 2005). Das Geschlecht scheint dabei weniger eine Rolle zu spielen als die Körpergröße per se, wie HARRISON et al. (2010) anhand der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* und ihrem Befall mit der Schildzecke *Ixodes ricinus* feststellten. Der bei dieser Maus vorliegende SBP in Richtung der größeren Männchen könnte dadurch erklärbar sein, dass größere Tiere eine größere Angriffsfläche für Parasiten darstellen (MOORE und WILSON, 2002; HARRISON et al., 2010). Was im Falle von Ektoparasiten sofort einleuchtend ist, könnte auch auf die Lungenparasiten des Rehes übertragen werden: das größere Geschlecht muss zur Deckung seines Energiebedarfs mehr Nahrung zu sich nehmen als das kleinere und erhöht damit seine Gefahr Parasitenstadien aus der Umwelt aufzunehmen. Denkbar wäre auch, dass größere Individuen einen energetischen Kompromiss eingehen müssen zwischen Wachstum/Erhaltung und Investition in ihr Immunsystem (MOORE und WILSON, 2002; KRASNOV et al., 2012) oder im Gegenteil, dass diese besser mit Parasitenbefall umgehen können als kleinere Artgenossen (HARRISON et al., 2010).

Das europäische Reh weist zwar einen eher geringen SSD auf, mit Böcken die weniger als 10 % schwerer sind als weibliche Tiere (ANDERSEN et al., 1998; VANPÉ

et al., 2007a; LORENZINI et al., 2022), dennoch könnte dieser Gewichtsunterschied durch die beschriebenen Mechanismen den von uns festgestellten SBP erklären.

### **5.1.3. Unterschiedliches Verhalten von weiblichen und männlichen Rehen**

Als dritte und letzte Möglichkeit könnten Unterschiede im (Sozial-) Verhalten die Ursache für den häufigeren Befall mit Lungenwürmern bei männlichen Rehen sein. Jährlinge und Böcke sind aktiver als Schmalrehe und Geißen, weisen ein ausgeprägtes Territorial Verhalten auf und vertreiben daher aggressiv andere Männchen aus ihrem Einflussgebiet (MELIS et al., 2005; MAUBLANC et al., 2012; LORENZINI et al., 2022). Die Vertriebenen, oftmals Jährlinge, sind dann gezwungen abzuwandern und nehmen weite Wege auf sich um ein eigenes besetzbares Territorium zu finden (HESPELER, 1999). Weiterhin verlassen Böcke während der Brunft zeitweise über Tage ihr Territorium und suchen auf bis zu 3 Kilometer weiten Streifzügen nach brunftigen Weibchen (STUBBE, 2008). Bei all diesen Wanderungen besteht für die männlichen Tiere die Gefahr ein Gebiet mit höherer Durchseuchung der Umwelt zu durchstreifen und sich bei der Nahrungsaufnahme mit Lungenwurmlarven zu infizieren. Weibliche Rehe sind hingegen nicht territorial, bleiben vor und nach der Geburt dennoch lieber solitär (DANILKIN und HEWISON, 1996; LORENZINI et al., 2022) und überschneiden sich in ihrem Aktionsradius kaum mit gleichgeschlechtlichen oder männlichen Artgenossen (MAUBLANC et al., 2012). Alle Eigenschaften, welche für die Vermeidung einer Infektion mit Lungenparasiten vorteilhaft sein sollten, indem Wanderungen durch infizierte Umwelt und Kontakt zu möglicherweise Larven ausscheidenden Artgenossen reduziert sind.

Abschließend kann nach Analyse der vorliegenden Literatur und Betrachtung der Ergebnisse unserer Studie davon ausgegangen werden, dass ein SBP auch für die beiden Lungenwürmer des Rehes existiert. Die von anderen Autoren vorgeschlagenen möglichen Ursachen dafür (hormonelle Unterschiede, Sexualdimorphismus, unterschiedliches Sozialverhalten), treten bei männlichen Tieren von *Capreolus capreolus* auf und könnten die höhere Prävalenz beim Befall mit Lungenwürmern gegenüber weiblichen Tieren erklären.

## 5.2. Der Einflussfaktor Alter

Durch Lungenwurmbefall scheinen bei Rehen im allgemeinen Jungtiere stärker gefährdet zu sein als andere Altersklassen (SCHNIEDER et al., 2000), bei ihnen finden sich auch die schwersten Erscheinungen (MEHLHORN, 2012). Die Befallsextenstität ist laut STUBBE (2008) bei beiden Lungenwurmartentypen unterschiedlich: Beim Großen Lungenwurm nimmt sie mit zunehmendem Alter der Tiere ab, während sie beim kleinen Lungenwurm in den jüngsten und ältesten Altersklassen am höchsten ist.

Detailliertere Zahlen liefern verschiedene Studien, deren Angaben sich jedoch teilweise widersprechen und oft (aufgrund niedriger Probenzahlen) keine statistische Aussagekraft haben. Für ein Versuchsrevier in Deutschland fanden DINGELDEIN (1982) in ihrer Untersuchung von 215 Rehen bei etwa 50 % der Kitze Lungenwürmer, hauptsächlich *V. capreoli*, während in den anderen Altersklassen nur vernachlässigbare Zahlen berichtet werden. Mit dem großen Lungenwurm *Dictyocaulus* waren bei ANDREWS et al. (1974) von den 6 Monate alten Tieren 6 von 7 befallen, während bei 1,5 Jahre oder älteren Rehen 1 von 8 betroffen war. Dagegen lag der Anteil mit *Dictyocaulus* befallenen bei BORGSTEEDE et al. (1990) für einjährige Rehe bei 6 % und für ältere Rehe bei 8 % und ZINK (1989) konnten für den großen Lungenwurm keinen Zusammenhang zwischen Befallsrate und Alter der Rehe feststellen. Detailliertere Angaben zu beiden Lungenwürmern finden sich bei DOLLINGER (1981), der in seiner Untersuchung von 276 Rehlungen in der Schweiz den kleinen Lungenwurm bei 46,3 % der Kitze feststellte, während Jährlinge und ältere Tiere Befallsraten von 12,7 % - 30,8 % aufwiesen. Für *Dictyocaulus* ergab sich in der genannten Studie ein ähnliches Bild mit 20,9 % Befallenen bei den Kitzen, gegenüber 6,6 – 7,7 % bei Jährlingen und älteren Tieren. Während sämtliche bisher genannten Studien keine statistische Auswertung der Beobachtungen enthalten, berichtet SCHWARZ (2010) bei 40 Rehen von nicht signifikanten Unterschieden im Befall mit *V. capreoli* zwischen Geißen (25 % Prävalenz) und Kitzen (10 % Prävalenz), während sich für *D. capreolus* signifikante Unterschiede zwischen 12 befallenen Kitzen gegenüber 2 befallenen Geißen feststellen ließen. Auch in Schweden war die Altersklasse der Kitze am häufigsten von *D. capreolus* betroffen, wenn auch nicht signifikant. 11 infizierte Tiere mit einem Alter von weniger als einem Jahr, standen hier 2

befallenen Rehen höheren Alters gegenüber (DIVINA et al., 2002). Für Deutschland berichtet CHRISTOPH (1999) von nur vereinzelt statistisch signifikanten Ergebnissen, die aber in eine ähnliche Richtung weisen, indem mit zunehmendem Alter der Anteil an mit Lungenwürmern befallenen Rehen sank. So nahm die Befallsrate mit kleinen Lungenwürmern von 59,3 % bei den Kitzen auf 10,0 % bei den über Fünfjährigen ab und in der Altersgruppe der über Fünfjährigen konnten bei keinem der 10 untersuchten Rehe große Lungenwürmer gefunden werden.

Unsere Ergebnisse können damit die bestehende Literatur durch genaue Angaben bei einer umfangreichen Probenanzahl ergänzen und insbesondere zur Befallsintensität neue Zahlen liefern. Für den kleinen Lungenwurm, *V. capreoli*, kann ein Unterschied zwischen den Altersklassen, sowohl in der Befallsprävalenz, wie auch der Intensität als statistisch gesichert angesehen werden. Kitze hatten im Vergleich zu Subadulten eine 3,09-fach größere Chance zu erkranken, im Vergleich zu Adulten eine 3,29-fache und adulte Tiere trugen durchschnittlich 0,47-mal weniger Larven als Juvenile. Für den Rückgang der Befallszahlen mit fortschreitendem Alter, könnte eine sich im Laufe des Lebens entwickelnde Immunität der Rehe verantwortlich sein. Eine These, die auch durch unsere Beobachtungen zu den makroskopisch erkennbaren Lungenveränderungen unterstützt wird. So konnten in 18,6 % der Lungen mit *V. capreoli* typischen Veränderungen (Brutknoten) keine Larven gefunden werden, was für eine frühere Infektion und darauffolgende Eliminierung der Parasiten sprechen könnte.

Indem Jungtiere beim Reh häufiger mit *V. capreoli* befallen sind als andere Altersgruppen, scheint sich das Befallsgeschehen von dem der kleinen Hauswiederkäuer zu unterscheiden, für die SCHNIEDER et al. (2000) angeben, dass Schaflämmer meist weniger mit kleinen Lungenwürmern befallen sind als Jährlinge oder gar Mutterschafe.

Unsere Ergebnisse für den großen Lungenwurm, *D. capreolus*, weisen zwar in die gleiche Richtung wie die für den kleinen, mit Abnahme der Befallsintensität und -intensität mit fortschreitendem Alter, waren statistisch jedoch nicht signifikant. Da auch andere Autoren bei diesem Lungenparasiten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Altersklassen feststellen konnten (DOLLINGER, 1981; DIVINA et al., 2002), beziehungsweise widersprüchliche Ergebnisse berichten (ZINK, 1989; BORGSTEEDE et al., 1990), scheint der Befall mit großen

Lungenwürmern weniger altersspezifisch zu sein.

### **5.3. Unterschiedliche Habitate und damit verbundene Einflussfaktoren auf den Lungenwurmbefall**

#### **5.3.1. Die Populationsdichte und ihre Auswirkungen auf Expositionsrate und Empfänglichkeit**

Ein Einflussfaktor, der bezüglich Parasitenverbreitung in unterschiedlichen Habitaten, beziehungsweise zwischen verschiedenen Rehpopulationen, immer wieder genannt wird, ist die Populationsdichte der Tiere (BODY et al., 2011). Allgemein wird bei wildlebenden Säugetieren davon ausgegangen, dass das Ausmaß des Parasitenbefalls, sowohl was die Prävalenz, die Intensität, als auch die Anzahl verschiedener Parasitenarten pro Wirtstier angeht, mit steigender Wirtsdichte zunimmt (ARNEBERG et al., 1998; ARNEBERG, 2002; ACEVEDO et al., 2005; GORTÁZAR et al., 2006). Wie viele Individuen auf einer bestimmten Fläche leben, hat zweifellos Einfluss auf das Befalls Geschehen, wobei als zugrundeliegender Mechanismus vermutlich eher eine größere Expositionsrate bei dichter Besiedelung, als eine Veränderung in der Empfänglichkeit der Wirtstiere, zu vermehrtem Befall führt (BODY et al., 2011).

Eine größere Expositionsrate gegenüber Parasiten kann dabei entweder durch vermehrten direkten Kontakt zwischen Tieren, oder durch häufigeren indirekten Kontakt, durch eine stärkere Kontamination der Umwelt mit ansteckungsfähigen Parasitenstadien, erfolgen (ARNEBERG, 2001; SWINTON et al., 2002; SCHAUBER et al., 2007). Da beide Lungenparasiten des Rehes nicht direkt übertragen werden, sondern erst eine Entwicklung in der Umwelt, beziehungsweise in einem Zwischenwirt vollziehen müssen, und Rehe außerdem auch bei höheren Populationsdichten ihre Lebensweise als überwiegende Einzelgänger nicht ändern (LORENZINI et al., 2022), kann im Fall dieses kleinen Wiederkäuers von einer größeren Expositionsrate durch vermehrten indirekten Kontakt ausgegangen werden.

Neben der größeren Expositionsrate, kann eine höhere Populationsdichte wie

bereits erwähnt aber auch zu Veränderungen in der Empfänglichkeit der Wirtstiere führen. Durch eine größere Nahrungskonkurrenz mit anderen Rehen, sinkt die pro Kopf zur Verfügung stehende Nahrung, beziehungsweise deren Qualität, was sich wiederum in eine schlechtere körperliche Verfassung und dadurch eine schwächere Immunantwort gegen Parasiten übertragen könnte (EZENWA, 2004; HINES et al., 2007; BONENFANT et al., 2009). Bei den kleinen Hauswiederkäuern Schaf und Ziege konnte bereits gezeigt werden, dass ein enger Zusammenhang zwischen Ernährung und Parasitenabwehr besteht. Hierbei hilft eine Energie- und insbesondere Eiweißreiche Ernährung bei einer Infektion mit Parasiten des Magen-Darm-Trakts den Befall mit neuen Parasiten und die Ausscheidung vorhandener Parasiten zu reduzieren (VAN HOUTERT und SYKES, 1996; COOP und KYRIAZAKIS, 2001). Auch bei mehreren wildlebenden Wiederkäuerarten konnte ein ähnlicher Zusammenhang zwischen Diät, Ernährungszustand und Parasitenbefall gefunden werden (EZENWA, 2004).

Eine größere Empfänglichkeit der Wirtstiere gegenüber Parasiten kann neben mangelhafter Ernährung aber auch durch Stress ausgelöst werden (LAFFERTY und HOLT, 2003). In Habitaten mit hoher Tierdichte kommt es zu veränderten Sozialstrukturen und stärkerer Konkurrenz bei sozialen Interaktionen, wodurch möglicherweise der individuelle Stress einzelner Tiere zunimmt. Dies führt wiederum zu einer Schwächung der Immunantwort und damit größerer Empfänglichkeit gegenüber Parasitenbefall (LAFFERTY und HOLT, 2003; ALTIZER et al., 2006; BODY et al., 2011).

Ob nun durch eine größere Expositionsrate oder eine erhöhte Empfänglichkeit der Wirtstiere, abschließend kann festgestellt werden, dass die Populationsdichte in Habitaten einen wichtigen Einfluss auf das Infektionsgeschehen von Parasiten und sicherlich auch auf das von Lungenwürmern hat. Da die Populationsdichte meist aber nicht den einzigen Unterschied zwischen Habitaten darstellt, sondern (möglicherweise unerkannte) weitere Faktoren, wie Nahrungsangebot, Populationsaufbau oder klimatische Umweltbedingungen, einen Einfluss auf die Verbreitung von Endoparasiten haben, kann ihr ein Effekt zwar sicher nicht abgesprochen, dieser aber nur schwer quantifiziert werden. Die Beantwortung der Frage, ob und wie stark unterschiedliche Populationsdichten in verschiedenen

Habitaten beim Infektionsgeschehen von Rehen mit Lungenwürmern eine Rolle spielen, muss daher zukünftigen Studien überlassen bleiben.

### **5.3.2. Klimatische Unterschiede beeinflussen Entwicklung und Verbreitung der Lungenparasiten**

Da die Ansteckung der Rehe wie weiter oben bereits erklärt über indirekten Kontakt, also eine Kontamination der Umwelt mit Parasitenstadien erfolgt, hängt das Infektionsgeschehen in den verschiedenen Habitaten maßgeblich davon ab, wie gut die Larven der Lungenwürmer in der Umwelt überleben, beziehungsweise im Fall des kleinen Lungenwurmes darüber hinaus, wie viele geeignete Zwischenwirte zur Verfügung stehen. Unterschiede zwischen den Habitaten, bezüglich Prävalenz und Intensität des Lungenwurmbefalls, könnten sich daher auch aus klimatischen Unterschieden ergeben. In der Literatur gibt es dabei verschiedenste Angaben, welche Bedingungen für die Entwicklung und Verbreitung von Lungenwürmern der wildlebenden Wiederkäuer vorteilhaft sind.

In Reh Habitaten mit ausgedehnten feuchten Äsungsflächen, in Flussniederungen und Überschwemmungsgebieten, sollen vergleichsweise höhere Befalls Stärken mit großen Lungenwürmern auftreten (IPPEN et al., 1995) und ihre Befalls Prävalenz in einem Gebiet scheint mit dem prozentualen Anteil der Fläche, die mit Flüssen und Seen bedeckt ist, zu korrelieren (HUGONNET und CABARET, 1987). Weiterhin sind niedrige Temperaturen (PROSL und KUTZER, 2006) und eine hohe relative Luftfeuchtigkeit, abhängig von der Niederschlagsmenge, für das Überleben von Drittlarven von *Dictyocaulus* in der Umwelt von Vorteil (SCHWARZ, 2010). Diese Erkenntnisse konnten in unserer Studie jedoch nicht bestätigt werden, die Habitate mit hohem jährlichem Niederschlag und gleichzeitig niedriger Jahresmitteltemperatur, München, Ruhpolding und das Allgäu, stachen bei Befalls Prävalenz und Intensität nicht heraus.

Möglicherweise könnten die Unterschiede in der Prävalenz von *Dictyocaulus capreolus* in den von uns untersuchten Habitaten durch zwei andere Faktoren erklärt werden. Bei zunehmender Differenz zwischen maximaler und minimaler Höhe über Meeresspiegel und bei höheren Anteilen an Waldbedeckung in einem Habitat soll es ebenfalls zu einer höheren Prävalenz kommen

(HUGONNET und CABARET, 1987). Auch in unserer Untersuchung zeigten die Habitate Spessart und Allgäu, zwei Gebiete mit einer vergleichsweise hohen Differenz zwischen maximaler und minimaler Höhe über Meeresspiegel, die höchsten Prävalenzen des großen Lungenwurms, mit Werten von 22 %, beziehungsweise 15,3 %. Weiterhin wies das Gebiet mit der höchsten *D. capreolus* Prävalenz (Spessart mit 22 %) einen hohen Waldanteil von 71 % auf, während das Gebiet mit der niedrigsten Prävalenz (Niederbayern mit 1,6 %) auch den geringsten Waldanteil (26 %) aufwies.

### **5.3.3. Unterschiede in der Vegetation und damit der Nahrungsqualität**

Während Hugonnet und Cabaret (1987) keinen Einfluss der Vegetation auf das Befalls Geschehen feststellen konnten, gaben HORCAJADA-SÁNCHEZ et al. (2018) bei ihrer Untersuchung von 120 Reh Kotproben an, dass die Art von Habitat der einflussreichste Faktor für das Vorkommen und die Anzahl bronchopulmonaler Parasitenlarven sei, wobei die gefundene Anzahl an Larven in Kiefernwäldern höher war als in Eichenwäldern. Die Autoren HORCAJADA-SÁNCHEZ et al. (2018) führen diesen Umstand auf die Qualität des Habitats zurück: In Kiefernwäldern mit geringer Diversität und geringem Strauchbewuchs ist die Qualität und Verfügbarkeit von Nahrungsquellen niedriger als in Eichenwäldern, die durch höhere Busch- und Grasanteile gekennzeichnet sind. Für das Reh als Laubäser (engl. Browser) (TIXIER und DUNCAN, 1996), wäre die in Eichenwäldern vorherrschende Verfügbarkeit und Qualität der Nahrung damit vorteilhaft und könnte zu einer verbesserten Immunabwehr der Rehe führen (NAVARRO-GONZALEZ et al., 2011), was wiederum niedrigere Befalls Zahlen mit Lungenparasiten in bestimmten Gebieten erklären könnte.

Neben der allgemeinen Qualität der Nahrung könnten aber auch einzelne Inhaltsstoffe bei der Abwehr von Endoparasiten eine Rolle spielen. So deuten die Ergebnisse von BARIOD et al. (2024) darauf hin, dass juvenile Rehe mit einer hohen Parasitenlast, unter anderem mit Lungenwürmern, gezielt Nahrungsquellen mit hohem Mineralstoffgehalt (Ca, Fe, Cu, K und Mn) aufnehmen, um damit ihre Immunabwehr zu stärken. Ein Verhalten, das in ähnlicher Form bereits bei Schafen und Ziegen belegt wurde, die bei einem Befall mit Nematoden ein nährstoffreicheres Futter, beziehungsweise Pflanzen mit antiparasitären

Inhaltsstoffen, wähen (KYRIAZAKIS et al., 1994; COOPER, 1996; KYRIAZAKIS et al., 1998; HOSTE et al., 2008). Zu diesen Inhaltsstoffen zählen unter anderem kondensierte Tannine (KT), die ihre antiparasitäre Wirkung vermutlich durch Interaktion mit von Parasiten sekretierten Proteinen, durch Bindung an Proteine auf der Parasitenoberfläche (Cuticula) oder durch Verzögerung der Häutung von Larvenstadien entfalten (HOSKIN et al., 2000; BAHUAUD et al., 2006; HOSTE et al., 2006). Im Fall von Lungenwürmern könnten dadurch sowohl L3 Larven, die in den Gastrointestinal Trakt aufgenommen wurden, als auch L1 Larven, die vom Wirt ausgeschieden werden sollen, in ihrer Motilität und Infektionsfähigkeit eingeschränkt werden. Bei jungem Rotwild (*Cervus elaphus*) bedingt daher eine Fütterung mit Pflanzen die reich an kondensierten Tanninen sind, Kronen-Süßklee (*Hedysarum coronarium*; 3,5 % KT) im Vergleich zu Luzerne (*Medicago sativa*; 0,1 % KT), dass weniger Larven von *Dictyocaulus spp.* ausgeschieden werden und infizierte Tiere schneller an Gewicht zunehmen (HOSKIN et al., 2000). Wenn Rehe sich also nicht nur wie von BARIOD et al. (2024) gezeigt Nahrungsquellen mit hohem Mineralstoffgehalt, sondern wie ihre entfernten, wiederkäuenden Verwandten Schaf und Ziege auch Pflanzen mit antiparasitären Inhaltsstoffen gezielt aussucht und diese auf ihre Lungenwürmer eine ähnliche Wirkung aufweisen wie für *Dictyocaulus spp.* beim Rotwild gezeigt wurde, dann könnten bestimmte Lebensräume Vorteile bei der Vermeidung, beziehungsweise Reduktion von Lungenwurmbefall bringen. In Bayern vorkommende Pflanzen mit einem hohen Anteil an KT sind dabei in aufsteigender Reihenfolge beispielsweise Gewöhnliche Wegwarte (*Cichorium intybus*), Gewöhnlicher Hornklee (*Lotus corniculatus*), Saat-Esparsette (*Onobrychis viciifolia*) und Kronen-Süßklee (*Hedysarum coronarium*) (HOSTE et al., 2006).

Habitate in denen natürlicherweise oder durch landwirtschaftliche Nutzung mehr dieser Pflanzen vorkommen, könnten sich dann auch durch niedrigere Befalls Zahlen auszeichnen, als solche Habitate, in denen weniger oder keine Pflanzen mit antiparasitären Inhaltsstoffen wachsen. Da sämtliche genannten Pflanzen in der Landwirtschaft als Futterpflanzen oder Boden Verbesserer dienen, dürften sie vermehrt in Habitaten mit bewirtschafteten Wiesen und Feldern vorkommen.

#### **5.3.4. Fazit zum Einfluss der Habitate**

Betrachtet man abschließend die genannten Erkenntnisse aus der Literatur und unsere eigenen Ergebnisse, so scheint das Befalls Geschehen mit Lungenwürmern beim Reh in den einzelnen Habitaten weniger von günstigen Voraussetzungen für die Parasitenstadien (hoher jährlicher Niederschlag, niedrige Jahresmitteltemperatur), als eher von vorteilhaften Nahrungsbedingungen und damit einhergehend von einer verbesserten Konstitution und Immunabwehr der Wirtstiere abzuhängen. Ein niedriger Waldanteil in einem Gebiet könnte dabei ein Indikator für diese vorteilhaften Nahrungsbedingungen sein. Habitate mit niedrigem Waldanteil haben tendenziell mehr landwirtschaftlich bewirtschaftete Wiesen und Felder, die von Rehen zur Ergänzung Ihrer Ernährung mit hochwertigen Kulturpflanzen genutzt werden (TIXIER und DUNCAN, 1996; HEWISON et al., 2009), was zu einer verbesserten körperlichen Verfassung und Immunabwehr der Tiere in diesen Habitaten führen könnte (NAVARRO-GONZALEZ et al., 2011). Für den großen Lungenwurm wurde der Zusammenhang zum Waldanteil in einem Habitat bereits weiter oben beleuchtet und auch unsere statistisch signifikanten Ergebnisse für die Prävalenz des kleinen Lungenwurmes *Varestrongylus capreoli* bestätigen die Annahme, dass hohe Waldbedeckung und damit geringere Verfügbarkeit und Qualität der Nahrungsressourcen zu höheren Befallsraten führen. In unserer Studie wurde die höchste Prävalenz (55,1 %) und Intensität (Median der gefundenen Larven: 4200) im Habitat Spessart gefunden, das einen hohen Waldanteil (71 %), wenig Grünland und wenig landwirtschaftliche Nutzfläche aufweist. Die geringeren Befalls Zahlen im Allgäu (mit alpinem Grünland, geringem Waldanteil: 39 %, *V. capreoli* - Prävalenz: 34,9 %, Median gefundener Larven: 2000) und Niederbayern (Agrarlandschaft, geringer Waldanteil: 26 %, *V. capreoli* - Prävalenz: 38,1 %, Median gefundener Larven: 1100) würden ebenfalls zu dieser These passen.

### **6. Die wechselseitige Beziehung zwischen dem Körpergewicht der Rehe und ihren Lungenparasiten**

Ein reduziertes Körpergewicht wird als mögliches Symptom für Rehe beim Befall mit Lungenwürmern genannt (BOCH und SCHNEIDAWIND, 1988; IPPEN et al.,

1995; SCHNIEDER et al., 2000) und unsere Studie konnte diese allgemeine Aussage mit konkreten Zahlen belegen. In allen Altersklassen wogen befallene Rehe weniger als ihre gesunden Artgenossen, wobei mit dem kleinen Lungenwurm infizierte Rehe laut unseren Modellberechnungen im Durchschnitt 0,72 kg weniger und mit dem großen Lungenwurm infizierte Tiere 0,65 kg weniger wogen. Bezogen auf das Referenzreh des Modells (Gewicht 10,2 kg) bedeutet dies eine Gewichtsreduktion von 7,1 % bei einer Infektion mit *V. capreoli* und von 6,4 % bei einem Befall mit *D. capreolus*. Der Aussage von IPPEN et al. (1995), dass die Wirtstiere die kleinen Lungenwürmer gut zu kompensieren scheinen und auch Tiere mit starkem Befall keine Minderung des Körpergewichts zeigen, muss daher widersprochen werden.

Die Verringerung des Körpergewichts steht im Einklang mit den Ergebnissen anderer Studien an wild lebenden Pflanzenfressern und Haustieren, bei denen ein reduziertes Wachstum und eine geschwächte Kondition auf eine verringerte Nahrungsaufnahme aufgrund von Inappetenz (ARNEBERG et al., 1996; FORBES et al., 2000) und auf eine verringerte Aufnahme von Nährstoffen aufgrund der pathogenen Auswirkungen von Nematoden auf die Darmfunktion zurückgeführt werden (FOX, 1997; IRVINE et al., 2006).

Obwohl die Ergebnisse unserer Studie den Schluss nahelegen, dass ein Befall mit Lungenwürmern zur Verringerung des Körpergewichts bei befallenen Tieren beiträgt, muss erwähnt werden, dass Lungenwürmer häufig in Verbindung mit anderen (gastrointestinalen) Helminthen auftreten (SCHWARZ et al., 2011; MORRONGO et al., 2017; ŽELE VENGUŠT et al., 2021) und daher nicht mit Sicherheit bestimmt werden kann, welcher Parasit Symptome wie raues, stumpfes Fell, Anämie, Abgeschlagenheit oder fortschreitenden Gewichtsverlust verursacht (IPPEN et al., 1995; SCHNIEDER et al., 2000). Darüber hinaus könnte unsere Vermutung, dass sich der Lungenwurmbefall negativ auf das Körpergewicht auswirkt auch umgekehrt gedeutet werden, indem eine reduzierte Konstitution von Rehen diese erst für einen Parasitenbefall empfänglich macht, wie IRVINE et al. (2006) für den Befall mit Helminthen beim Rotwild (*Cervus elaphus*) vermuten. Sollten Lungenparasiten jedoch an der Reduktion des Körpergewichts der Rehe beteiligt, oder sogar ursächlich dafür sein, ergäben sich durch eine Infektion eine

Vielzahl von Auswirkungen auf die Wirtstiere. Im Folgenden sollen die möglichen Konsequenzen eines verringerten Körpergewichts auf die Lebenserwartung, die Reproduktion und die Lebensweise des Rehes beleuchtet werden.

### **6.1. Auswirkungen des Körpergewichts auf die Lebenserwartung**

Da die Körpermasse bei Wildtieren gleichbedeutend ist mit körperlicher Fitness, gespeicherten Energiereserven und damit auch der Überlebenschance bei widrigen Umweltbedingungen, ist die offensichtlichste Auswirkung eines reduzierten Körpergewichts eine potentiell verringerte Lebenserwartung.

Die Überlebens-Wahrscheinlichkeit sinkt für leichtere Individuen, ein Effekt der besonders bei älteren Tieren zum Tragen kommt (NUSSEY et al., 2011), wohingegen die zu erwartende Lebenserwartung bei schwereren Tieren ansteigt. Bei einer Untersuchung von 112 Rehen (mit Gewichten zwischen 19,75 kg und 29 kg) konnten GAILLARD et al. (2000) zeigen, dass mit steigendem Körpergewicht für die Rehe auch die Wahrscheinlichkeit anstieg ein Alter von 7 oder mehr Jahren zu erreichen. Dabei war eine Erhöhung des Körpergewichts um 10 % gleichbedeutend mit einer Erhöhung der Wahrscheinlichkeit um 29 %.

Behält man diese Zahlen im Hinterkopf und zieht man die Erkenntnisse unserer Studie hinzu, bei der eine errechnete Gewichtsreduktion bei von Lungenwürmern befallenen Rehen im Fall von *V. capreoli* um 7,1 % und bei *D. capreolus* um 6,4 % auftrat, kann im Umkehrschluss davon ausgegangen werden, dass infizierte Tiere mit reduziertem Körpergewicht tendenziell auch ein geringeres Lebensalter zu erwarten haben.

### **6.2. Auswirkungen des Körpergewichts auf die Fortpflanzung**

Neben dem Einfluss auf die Lebenserwartung der Tiere, spielt das Körpergewicht von Rehen auch eine entscheidende Rolle bei deren Fortpflanzung. Es hat Auswirkungen auf das Datum der Niederkunft, die Schwangerschaftsrate in einer Population, die Anzahl möglicher Nachkommen pro Muttertier und auf den Beginn der Geschlechtsreife bei subadulten Weibchen.

In Europa gebären Rehmütter ihren Nachwuchs zwischen Ende April und Mitte Juni (LORENZINI et al., 2022), für Süddeutschland wird als Hauptsetzperiode der

Zeitraum zwischen dem 8. Mai und dem 3. Juni angegeben (BAUCH, 2014) und in Bayern errechneten STEHR et al. (2025) den 15. Mai als den Tag, bis zu dem im Mittel 50 % der Kitze gesetzt wurden. Die Geburten erfolgen dabei hochgradig synchronisiert, innerhalb von 3 - 4 Wochen finden 80 % der Geburten statt (JARNEMO et al., 2004; BAUCH, 2014; LORENZINI et al., 2022; STEHR et al., 2025). Dabei bekommen Mütter mit hohem Körpergewicht und langer Lebensdauer ihren Nachwuchs früher, als solche mit geringerem Gewicht und kürzerer Lebensdauer: Weibchen die ein Alter von 14 Jahren mit einem Gewicht von 28 kg erreicht hatten, gebären ihren Nachwuchs im Durchschnitt 12 Tage früher als solche mit 4,5 Jahren und 21 kg Körpergewicht (PLARD et al., 2014). Der frühere Setztermin der schwereren Mütter ist dabei aus zwei Gründen als Vorteil zu sehen. Einerseits fällt die sehr energieaufwändige Laktation, deren Energiebedarf vermutlich größer ist als der der Trächtigkeit selbst (CLUTTON-BROCK et al., 1989), damit eher in eine Zeit mit erhöhter Verfügbarkeit und/oder Qualität des Futters (RUTBERG, 1987; KÖNIG et al., 2020). Andererseits haben früher geborene Jungtiere eine längere Wachstumsperiode bis zum Beginn des Winters vor sich, was zu einer größeren Gewichtszunahme und damit zu einer höheren Überlebenschance führt (FEDER et al., 2008).

Das Körpergewicht der Muttertiere spielt nicht nur für den Setztermin und damit die Überlebenschance ihres Nachwuchses eine Rolle, auch auf Schwangerschaftsrate und Zahl möglicher Nachkommen nimmt es Einfluss. LOMBARDINI et al. (2017) stellten bei 342 untersuchten Geißen eine positive und signifikante Korrelation zwischen Körpermasse und Schwangerschaftsrate fest und Andersen und Linnel (2000) berichten, dass die Zahl geborener Kitze bei schwereren Müttern größer war. In ihrer Studie hatten Geißen mit einer überdurchschnittlichen Körpermasse eine 40 % höhere Produktivität als solche mit einer unterdurchschnittlichen Körpermasse. Zehn schwere ( $30,5 \pm 1,7$  kg), adulte Weibchen hatten im Durchschnitt  $2,7 \pm 0,5$  Kitze, während diese Zahl für sieben leichte Weibchen ( $27,3 \pm 1,3$  kg) nur bei  $1,6 \pm 0,5$  Kitzen lag (ANDERSEN und LINNELL, 2000). HEWISON und GAILLARD (2001), FOCARDI et al. (2002) und Flajšman, Borowik et al. (2018) bestätigen die positive Korrelation zwischen Körpergewicht und Anzahl der Kitze. Flajšman, Jerina et al. (2017) ergänzen, dass

bei einjährigen und adulten Weibchen die Anzahl von Gelbkörpern mit steigendem Körpergewicht zunimmt und weibliche Subadulte zuerst einen kritischen Schwellenwert im Körpergewicht (18,0 kg, ohne Eingeweide) überschreiten müssen, um die Geschlechtsreife zu erlangen. Auch die Ergebnisse von GAILLARD et al. (1992) sprechen dafür, dass das Körpergewicht subadulter Rehe (im Alter von 20 Monaten) einen signifikanten Effekt auf die Reproduktionsrate hat und eine Art Gewichts-Schwellenwert zu existieren scheint. Während das mittlere Körpergewicht von (41) trächtigen jungen Weibchen bei 18,1 kg lag, wog die Gruppe der (7) nicht trächtigen Subadulten durchschnittlich nur 16,0 kg. Lag ihr Gewicht über 20 kg, nahmen alle Schmalrehe an der Reproduktion teil (GAILLARD et al., 1992).

Zieht man all diese Aspekte in Betracht, so hätte ein reduziertes Körpergewicht, ausgelöst durch den Befall mit Lungenwürmern, merkbare negative Auswirkungen auf die Reproduktion des Rehes. Schlechtere Überlebenschancen für Jungtiere, eine geringere Schwangerschaftsrate, weniger Nachkommen und eine spätere Geschlechtsreife weiblicher Tiere wären die Folge.

## V. ZUSAMMENFASSUNG

### **Die Lungenparasiten des Rehes (*Capreolus capreolus*) – Befallsprävalenzen, begünstigende Faktoren und Auswirkungen auf die Wirtstiere in bayerischen Habitaten**

Neben Parasitosen des Magen-Darm-Trakts stellt bei Rehen (*Capreolus capreolus*) der Befall mit Lungenparasiten eine der bedeutendsten Erkrankungen dar. Zwei Arten von Lungenwürmern sind dabei in Deutschland beschrieben, der kleine Lungenwurm, *Varestrongylus capreoli*, der vornehmlich in den feineren Bronchien parasitiert und der große Lungenwurm, *Dictyocaulus capreolus*, dessen Adulte die Trachea und größeren Bronchien bewohnen.

Ziel dieser Arbeit war es, für Europa beschriebene Befallskennzahlen der beiden Lungenwürmer zu verifizieren und mithilfe einer möglichst großen Anzahl an untersuchten Individuen weitere Erkenntnisse über das Befallsgeschehen zu gewinnen. Dafür wurden Umweltfaktoren wie Jahreszeit der Erlegung und bewohntes Habitat, sowie Eigenschaften der Rehe wie Geschlecht, Alter und Körpergewicht in die Betrachtung miteinbezogen und bezüglich Prävalenz und Intensität des Parasitenbefalls verglichen.

Zur Untersuchung kamen 762 Lungen von im Rahmen der Jagdausübung erlegten Rehen aus acht unterschiedlichen Lebensräumen im Südosten Deutschlands. Diese unterschieden sich hinsichtlich landwirtschaftlicher Nutzung, Waldanteil, Höhe über dem Meeresspiegel, mittlerem Jahresniederschlag, Jahresmitteltemperatur und Länge der Vegetationsperiode. Das Geschlechterverhältnis war mit ♂ 1 : ♀ 1.01 ausgeglichen und im Hinblick auf Altersklassen teilten sich die untersuchten Individuen in 299 Juvenile, 197 Subadulte und 251 Adulte auf. Der Nachweis von *D. capreolus* erfolgte mittels helminthologischer Sektion, für *V. capreoli* wurde eine neue Nachweismethode entwickelt.

Die ermittelten Befallsprävalenzen decken sich mit für Deutschland und andere europäische Länder berichteten Daten und lagen beim kleinen Lungenwurm bei

42,5 %, der große Lungenwurm trat bei 14,0 % der Rehe auf. Männliche Tiere waren häufiger von beiden Lungenwürmern befallen als weibliche, und der in der Literatur für andere Parasiten beschriebene SBP konnte damit für die Lungenwürmer des Rehes bestätigt werden. Die Altersklasse erwies sich als weiterer begünstigender Faktor, wobei juvenile Rehe im Vergleich zu Subadulten und Adulten einen häufigeren und stärkeren Lungenwurmbefall aufwiesen. Von *V. capreoli* etwa waren 67,9 % der Kitze betroffen, womit ihre Chance für diesen Befall um das mehr als 3-fache erhöht war.

Auch Jahreszeit und Lebensraum hatten signifikanten Einfluss auf das Befallsgeschehen der beiden Lungenwürmer, die Tendenzen zwischen *V. capreoli* und *D. capreolus* unterschieden sich hierbei jedoch und verschiedene zugrundeliegende Faktoren kommen als Erklärung in Frage.

Mögliche Auswirkungen auf die Wirtstiere zeigten sich durch makroskopisch erkennbare Lungenveränderungen, sowie ein reduziertes Körpergewicht befallener Rehe. Im Durchschnitt wogen mit *V. capreoli* befallene Rehe 0,72 kg weniger als ihre gesunden Artgenossen, im Fall von *D. capreolus* 0,65 kg weniger, was auf das Referenzreh unseres Modells bezogen einer Gewichtsreduktion von 7,1 % bzw. 6,4 % entspricht. Die mit dem Lungenwurmbefall in Zusammenhang stehende Verringerung des Körpergewichts könnte weitreichende Konsequenzen für infizierte Rehe haben. Eine spätere Geschlechtsreife, verringerte Nachkommenzahl, bis zu einer verkürzten Lebenserwartung wären denkbar.

## VI. SUMMARY

### **The lung parasites of roe deer (*Capreolus capreolus*) - infestation prevalence, promotive factors and effects on the host animals in Bavarian habitats**

In addition to parasitic infections of the gastrointestinal tract, infestation with lung parasites is one of the most important diseases in roe deer (*Capreolus capreolus*). Two species of lungworms have been described in Germany: the small lungworm, *Varestrongylus capreoli*, which parasitises primarily in the finer bronchi, and the large lungworm, *Dictyocaulus capreolus*, whose adult forms inhabit the trachea and larger bronchi.

The aim of this study was to verify the rates of infestation for the two lungworms described for Europe and to gain further insights into the infestation patterns with the help of a large number of examined individuals. To this end, environmental conditions such as season of the bagging and habitat, as well as characteristics of the roe deer such as sex, age and body weight were included in the analysis and compared in regards to prevalence and intensity of parasite infection.

The study analysed 762 lungs of roe deer bagged in the course of hunting from 8 different habitats in south-eastern Germany. These differed in terms of agricultural utilisation, percentage of forest, altitude above sea level, average annual precipitation, annual mean temperature and length of the vegetation period. The sex ratio was balanced at ♂ 1 : ♀ 1.01 and in terms of age classes, the examined individuals comprised 299 juveniles, 197 subadults and 251 adults. *D. capreolus* was detected by helminthological dissection, while a new detection method was developed for *V. capreoli*.

The determined infestation prevalences are consistent with those reported for Germany and other European countries, with 42.5 % for the small lungworm and 14.0 % for the large lungworm. Males were more frequently infected with both lungworms than females, and the SBP described in the literature for other

parasites was thus confirmed for roe deer lungworms. The age group proved to be an additional promoting factor, with juvenile roe deer showing a more frequent and more severe lungworm infection compared to subadults and adults. For example, 67.9 % of fawns were affected by *V. capreoli*, demonstrating a more than 3-fold increased risk of infection.

Season and habitat also had a significant influence on the infection occurrence of the two lungworms, but the tendencies between *V. capreoli* and *D. capreolus* differed and various underlying causes could provide an explanation.

In addition to macroscopically recognisable lung alterations, possible effects on the host animals were seen in the reduced body weight of infested roe deer. On average, roe deer infected with *V. capreoli* weighed 0.72 kg less than their healthy counterparts, and 0.65 kg less in the case of *D. capreolus*. In relation to the reference roe deer of our model, this translates to a weight reduction of 7.1 % and 6.4 %, respectively. The reduction in body weight associated with lungworm infestation could have far-reaching consequences for infected roe deer. Delayed sexual maturity, a reduced number of offspring and a shortened life expectancy might be possible.

**VII. TABELLENVERZEICHNIS**

*Table 1: Sample distribution and site-specific parameters of the study areas. .... 20*

*Table 2: Overview of the statistical models used, their variables and the generated output. .... 32*

**VIII. ABBILDUNGSVERZEICHNIS**

<i>Figure 1. Geographical localisation of the seven study areas. 1 = Spessart, 2 = Haßberge, 3 = Oberpfalz, 4 = Niederbayern, 5 = München, 6 = Allgäu, 7 = Ruhpolding. ....</i>	<i>19</i>
<i>Figure 2. Sample distribution by age group and sex (n = 747 roe deer examined). ....</i>	<i>21</i>
<i>Figure 3. Roe deer lung with opened bronchial tree and massive Dictyocaulus capreolus infestation (white arrows). ....</i>	<i>22</i>
<i>Figure 4. Roe deer lung with incised breeding knots of the small lungworm reaching deep into the tissue (white arrows). On the left an alteration defined as 'large' (&gt; 2 cm).....</i>	<i>23</i>
<i>Figure 5. Schematic illustration of a roe deer lung with localisations of tissue sampling (X) for the detection of Vastrestrongylus capreoli. ....</i>	<i>24</i>
<i>Figure 6. Prevalence of pulmonary parasites (Dictyocaulus capreolus and Vastrestrongylus capreoli, and co-infection with both parasites) by sex (n = 737 roe deer examined).....</i>	<i>27</i>
<i>Figure 7. Prevalence of pulmonary parasites (Dictyocaulus capreolus and Vastrestrongylus capreoli, and co-infection with both parasites) by age group (n = 729 roe deer examined). ....</i>	<i>28</i>
<i>Figure 8. Body masses (eviscerated) of roe deer by age class and parasite infestation (n = 704 roe deer examined) .....</i>	<i>31</i>

**IX. LITERATURVERZEICHNIS**

Acevedo P, Vicente J, Alzaga V, Gortazar C. Relationship between bronchopulmonary nematode larvae and relative abundances of Spanish ibex (*Capra pyrenaica hispanica*) from Castilla-La Mancha, Spain. *J Helminthol* 2005; 79: 113-118.

Aguirre AA, Bröjer C, Mörner T. Descriptive epidemiology of roe deer mortality in Sweden. *Journal of Wildlife Diseases* 1999; 35: 753-762.

Alexander J, Stimson W. Sex hormones and the course of parasitic infection. *Parasitology Today* 1988; 4: 189-193.

Altizer S, Dobson A, Hosseini P, Hudson P, Pascual M, Rohani P. Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters* 2006; 9: 467-484.

Andersen J. Analysis of a Danish roe-deer population. *Danish review of game biology* 1953; 2: 127-155.

Andersen R, Duncan P, Linnell JD (1998) *The European roe deer: the biology of success*. Scandinavian university press Oslo

Andersen R, Linnell DCJ. Irruptive Potential in Roe Deer: Density-Dependent Effects on Body Mass and Fertility. *The Journal of Wildlife Management* 2000; 64: 698-706.

Anderson RC (2000) *Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission*, 2 Auflage Cabi Publishing. 650

Andrews JR, Hörning B, Wandeler A. Endoparasites of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Switzerland with special reference to hosts from the Emmental region of Canton Berne. *Revue suisse de zoologie* 1974; 81: 13-24.

Arneberg P, Folstad I, Karter AJ. Gastrointestinal nematodes depress food intake in naturally infected reindeer. *Parasitology* 1996; 112 ( Pt 2): 213-219.

Arneberg P, Skorping A, Read AF. Parasite abundance, body size, life histories, and the energetic equivalence rule. *The American Naturalist* 1998; 151: 497-513.

Arneberg P. An ecological law and its macroecological consequences as revealed by studies of relationships between host densities and parasite prevalence. *Ecography* 2001; 24: 352-358.

Arneberg P. Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography* 2002; 25: 88-94.

Baermann G. Eine einfache Methode zur Auffindung von Ankylostomum (Nematoden) Larven in Erdproben. *Geneeskd Tijdschr Ned Indie* 1917; 57: 131-137.

Bahuaud D, Martinez-Ortiz de Montellano C, Chauveau S, Prevot F, Torres-Acosta F, Fouraste I, Hoste H. Effects of four tanniferous plant extracts on the in vitro exsheathment of third-stage larvae of parasitic nematodes. *Parasitology* 2006; 132: 545-554.

Balicka-Ramisz A, Cisek A, Ramisz A, Pilarczyk B. Investigation of the lung, stomach and intestine helminth infections of roe deer in North-West Poland. *Tierärztliche Umschau* 2003; 58: 489-491.

Bariod L, Saïd S, Calenge C, Scheifler R, Fritsch C, Peroz C, Benabed S, Bidault H, Chabot S, Débias F, Duhayer J, Pardonnet S, Poirel M-T, Revelli P, Vuarin P, Bourgoïn G. Essential mineral elements in roe deer: Associations with parasites and immune phenotypes in two contrasting populations. *Ecology and Evolution* 2024;

Bauch T. Über 40 Jahre Rehwildmarkierung in Baden-Württemberg. WFS-Mitteilungen 2014; 2: 1-8.

Bauer C (1990) Praktikum der veterinärmedizinischen Parasitologie. Ferber'sche Universitätsbuchhandlung

Beaumelle C, Redman EM, de Rijke J, Wit J, Benabed S, Debias F, Duhayer J, Pardonnet S, Poirel MT, Capron G, Chabot S, Rey B, Yannic G, Gilleard JS, Bourgoïn G. Metabarcoding in two isolated populations of wild roe deer (*Capreolus capreolus*) reveals variation in gastrointestinal nematode community composition between regions and among age classes. Parasit Vectors 2021; 14: 594.

Boch J, Schneidawind H (1988) Krankheiten des jagdbaren Wildes: mit 19 Tabellen. Paul Parey, Hamburg u. Berlin

Body G, Ferté H, Gaillard J-M, Delorme D, Klein F, Gilot-Fromont E. Population density and phenotypic attributes influence the level of nematode parasitism in roe deer. Oecologia 2011; 167: 635-646.

Bolukbas CS, Gurler AT, Beyhan YE, Acici M, Umur S. Helminths of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Middle Black Sea Region of Turkey. Parasitology International 2012; 61: 729-730.

Bonenfant C, Gaillard J-M, Coulson T, Festa-Bianchet M, Loison A, Garel M, Loe LE, Blanchard P, Pettorelli N, Owen-Smith N, Duncan P. Empirical Evidence of Density-Dependence in Populations of Large Herbivores. Advances in ecological research 2009; 41: 313 - 357.

Borg K. On mortality and reproduction of roe deer in Sweden during the period 1948-1969. Swedish Wildlife 1970; 7: 121-149.

Borgsteede FHM, Jansen J, van Nispen tot Pannerden HPM, van der Burg WPJ, Noorman N, Poutsma J, Kotter JF. Untersuchungen über die Helminthen-Fauna beim Reh (*Capreolus capreolus* L.) in den Niederlanden. Zeitschrift für Jagdwissenschaft 1990; 36: 104-109.

Buchacher-Tonitz S. Zur Parasitenfauna von Kitzen und Jungrehen (*Capreolus c. capreolus*). Diss. med. vet. 1987. Veterinärmedizinische Universität Wien.

Bunke V. *Dictyocaulus viviparus* (Bloch, 1782) beim Rind: Entwicklung, Überleben und Übertragung freilebender Stadien. Diss. med. vet. 1983. Tierärztliche Hochschule Hannover.

Büttner K. Untersuchungen zur Parasitierung des Rehwildes bei steigendem Jagddruck. Zeitschrift für Jagdwissenschaft 1978; 24: 139-155.

Candela MG, Serrano E, Sevilla J, León L, Caro MR, Verheyden H. Pathogens of zoonotic and biological importance in roe deer (*Capreolus capreolus*): Seroprevalence in an agro-system population in France. Research in Veterinary Science 2014; 96: 254-259.

Cheynel L, Lemaître JF, Gaillard JM, Rey B, Bourgoïn G, Ferté H, Jégo M, Débias F, Pellerin M, Jacob L, Gilot-Fromont E. Immunosenescence patterns differ between populations but not between sexes in a long-lived mammal. Scientific Reports 2017; 7: 1 - 11.

Christoph B. Der Endoparasitenbefall ausgewählter Organsysteme des Rehes aus vier verschiedenen Gebieten Deutschlands (Raum Bitterfeld, Harz, Nordfriesland, Mecklenburg). Diss. med. vet. 1999. PhD thesis, Freie Universität Berlin, Germany.

Cisek A, Balicka-Ramisz A, Ramisz A, Pilarczyk B. Course and treatment of lungworm infection game animals (red deer, roe deer, and fallow deer) in North-west Poland. Electr J Polish Agricul Univ 2003; 6

Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 1989; 337: 260-262.

Coop RL, Kyriazakis I. Influence of host nutrition on the development and consequences of nematode parasitism in ruminants. *Trends Parasitol* 2001; 17: 325-330.

Cooper J. The behavioural control of helminth infection by sheep. Ph.D Thesis 1996. University of Aberdeen (United Kingdom).

Dahl S-A, Seifert J, Camarinha-Silva A, Cheng Y-C, Hernández-Arriaga A, Hudler M, Windisch W, König A. Microbiota and nutrient portraits of European roe deer (*Capreolus capreolus*) rumen contents in characteristic southern German habitats. *Microbial Ecology* 2023; 86: 3082-3096.

Danilkin A, Hewison AM (1996) Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. Chapman & Hall, London

Degenfeld-Schonburg M. Untersuchungen zum Lungen-und Labmagen-Darmnematodenbefall beim Rehwild (*Capreolus capreolus* Linné 1758) in Niederösterreich. Diss. med. vet. 1998. Veterinärmedizinische Universität Wien.

Demiaszkiewicz AW. Skład gatunkowy oraz ekstensywność inwazji jeleniowatych w wybranych łowiskach przez nicienie z rodziny Protostrongylidae. *Wiadomości parazytologiczne* 1987; 33

Dingeldein W. Beitrag zur Ermittlung des Gesundheitsstatus einer Rehwildpopulation eines Versuchsreviers im Zeitraum 1976-1981. *Tierärztl. Umschau* 1982; 37: 212-220.

Divina BP, Wilhelmsson E, Mörner T, Mattsson JG, Höglund J. Molecular identification and prevalence of *Dictyocaulus* spp. (Trichostrongyloidea: Dictyocaulidae) in Swedish semi-domestic and free-living cervids. *Journal of Wildlife Diseases* 2002; 38: 769-775.

Dollinger P. Parasitenbefall, Sterblichkeit und Todesursachen bei Rehen. *Verhandlungsbericht über die Erkrankungen der Zootiere* 1981; 23: 161-173.

Doncaster C. Observations on relationships between infective juveniles of bovine lungworm, *Dictyocaulus viviparus* (Nematoda: Strongylida) and the fungi, *Pilobolus kleinii* and *P. crystallinus* (Zygomycotina: Zygomycetes). *Parasitology* 1981; 82: 421-248.

Drózd J, Demiaszkiewicz A, Lachowicz J. The helminth fauna of roe deer *Capreolus capreolus* (L.) in a hunting area inhabited by red deer, elk and European bison (Borecka Forest, Poland) over the yearly cycle. *Acta Parasitologica* 1992; 37: 83-88.

Duncan J, Armour J, Bairden K, Urquhart G, Jørgensen R. Studies on the epidemiology of bovine parasitic bronchitis. *The Veterinary record* 1979; 104: 274-278.

Dyk V, Chroust K. Helminths and coccidia of roe-deer in two neighbouring ecologically different regions [in Czechoslovakia]. *Acta Veterinaria. Brno (Czechoslovakia)* 1974; 43: 65-77.

Ezenwa VO. Interactions among host diet, nutritional status and gastrointestinal parasite infection in wild bovids. *International Journal for Parasitology* 2004; 34: 535-542.

Feder C, Martin JG, Festa-Bianchet M, Bérubé C, Jorgenson J. Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* 2008; 156: 773-781.

Flajšman K, Jerina K, Pokorny B. Age-related effects of body mass on fertility and litter size in roe deer. *European Journal of Wildlife Research* 2017; 63: 1 - 8.

Flajšman K, Borowik T, Pokorny B, Jędrzejewska B. Effects of population density and female body mass on litter size in European roe deer at a continental scale. *Mammal Research* 2018; 63: 91-98.

Focardi S, Pelliccioni E, Petrucco R, Toso S. Spatial patterns and density dependence in the dynamics of a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in central Italy. *Oecologia* 2002; 130: 411-419.

Folstad I, Nilssen AC, Halvorsen O, Andersen J. Why Do Male Reindeer (*Rangifer T. Tarandus*) Have Higher Abundance of Second and Third Instar Larvae of *Hypoderma Tarandi* Than Females? *Oikos* 1989; 55: 87-92.

Folstad I, Karter AJ. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 1992; 139: 603-622.

Forbes A. Lungworm in cattle: Epidemiology, pathology and immunobiology. *Livestock* 2018; 23: 59-66.

Forbes AB, Huckle CA, Gibb MJ, Rook AJ, Nuthall R. Evaluation of the effects of nematode parasitism on grazing behaviour, herbage intake and growth in young grazing cattle. *Veterinary Parasitology* 2000; 90: 111-118.

Fox MT. Pathophysiology of infection with gastrointestinal nematodes in domestic ruminants: recent developments. *Veterinary Parasitology* 1997; 72: 285-308.

Fruziński B, Łabudzki L. Sex and age structure of a forest roe deer population under hunting pressure. *Acta Theriologica* 1982; 27: 377-384.

Gaillard J-M, Sempéré AJ, Boutin J-M, Laere GV, Boisaubert B. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Canadian Journal of Zoology* 1992; 70: 1541-1545.

Gaillard J-M, Festa-Bianchet M, Delorme D, Jorgenson J. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 2000; 267: 471-477.

Gortázar C, Acevedo P, Ruiz-Fons F, Vicente J. Disease risk and overabundance of game species. *European Journal of Wildlife Research* 2006; 52: 81-87.

Grewal P, Grewal S, Tan L, Adams B. Parasitism of molluscs by nematodes: types of associations and evolutionary trends. *Journal of nematology* 2003; 35: 146.

Grossman CJ. Interactions between the gonadal steroids and the immune system. *Science* 1985; 227: 257-261.

Harrison A, Scantlebury M, Montgomery W. Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* 2010; 119: 1099-1104.

Hartwich G. Stamm Nematelminthes (syn. Aschelminthes), Schlauchwürmer. In: Gruner H-E (Hrsg.) *Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I. Wirbellose Tiere, 2. Teil, 5. Auflage*, Jena: G. Fischer 1993

Hespeler B (1999) *Rehwild heute: Lebensraum, Jagd und Hege*, 6. Auflage BLV Verlagsgesellschaft, München, Wien, Zürich

Hewison A, Gaillard J. Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *Journal of animal ecology* 2001; 70: 600-608.

Hewison AJM, Morellet N, Verheyden H, Daufresne T, Angibault J-M, Cargnelutti B, Merlet J, Picot D, Rames J-L, Joachim J, Lourtet B, Serrano E, Bideau E, Cebe N. Landscape fragmentation influences winter body mass of roe deer. *Ecography* 2009; 32: 1062-1070.

Hiepe T, Lucius R, Gottstein B (2006) *Allgemeine Parasitologie: mit den Grundzügen der Immunbiologie, Diagnostik und Bekämpfung*, 1. Auflage, Parey, Stuttgart

Hines AM, Ezenwa VO, Cross P, Rogerson JD. Effects of supplemental feeding on gastrointestinal parasite infection in elk (*Cervus elaphus*): preliminary observations. *Vet Parasitol* 2007; 148: 350-355.

Höglund J, Morrison DA, Divina BP, Wilhelmsson E, Mattsson JG. Phylogeny of *Dictyocaulus* (lungworms) from eight species of ruminants based on analyses of ribosomal RNA data. *Parasitology* 2003; 127: 179-187.

Hora FS, Genchi C, Ferrari N, Morariu S, Mederle N, Dărăbuș G. Frequency of gastrointestinal and pulmonary helminth infections in wild deer from western Romania. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports* 2016; 8: 75-77.

Horcajada-Sánchez F, Navarro-Castilla Á, Boadella M, Barja I. Influence of livestock, habitat type, and density of roe deer (*Capreolus capreolus*) on parasitic larvae abundance and infection seroprevalence in wild populations of roe deer from central Iberian Peninsula. *Mammal Research* 2018; 63: 213-222.

Hoskin SO, Wilson PR, Barry TN, Charleston WAG, Waghorn GC. Effect of forage legumes containing condensed tannins on lungworm (*Dictyocaulus* sp.) and gastrointestinal parasitism in young red deer (*Cervus elaphus*). *Research in Veterinary Science* 2000; 68: 223-230.

Hoste H, Jackson F, Athanasiadou S, Thamsborg SM, Hoskin SO. The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants. *Trends in Parasitology* 2006; 22: 253-261.

Hoste H, Torres-Acosta JFJ, Aguilar-Caballero AJ. Nutrition–parasite interactions in goats: is immunoregulation involved in the control of gastrointestinal nematodes? *Parasite Immunology* 2008; 30: 79-88.

Hugonnet L, Gevrey J, Euzéby J. Présence, en France, chez le chevreuil *Capreolus capreolus* (L.) de *Dictyocaulus eckerti* Skrjabin 1931. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* 1980; 53: 99-105.

Hugonnet L, Cabaret J. Infection of roe deer in France by the lung nematode, *Dictyocaulus eckerti* Skrjabin, 1931 (Trichostrongyloidea): Influence of environmental factors and host density *Journal of Wildlife Diseases* 1987; 23: 109-112.

Ippen R, Hilgenfeld M. Ergebnisse der reihenmäßigen Untersuchung des erlegten Rehwildes aus dem Wildforschungsgebiet Hakel bei Gatersleben. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 1961; 1: 49-52.

Ippen R, Schroeder H-D, Nickel S (1995) *Krankheiten des jagdbaren Wildes*, 3. Auflage, VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin

Irvine RJ, Corbishley H, Pilkington JG, Albon SD. Low-level parasitic worm burdens may reduce body condition in free-ranging red deer (*Cervus elaphus*). *Parasitology* 2006; 133: 465-475.

Isaac JL. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review* 2005; 35: 101-115.

Jarnemo A, Liberg O, Lockowandt S, Olsson A, Wahlström K. Predation by red fox on European roe deer fawns in relation to age, sex, and birth date. *Canadian Journal of Zoology* 2004; 82: 416-422.

Jarrett WE, McIntyre W, Urquhart G, Bell E. Some factors in the epidemiology of parasitic bronchitis in cattle. *Veterinary Record* 1955; 67: 820 - 824.

Jégo M, Ferté H, Gaillard JM, Klein F, Crespin L, Gilot-Fromont E, Bourgoïn G. A comparison of the physiological status in parasitized roe deer (*Capreolus capreolus*) from two different populations. *Veterinary Parasitology* 2014; 205: 717-720.

Jørgensen R, Rønne H, Helsted C, Iskander A. Spread of infective *Dictyocaulus viviparus* larvae in pasture and to grazing cattle: experimental evidence of the role of *Pilobolus* fungi. *Veterinary Parasitology* 1982; 10: 331-339.

Kamis AB, Ahmad RA, Badrul-Munir MZ. Worm burden and leukocyte response in *Angiostrongylus malaysiensis*-infected rats: the influence of testosterone. *Parasitology Research* 1992; 78: 388-391.

Kiyota M. Regulatory role of testosterone on the natural defence mechanism against infection with *Strongyloides ratti* in C57BL/6 mice. *Jpn J Parasitol* 1984; 33: 49-54.

Klein SL. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. *Parasite Immunology* 2004; 26: 247-264.

König A, Hudler M, Dahl S-A, Bolduan C, Brugger D, Windisch W. Response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to seasonal and local changes in dietary energy content and quality. *Animal Production Science* 2020; 60: 1315-1325.

König A, Ehrmantraut C. Occurrence, ecology and management of *Fascioloides magna* in Bavaria, southern Germany. *Wildlife Biology* 2024: e01277.

Konjević D, Bujanić M, Beck A, Beck R, Martinković F, Janicki Z. First record of chronic *Fascioloides magna* infection in roe deer (*Capreolus capreolus*). *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2021; 15: 173-176.

Krasnov BR, Bordes F, Khokhlova IS, Morand S. Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences. *Mammalia* 2012; 76: 1-13.

Kutzer E, Knaus E. Untersuchungen über die Endoparasitenfauna eines Rehbestandes in der freien Wildbahn. Zeitschrift für Jagdwissenschaft 1969; 15: 62-72.

Kuzmina T, Kharchenko V, Malega A. Helminth fauna of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Ukraine: biodiversity and parasite community. Вестник зоологии 2010;

Kyriazakis I, Oldham JD, Coop RL, Jackson F. The effect of subclinical intestinal nematode infection on the diet selection of growing sheep. British Journal of Nutrition 1994; 72: 665-677.

Kyriazakis I, Tolkamp BJ, Hutchings MR. Towards a functional explanation for the occurrence of anorexia during parasitic infections. Animal Behaviour 1998; 56: 265-274.

Lafferty KD, Holt RD. How should environmental stress affect the population dynamics of disease? Ecology Letters 2003; 6: 654-664.

Linnaeus C. Systema naturae. Regnum animale. 1758;

Lombardini M, Varuzza P, Meriggi A. Influence of weather and phenotypic characteristics on pregnancy rates of female roe deer in central Italy. Population ecology 2017; 59: 131-137.

Lorenzini R, Hewison M, Gaillard J-M, Garofalo L, Rossi L, Morellet N, Verheyden H, Lovari S, Lister AM, Mattioli S. European Roe Deer *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758). In: Terrestrial Cetartiodactyla. Corlatti L, Zachos FE, eds. Cham: Springer International Publishing 2022: 165-195.

Lucius R, Loos-Frank B, Lane RP (2018) Biologie von Parasiten, 3. Auflage, Springer Spektrum, Berlin

Malcicka M. Life history and biology of *Fascioloides magna* (Trematoda) and its native and exotic hosts. *Ecology and Evolution* 2015; 5: 1381-1397.

Maublanc M-L, Bideau E, Willemet R, Bardonnnet C, Gonzalez G, Desneux L, Cèbe N, Gerard J-F. Ranging behaviour of roe deer in an experimental high-density population: Are females territorial? *Comptes Rendus. Biologies* 2012; 335: 735-743.

Mehlhorn H (2012) *Die Parasiten der Tiere: Erkrankungen erkennen, bekämpfen und vorbeugen*, 7. Auflage, Springer Spektrum, Berlin

Melis C, Hoem SA, Linnell JD, Andersen R. Age-specific reproductive behaviours in male roe deer *Capreolus capreolus*. *Acta Theriologica* 2005; 50: 445-452.

Michel J, Rose J. Some observations on the free living stages of the cattle lungworm in relation to their natural environment. *Journal of Comparative Pathology and Therapeutics* 1954; 64: 195-205.

Misiewicz J. Extensiveness of invasion in deer of lung nematodes in third areas of Poland. *Sylwan* 1994; 138: 21-26.

Moore SL, Wilson K. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* 2002; 297: 2015-2018.

Morrondo MP, Pérez-Creo A, Prieto A, Cabanelas E, Díaz-Cao JM, Arias MS, Díaz Fernández P, Pajares G, Remesar S, López-Sández CM, Fernández G, Díez-Baños P, Panadero R. Prevalence and distribution of infectious and parasitic agents in roe deer from Spain and their possible role as reservoirs. *Italian Journal of Animal Science* 2017; 16: 266-274.

Navarro-Gonzalez N, Verheyden H, Hoste H, Cargnelutti B, Lourtet B, Merlet J, Daufresne T, Lavín S, Hewison AJM, Morand S, Serrano E. Diet quality and immunocompetence influence parasite load of roe deer in a fragmented landscape. *European Journal of Wildlife Research* 2011; 57: 639-645.

Nussey DH, Coulson T, Delorme D, Clutton-Brock TH, Pemberton JM, Festa-Bianchet M, Gaillard J-M. Patterns of body mass senescence and selective disappearance differ among three species of free-living ungulates. *Ecology* 2011; 92: 1936-1947.

Panadero R, Carrillo EB, López C, Díez-Baños N, Díez-Baños P, Morrondo MP. Bronchopulmonary helminths of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the northwest of Spain. *Veterinary Parasitology* 2001; 99: 221-229.

Pato FJ, Vázquez L, Díez-Baños N, López C, Sánchez-Andrade R, Fernández G, Díez-Baños P, Panadero R, Díaz P, Morrondo P. Gastrointestinal nematode infections in roe deer (*Capreolus capreolus*) from the NW of the Iberian Peninsula: Assessment of some risk factors. *Veterinary Parasitology* 2013; 196: 136-142.

Pielowski Z, Bresiński W. Population characteristics of roe deer inhabiting a small forest. *Acta Theriologica* 1982; 27: 409-425.

Plard F, Gaillard J-M, Coulson T, Hewison A, Delorme D, Warnant C, Nilsen E, Bonenfant C. Long-lived and heavier females give birth earlier in roe deer. *Ecography* 2014; 37: 241 - 249.

Plötz C, Rehbein S, Bamler H, Reindl H, Pfister<sup>1</sup> K, Scheuerle<sup>1</sup> MC. *Fascioloides magna*–epizootiology in a deer farm in Germany. *Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift* 2015; 128: 111-182.

Poulin R. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being a male? *The American Naturalist* 1996; 147: 287-295.

Powers K, Wood I, Eckert J, Gibson T, Smith H. World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology (WAAVP) guidelines for evaluating the efficacy of anthelmintics in ruminants (bovine and ovine). *Veterinary Parasitology* 1982; 10: 265-284.

Prosl H, Kutzer E (2006) *Bedeutende Parasitosen beim Schalenwild*. Eigenverlag des Instituts für Parasitologie, Wien

Pyziel AM, Laskowski Z, Demiaszkiewicz AW, Höglund J. Interrelationships of *Dictyocaulus* spp. in Wild Ruminants with Morphological Description of *Dictyocaulus cervi* n. sp. (Nematoda: Trichostrongyloidea) from Red Deer, *Cervus elaphus*. *Journal of Parasitology* 2017; 103: 506-518.

Rehbein S, Lutz W, Visser M, Winter R. Beiträge zur Kenntnis der Parasitenfauna des Wildes in Nordrhein-Westfalen. 1. Der Endoparasitenbefall des Rehwildes. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 2000; 46: 248-269.

Rehbein S, Hamel D, Reindl H, Visser M, Pfister K. *Fascioloides magna* and *Ashworthius sidemi*—two new parasites in wild ungulates in Germany. Program & Abstracts of European Multicolloquium of Parasitology XI. Cluj-Napoca, Romania 2012: 565.

Rehbein S, Visser M, Hamel D, Reindl H. Occurrence of the giant liver fluke, *Fascioloides magna*, in sympatric wild ungulates in one area in the Upper Palatinate Forest (northeastern Bavaria, Germany). *Parasitology Research* 2021; 120: 553-561.

Rehnus M, Arnold J, Andreas E, Reimoser F. Ear-marking of roe deer fawns (*Capreolus capreolus*): results of long-term studies in Central Europe. *Beiträge zur Jagd- und Wildforschung* 2018; 43: 71-90.

Robinson J, Poynter D, Terry R. The role of the fungus *Pilobolus* in the spread of the infective larvae of *Dictyocaulus viviparus*. *Parasitology* 1962; 52: 17 - 18.

Rutberg AT. Adaptive Hypotheses of Birth Synchrony in Ruminants: An Interspecific Test. *The American Naturalist* 1987; 130: 692-710.

Sattmann H, Hörweg C, Gaub L, Feix AS, Haider M, Walochnik J, Rabitsch W, Prosl H. Wherefrom and whereabouts of an alien: the American liver fluke *Fascioloides magna* in Austria: an overview. *Wiener klinische Wochenschrift* 2014; 126: 23.

Schauber E, Storm D, Nielsen C. Effects of Joint Space Use and Group Membership on Contact Rates Among White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management* 2007; 71: 155-163.

Schnieder T, Eckert J, Körting W, Kutzer E, Rommel M (2000) *Veterinärmedizinische Parasitologie*, 5. Auflage, Parey Buchverlag Berlin. 915

Schwarz L. Lungenwurm- und Kokzidienbefall von Rehen in einem Revier in Niederösterreich. . Diss. med. vet. 2010. PhD thesis, Veterinärmedizinische Universität Wien, Austria.

Schwarz L, Frena M, Skalicky M, Prosl H. Endoparasitenbefall von Rehen in einem Revier in Niederösterreich. *Wiener tierärztliche Monatsschrift* 2011; 98: 285-291.

Sempéré A, Lacroix A. Temporal and seasonal relationships between LH, testosterone and antlers in fawn and adult male roe deer. *European Journal of Endocrinology* 1982; 99: 295-301.

Sempéré AJ, Sokolov VE, Danilkin AA. *Capreolus capreolus*. *Mammalian Species* 1996; 538: 1-9.

Shimalov VV, Shimalov VT. Helminth fauna of cervids in Belorussian Polesie. *Parasitology Research* 2002; 89: 75-76.

Simpson VR, Blake DP. Parasitic pneumonia in roe deer (*Capreolus capreolus*) in Cornwall, Great Britain, caused by *Varestrongylus capreoli* (Protostrongylidae). *BMC Veterinary Research* 2018; 14: 198.

Solomon GB. Development of *Nippostrongylus brasiliensis* in gonadectomized and hormone-treated hamsters. *Experimental parasitology* 1966; 18: 374-396.

Stehr FP, Baur S, Peters W, König A. Deriving birth timing of roe deer fawns from body measurements to limit mowing mortality. *Wildlife Biology* 2025: e01268.

Strandgaard H. The Roe Deer (*Capreolus capreolus*) Population at Kalo and the Factors Regulating its Size. *Danish review of game biology* 1972a; 7: 1-205.

Strandgaard H. An Investigation of Corpora lutea, Embryonic Development, and Time of Birth of Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in Denmark. *Danish review of game biology* 1972b; 6

Stroh G, Schmid G. *Protostrongylus capreoli* nov. sp., der häufigste Lungewurm des Rehes. *Berliner Tierärztliche Wochenschrift* 1938; 9: 121-123.

Stubbe C (2008) *Rehwild: Biologie, Ökologie, Bewirtschaftung*, 5. Auflage, Kosmos, Stuttgart

Swinton J, Woolhouse M, Begon M, Dobson A, Ferroglio E, Grenfell B, Guberti V, Hails R, Heesterbeek JAP, Lavazza A, Roberts M, White PJ, Wilson K. Microparasite transmission and persistence. *The ecology of wildlife diseases* 2002: 83 - 101.

Taylor MA, Coop RL, Wall R (2015) *Veterinary parasitology*, 4. Auflage, John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex

Tixier H, Duncan P. Are European roe deer browsers? A review of variations in the composition of their diets. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)* 1996; 51: 3-17.

Travi BL, Osorio Y, Melby PC, Chandrasekar B, Arteaga L, Saravia NG. Gender is a major determinant of the clinical evolution and immune response in hamsters infected with *Leishmania* spp. *Infection and immunity* 2002; 70: 2288-2296.

Valli AM. Dispersion of the genus *Procapreolus* and the relationships between *Procapreolus cusanus* and the roe deer (*Capreolus*). *Quaternary International* 2010; 212: 80-85.

Van Houtert MFJ, Sykes AR. Implications of nutrition for the ability of ruminants to withstand gastrointestinal nematode infections. *International Journal for Parasitology* 1996; 26: 1151-1167.

Vanpé C, Kjellander P, Galan M, Cosson J-F, Aulagnier S, Liberg O, Hewison AJM. Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behavioral Ecology* 2007a; 19: 309-316.

Vanpé C, Gaillard J-M, Kjellander P, Mysterud A, Magnien P, Delorme D, Laere GV, Klein F, Liberg O, Mark Hewison A. Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. *The American Naturalist* 2007b; 169: 481-493.

Wallace H, Doncaster C. A comparative study of the movement of some microphagous, plant-parasitic and animal-parasitic nematodes. *Parasitology* 1964; 54: 313-326.

Weidenmüller H. Fallwilduntersuchungen 1950-1970. *Tierärztl. Umsch* 1971; 26: 201-203.

Wetzel R. Zur Diagnose der Lungenwurminvasionen bei Rind und Schaf. *Deutsche tierärztliche Wochenschrift* 1930; 3: 49-50.

Žele Vengušt D, Kuhar U, Jerina K, Vengušt G. Twenty Years of Passive Disease Surveillance of Roe Deer (*Capreolus capreolus*) in Slovenia. *Animals* 2021; 11: 407.

---

Zink S. Beitrag zur Saisondynamik der Endoparasiten beim Rehwild. Diss. med. vet. 1989. Tierärztliche Hochschule Hannover, Germany.

Zuk M. Reproductive strategies and disease susceptibility: an evolutionary viewpoint. *Parasitology Today* 1990; 6: 231-233.

Zuk M, McKean KA. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *International Journal for Parasitology* 1996; 26: 1009-1024.

## **X. DANKSAGUNG**

Zuallererst möchte ich meinem Betreuer Prof. Dr. Andreas König danken, welcher so freundlich war, mir dieses spannende und lehrreiche Thema auf dem für mich so interessanten Feld der Wildbiologie zu überlassen. Vielen Dank für Deine umfangreiche Unterstützung, die vielen interessanten Gespräche und die zahlreichen tollen Erlebnisse, die ich während der Anfertigung dieser Arbeit, gerade auch außerhalb des Labors, machen durfte. Vielen Dank auch dafür, dass ich meine Ergebnisse auf nationalen und internationalen Kongressen vorstellen durfte.

Weiterhin möchte ich meinem Betreuer an der veterinärmedizinischen Fakultät der LMU München, Prof. Dr. Markus Meissner danken, dass er mir die Anfertigung und Einreichung dieser extern angefertigten Promotionsschrift ermöglicht hat. Vielen Dank für die Bereitstellung von Labortechnik und Räumlichkeiten, für Deine hilfreichen wie motivierenden Ratschläge und besonders für Deine Unterstützung auf den letzten Metern meines Promotionsvorhabens.

Ein großer Dank gebührt auch dem Team des Lehrstuhls für Experimentelle Parasitologie und hier besonders Elisabeth Kiess und Kathrin Simon, die mir mit ihrer umfangreichen Expertise und diagnostischen Erfahrung bei der Bearbeitung und Auswertung meiner Lungenproben zur Seite standen. Dank Euch wurden auch lange Stunden hinter dem Mikroskop nie langweilig und Eure fröhliche Arbeitsatmosphäre hat entscheidend zum Erhalt meiner Motivation beigetragen.

Ganz besonders möchte ich auch meinen Kolleg:innen Dr. Sarah-Alica Dahl, Christian Ehrmantraut und Ferdinand Stehr der Arbeitsgruppe Wildbiologie und Wildtiermanagement danken. Ohne Eure mannigfaltige Hilfe, freundschaftliche Unterstützung und motivierenden Gespräche wäre die Zeit meiner Promotion deutlich schwerer gewesen und mit Sicherheit um zahlreiche wunderbare Erinnerungen ärmer.

Das meine Arbeit auf statistisch belastbaren Füßen steht, verdanke ich Felix Langer vom Statistischen Beratungslabor der LMU München. Danke für Deine

unermüdliche Hilfe und ausdauernde Geduld.

Abschließend gebührt mein größter Dank meinen Eltern, meinem Bruder und meiner Frau, deren Liebe und Unterstützung mich erst zu dem Menschen gemacht haben, der ich heute bin. Ohne Euch wären mein Studium und diese Dissertation nicht möglich gewesen. Danke für einfach Alles.