

Natuurstudieartikels

Over teken, gastheren en het 'verduunningseffect': hoe bosomvorming het risico op de ziekte van Lyme kan veranderen

Sanne C. Ruyts¹, Evy Ampoorter¹, Elena C. Coipan², Lander Baeten³, Dieter Heylen³, Hein Sprong², Erik Matthysen³ & Kris Verheyen¹

¹ Universiteit Gent, Labo Bos & Natuur (ForNaLab), Geraardsbergsesteenweg 267, 9090 Melle-Gontrode

² Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu, Antonie van Leeuwenhoeklaan 9, 3720 BA Bilthoven, Nederland

³ Universiteit Antwerpen, Evolutionaire Ecologie, Groenenborgerlaan 171, 2020 Antwerpen

e-mail: sanne.ruyts@ugent.be

1. Inleiding

De ziekte van Lyme wordt veroorzaakt door bepaalde genotypes uit het *Borrelia burgdorferi* sensu lato (sl.) bacterieel complex ('*Borrelia*') en overgedragen op de mens door de schapenteek (*Ixodes ricinus* L.). Een beet van een andere tekensoort is erg zeldzaam bij de mens dus is de kans op infectie door dergelijke teken zeer klein. De schapenteek krijgt de infectie door bloed te zuigen van een geïnfecteerde gastheer (muizen, zangvogels, egels, eekhoorns, ...). Omdat de schapenteek voornamelijk voorkomt in bossen voedt deze zich dus niet enkel met schapen, zoals zijn naam doet vermoeden, maar eerder met verschillende bosbewonende zoogdieren en vogels. Het *Borrelia*-complex bestaat uit meer dan 18 verschillende genotypes waarvan er minstens 9 voorkomen in Europa. De genotypes *B. afzelii*, *B. garinii* en *B. burgdorferi* sensu stricto (ss.) zijn hiervan de bekendste en de meest voorkomende (Margos e.a., 2011). Elk genotype is geassocieerd met een bepaald type gastheer en kan verschillende symptomen van de ziekte van Lyme veroorzaken. Zo is *B. afzelii* geassocieerd met kleine knaagdieren zoals muizen en veroorzaakt het huidaandoeningen bij de mens, terwijl *B. garinii* geassocieerd is met

vogels en kan leiden tot neuroborreliose (Balmelli & Piffaretti, 1995; Humair e.a., 1995; Comstedt e.a., 2006). Daarnaast verschilt het vermogen om *Borrelia* door te geven aan de schapenteek per gastheer, waarbij sommige diersoorten de infectie makkelijk doorgeven (goede reservoirsoorten, zoals muizen) en andere soorten niet of nauwelijks (slechte reservoirs) (LoGiudice e.a., 2003). Welke diersoorten slechte reservoirs zijn in Europa is niet goed geweten. Dit verschil in reservoircapaciteit tussen verschillende gastheren ligt aan de basis van de 'Dilutie Effect Hypothese', of het verduunningseffect (Ostfeld & Keesing, 2000): een hoge diversiteit aan gastheren kan de infectiegraad van *Borrelia* in teken verlagen omdat de teken dan een hogere kans hebben om bloed te zuigen van een slechte reservoirsoort. In een arme gastheergemeenschap (de gastheergemeenschap is de hele gemeenschap van diersoorten waarop de schapenteek zich mogelijks kan voeden in een bepaalde omgeving zoals een bos) zouden volgens deze hypothese immers voornamelijk goede reservoirsoorten zitten. Muizen kan je bijvoorbeeld in de meeste gemeenschappen terugvinden. Bij een stijgende gastheerdiversiteit zou het aandeel slechte reservoirsoorten

in de gastheergemeenschap toenemen. Deze lagere infectiegraad zorgt er dan voor dat mensen een lagere kans hebben om besmet te worden als ze gebeten worden door de schapenteek. Een toename van het aantal gastheersoorten kan er anderzijds ook wel voor zorgen dat de teken meer kansen hebben zich te voeden en dus in aantal stijgen. Dit leidt dan weer tot een hogere kans op een tekenbeet. Bij risicoanalyses is het dus vooral belangrijk te kijken naar de densiteit van geïnfecteerde nimfen (Ogden & Tsao, 2009); het percentage besmette teken. Het verduunningseffect is reeds aangetoond in bepaalde delen van Noord-Amerika (LoGiudice e.a., 2003), maar het is mogelijk dat dit effect niet veralgemeend kan worden naar andere regio's, zoals Europa. In Noord-Amerika komt er namelijk slechts één *Borrelia*-genotype voor, dat overgedragen kan worden op de teek door verschillende gastheren (Staneek e.a., 2012). De gastheergemeenschap van de Amerikaanse hertenteek (*Ixodes scapularis* Say) bestaat daarbij ook uit één erg goede reservoirsoort, de witvoetmuis (*Peromyscus leucopus* Rafinesque), en verschillende minder goede reservoirsoorten. In Europa daarentegen komen er verschillende *Borrelia*-genotypes voor die geassocieerd

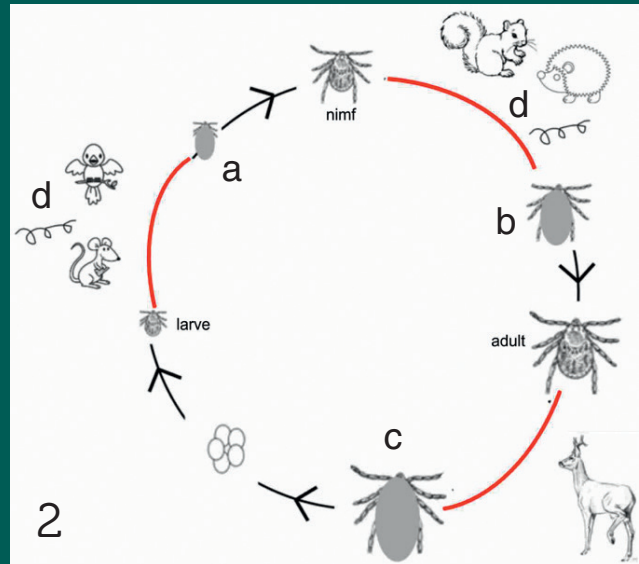
De bacterie *Borrelia*: van gastheer naar schapenteek

De levenscyclus van de schapenteek bestaat uit drie parasitaire stadia: larve, nimf en adult (zie figuur 1 en figuur 2).



Figuur 1: Niet volgezogen larven, nimfen en adulten op een petriplaatje

Elk stadium gebruikt één bloedmaal en neemt dit van een dier of mens: de gastheer. Larven verkiezen voornamelijk kleine gastheren (vooral kleine knaagdieren zoals muizen), nimfen kleine tot middelgrote gastheren (vogels, eekhoorn *Sciurus vulgaris L.*, egel *Erinaceus europaeus L.*) en adulten grote gastheren, voornamelijk de Europese ree (*Capreolus capreolus L.*). De teek wordt geïnfecteerd met de bacterie *Borrelia* door bloed te zuigen van een geïnfecteerde gastheer, en geeft de infectie door aan de latere stadia (Gray 1998). Als een larve tijdens het voeden de infectie door krijgt van zijn gastheer zal hij dus als hij volwassen is nog steeds besmet zijn, en mogelijk krijgt hij een tweede infectie, als hij zich als nimf voedt op een besmette gastheer. Een geïnfecteerde teek kan op zijn beurt de infectie door geven aan een niet-geïnfecteerde gastheer. Larven ontluiken doorgaans vrij van infectie en dus kan een beet van een larve zelden leiden tot de ziekte van Lyme. Het stadium dat meest verantwoordelijk is voor het overdragen van *Borrelia* op de mens is de nimf (Barbour & Fish, 1993). Dit stadium is dus het meest interessant om te onderzoeken in het kader van het gezondheidsrisico voor de mens, daar om bestuderen we enkel nimfen in deze studie. De bacterie *Borrelia* bestaat uit een aantal genotypes; bacteria die op



Figuur 2: Schema van de ontwikkeling van de schapenteek. De larve komt vrij van infectie uit het ei. Deze gaat in de lage vegetatie (gras, kruiden, ...) op zoek naar een gastheer, zuigt bloed en valt na zijn maaltijd weer van het dier af. De volgezogen larve (a) ontwikkelt zich op de grond in de strooisellaag tot nimf. Deze nimf zoekt weer een gastheer en ontwikkelt zich na zijn maaltijd (b) tot adult. Het volwassen vrouwtje zoekt een gastheer voor een bloedmaal, meestal een ree, en legt nadien (c) duizenden eitjes. Het mannetje zoekt een gastheer om daar te paren met een vrouwtje; hij voedt zich niet. De gastheren van larven en nimfen kunnen besmet zijn met de bacterie *Borrelia* (d). De ree is niet besmet. De schapenteek behoudt de besmetting doorheen zijn latere levensfasen. Rode bogen: voedingsfase, zwarte pijlen: ontwikkelingsfase, grijze ovaal: opgezogen bloed.

genetisch niveau licht van elkaar verschillen. Omdat het *Borrelia*-genotype waarmee een gastheer besmet is, verschilt van soort tot soort (of soortgroep), is de infectie die de schapenteek draagt afhankelijk van het dier waarop ze gevoed hebben in een eerder stadium. De nimfen die we onderzoeken hebben zich slechts eenmaal gevoed, als larve, en zijn dus slechts besmet met één genotype. Adulten kunnen besmet zijn met twee verschillende genotypes: na het voeden als larve op één type gastheer en als nimf op een andere gastheer.

zijn met specifieke diersoorten, en de meeste gastheergemeenschappen bevatten wellicht verschillende goede reservoirsoorten (Ostfeld & Keesing, 2000) met de bosmuis (*Apodemus sylvaticus L.*) en rosse woelmuis (*Myodes glareolus Schre-*

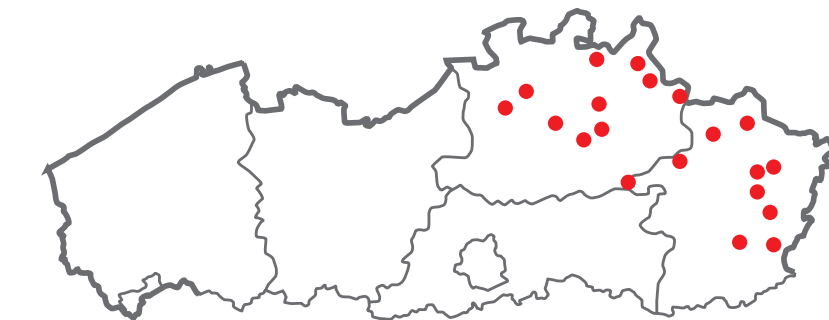
ber) als belangrijkste (Hofmeester e.a., in publ.).

De schapenteek is gevoelig voor uitdroging en komt daarom het meest voor in bossen, die door hun vegetatie voldoende vochtigheid voorzien.

In bossen zijn vaak ook veel gastheren aanwezig waar de schapenteek zich op kan voeden (Gray, 1998). In verschillende regio's in West-Europa, waaronder de Kempen, worden homogene dennenplantages omgevormd naar meer natuur-

lijke, structuurrijke bossen gedomineerd door inheemse loofboomsoorten (Verheyen e.a., 2007). Eerder onderzoek (Tack, 2013) toonde aan dat bosvorming tot meer teken leidt. Dit is onder meer te wijten aan de verandering van hoofdboomsoort van den naar eik en aan de grotere struiklaagbedekking in de omgevormde bossen, wat leidt tot betere omgevingsomstandigheden voor de teek, zoals beschutting tegen koude en uitdroging. Dergelijke bosbeheermaatregelen hebben ook een effect op de gastheergemeenschap van de teken door bijvoorbeeld het aanbod aan voedsel en schuilgelegenheden voor gastheren te verbeteren. Er wordt namelijk aangenomen dat er een hogere diversiteit van gastheren is in structuurrijke gemengde bossen dan in homogene dennenbossen (zie bvb Alexander e.a., 2006). Volgens de 'Dilutie Effect Hypothese' kan deze verhoogde gastheerdiversiteit de infectiegraad van *Borrelia* in de schapenteek verlagen. Daarnaast zal de verhoogde diversiteit van gastheren leiden tot een hogere diversiteit van *Borrelia*-genotypes in de schapenteken aangezien de teek de mogelijkheid heeft bloed te zuigen van verschillende types gastheren, en niet enkel van bijvoorbeeld muizen. De meeste besmette schapenteken in West-Europa dragen namelijk het genotype *Borrelia afzelii*, dat met muizen en andere kleine knaagdieren wordt geassocieerd, maar bij een hogere gastheerdiversiteit zouden deze besmette teken vaker drager zijn, naast *B. afzelii*, van genotypes als *B. burgdorferi* ss. of *B. garinii*, dat door andere gastheren wordt overgedragen.

In dit artikel bespreken we de resultaten van een grootschalig onderzoek naar de infectiegraad van de bacterie *Borrelia* in de schapenteek uit de Antwerpse en Limburgse Kempen en onderzoeken we met welke *Borrelia*-genotypes deze te-



Figuur 3: De locaties van de 20 onderzochte bossen in de Limburgse en Antwerpse Kempen.



Figuur 4: De vier bostypes die bestudeerd werden in deze studie: eikenbos met struiklaag (eik+SL), eikenbos zonder struiklaag (eik-SL), dennenbos met struiklaag (den+SL) en dennenbos zonder struiklaag (den-SL).

ken besmet zijn. Deze studie kaderde in het lopend doctoraatsonderzoek van Sanne Ruyts aan het Labo voor Bos & Natuur van de Universiteit Gent (www.fomalab.ugent.be). We onderzochten bestanden die verschillen in dominante boomsoort en struiklaagbedekking. Zo verkrijgen we vier bostypes die elk een ander stadium in het proces van bosvorming vertegenwoordigen, gaande van dennenbestanden zonder struiklaag tot eikenbestanden met struiklaag. We verwachtten dat bosvorming de gastheerdiversiteit verhoogt en het risico op de ziekte van Lyme verandert door (i) het aantal schapenteken per oppervlakte-eenheid te verhogen, (ii) de

infectiegraad van *Borrelia* in de schapenteken te verlagen en daardoor (iii) de densiteit van geïnfecteerde schapenteken te verlagen. Hiernaast verwachtten we dat bosvorming de samenstelling van de gemeenschap van genotypes in de schapenteken verandert, met een hogere diversiteit van genotypes in schapenteken in omgevormde bossen.

2. ONDERZOEKS-METHODEN

Studiegebied

Dit onderzoek vond plaats in de Limburgse en Antwerpse Kempen (figuur 3), een regio waar bossen op grote schaal worden omgevormd en waar tevens een verhoogd risico op

de ziekte van Lyme heerst (Verheyen e.a., 2007; Vanthomme e.a., 2012). Hierbij gebruikten we voornamelijk dezelfde bosbestanden als in een eerder doctoraatsonderzoek naar de impact van bosvorming op het voorkomen van teken (Tack, 2013). Deze bestanden behoren tot één van vier bostypes: eiken- of dennenbestanden, met (>50% bedekking) of zonder (<25%) aanzienlijke struiklaag, waarbij de dennenbestanden zonder struiklaag het beginpunt van bosvorming vertegenwoordigen, en de eikenbestanden met struiklaag het beoogde eindpunt. In totaal werden er 93 bestanden bemonsterd in 20 bossen: 20 dennenbestanden zonder struiklaag, 32 dennenbestanden met struiklaag, 19 eikenbestanden zonder struiklaag en 22 eikenbestanden met struiklaag (figuur 4).

Het verzamelen en analyseren van de data

Elk bestand werd eenmalig bezocht tussen juni en september 2013. Met een wit flanelle doek (1 m x 1 m) bevestigd aan een lange stok sleepen we over de lage vegetatie. Een

teek die op een gastheer wacht in de vegetatie denkt dan namelijk dat er een dier langskomt en klampt zich aan het doek vast. Zo werden per bestand zes parallelle transecten van 25 m gelopen. De nimfen werden na elk transect van het doek gehaald en bewaard in potjes met 70% ethanol. Van elk bestand werden 35 nimfen naar het RIVM (Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu) gestuurd, waar ze werden geanalyseerd op infectie met *Borrelia*. Daarna werd het *Borrelia*-genotype geïdentificeerd. We onderzochten wat de impact is van de dominante boomsoort en de aanwezigheid van een struiklaag op:

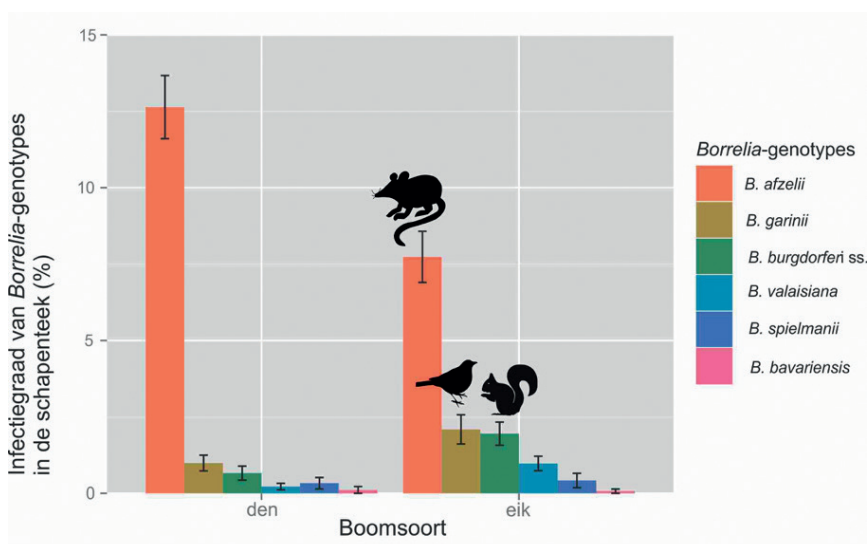
- 1) de densiteit van nimfen,
- 2) de infectiegraad van *Borrelia* in de nimfen,
- 3) de densiteit van de geïnfecteerde nimfen (wat het product is van de twee voorgaande factoren 1) en 2), en
- 4) de samenstelling en diversiteit van de *Borrelia*-genotypes in de nimfen.

Van alle besmette nimfen werd gekeken van welk *Borrelia*-genotype ze drager zijn. We kunnen zo'n genotype beschouwen als een apart individu dat voorkomt in een bepaalde omgeving (een nimf uit een bepaald type bos). De verzameling genotypes die we aantreffen in nimfen uit hetzelfde bestand, of hetzelfde bostype, kunnen we dan beschouwen als een gemeenschap van genotypes, net zoals we zouden doen bij bijvoorbeeld verschillende soorten gastheren. We bestuderen vervolgens de samenstelling van die gemeenschap van genotypes.

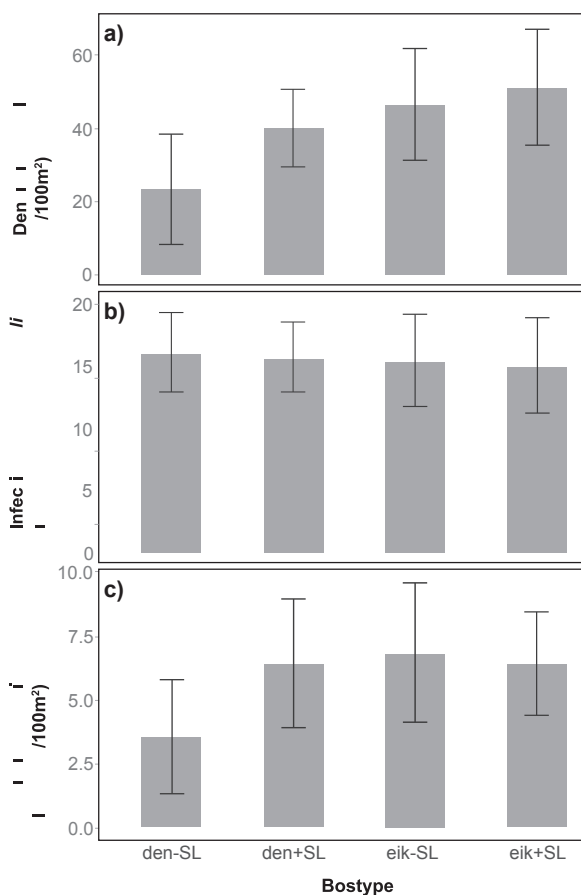
3. RESULTATEN

Algemeen bestaat er een sterke associatie tussen de *Borrelia*-genotypes en de gastheren.

We stelden in deze studie vast dat de genotypediversiteit hoger ligt in eikenbossen dan in dennenbossen (figuur 5). Dit kunnen we afleiden uit het feit dat de nimfen in dennenbossen voornamelijk besmet waren met *Borrelia afzelii* en minder vaak met een ander genotype. In de nimfen van eikenbossen is de dominantie van het meest voorkomende genotype *B. afzelii* minder uitgesproken (figuur 5). De Shannon diversiteitsindex die we hanteerden houdt immers rekening met het totaal aantal aanwezige soorten (in dit geval genotypes) én met de verdeling van deze genotypes in de hele gemeenschap. We kunnen, door de associatie tussen genotypes en gastheren, bijgevolg aannemen dat de gastheerdiversiteit hoger ligt in eikenbossen dan in dennenbossen. Bosvorming kan dus de gastheerdiversiteit doen toenemen. Momenteel wordt de gastheergemeenschap in de verschillende bostypes rechtstreeks onderzocht, om dit verder te staven.



Figuur 5: De infectiegraad van de verschillende *Borrelia*-genotypes in eiken- en dennenbossen. We onderzochten 52 dennenbestanden en 41 eikenbestanden. Per bestand werd infectie geanalyseerd in 35 nimfen, dus 1820 nimfen uit dennenbossen en 1435 uit eikenbossen. In de dennenbossen vonden we 289 besmette nimfen (15.9%), in eikenbossen 224 besmette nimfen (15.6%). Het meest voorkomende genotype dat werd gevonden in de nimfen was *B. afzelii*. *B. afzelii* wordt voornamelijk overgedragen door kleine knaagdieren zoals muizen en woelmuizen, *B. garinii* door zangvogels en *B. burgdorferi* ss. vermoedelijk door eekhoorns.



Figuur 6: a) De densiteit van nimfen, b) infectiegraad van *Borrelia burgdorferi* sl. en c) de densiteit van geïnfecteerde nimfen in de verschillende bostypes (SL = struiklaag).

Figuur 6 toont (a) de densiteit van nimfen, (b) de infectiegraad van *Borrelia burgdorferi* sl. in nimfen en (c) de densiteit van geïnfecteerde nimfen per bostype.

Uit de statistische analyses blijkt dat boomsoort de densiteit van nimfen beïnvloedt, met een hogere densiteit

in eikenbossen in vergelijking met dennenbossen. Eerder doctoraatsonderzoek (Tack, 2013) toonde al aan dat bosomvorming de densiteit aan schapenteken doet stijgen en onze resultaten wijzen ook in die richting. De infectiegraad van *Borrelia* in de teken verschilt in onze studie evenwel niet tussen de verschillende bostypes, maar we zien in figuur 6 (b) wel een lichte trend naar een lagere infectiegraad in omgevormde bossen. De gemiddelde infectiegraad in onze bestanden was 15.6%, wat hoger is dan het gemiddelde voor Europa (10.1%). Dit bevestigt dat de Kempen inderdaad een regio is met een hoog risico op de ziekte van Lyme. Omdat we geen sterk effect vonden van de dominerende boomsoort, en dus van de daarmee verbonden gastheerdiversiteit, op de infectiegraad van *Borrelia* kunnen we de 'Dilutie Effect Hypothese' niet bevestigen. Dat we geen sterke daling zien in infectiegraad in omgevormde bos-

sen kan liggen aan het feit dat ondanks dat de gastheerdiversiteit toeneemt, het aandeel slechte reservoirsoorten niet toeneemt (Ostfeld & Keesing, 2000) zoals het verdunningseffect vereist. Het zijn dus waarschijnlijk vooral goede reservoirsoorten die aan de gastheergemeenschap in omgevormde bossen worden toegevoegd. De densiteit van geïnfecteerde nimfen verschilde niet tussen de bostypes, wat er op wijst dat bosomvorming het risico op het krijgen van de ziekte van Lyme niet verhoogt.

We konden zes verschillende genotypes identificeren in de onderzochte nimfen: *Borrelia afzelii*, *B. garinii*, *B. burgdorferi* ss., *B. valaisiana*, *B. spielmanii* en *B. bavariensis* (figuur 5). *B. afzelii* was het meest voorkomende genotype, vooral in de nimfen uit de dennenbestanden. Dit genotype werd gedetecteerd in 10.5% van de nimfen, of 74.5% van alle geïnfecteerde nimfen. *B. garinii* en *B. burgdorferi* ss. kwamen voor in 1.5% en 1.2% van de nimfen. De infectiegraad van de andere drie genotypes was lager dan 1%. Omdat *B. afzelii* geassocieerd is met kleine knaagdieren, duiden onze resultaten er op dat (woel)muizen belangrijke gastheren zijn voor de larven, en de bacterie *Borrelia* goed doorgeven. Zangvogels, die voornamelijk *B. garinii* overbrengen, lijken hier een minder belangrijke rol te spelen omdat de

Meehelpen door tekenbeten te melden

Om meer informatie te verzamelen over waar en wanneer teken actief zijn heeft het Wetenschappelijk Instituut Volksgezondheid (WIV-ISP) in juni 2015 'Tekennet' gelanceerd. Het voorkomen van de ziekte van Lyme wordt in België opgevolgd door een netwerk van laboratoria en huisartsen, maar het is op die manier niet mogelijk om een juiste

schatting te maken van het aantal personen die effectief worden gebeten door een teek. Op de website van Tekennet kunnen mensen een tekenbeet melden, en aangeven waar ze die beet hebben opgelopen en of daarna de ziekte van Lyme werd vastgesteld. Deze meldingen verschijnen vervolgens op een kaart van België, zodat je kan zien in wel

ke regio's het risico op een tekenbeet het hoogst is. Indien je meer info wenst over het project, teken of de ziekte van Lyme, bezoek dan zeker de website: <https://tekennet.wiv-isp.be/> en http://www.gezondheidsmilieu.be/nl/subthemas/teekenw_92.html

nimfen minder vaak besmet zijn met dit genotype. Vogels zijn dan ook eerder belangrijk in het voeden van de nimfen, en minder in het voeden van de larven. Eekhoorns worden vaak aangeduid als de gastheren die geassocieerd zijn met *B. burgdorferi* ss. maar die associatie is nog niet voldoende onderzocht.

De dominerende boomsoort in de bostypes had een duidelijk effect op de diversiteit van de genotype-gemeenschap, met een hogere diversiteit in de nimfen uit eikenbossen dan uit dennenbossen. We zien in figuur 5 een duidelijk patroon met een trend naar lagere infectiegraad van *B. afzelii* en hogere infectiegraad van *B. garinii* en *B. burgdorferi* ss. in eikenbossen. Dit waargenomen patroon en de stijging in diversiteit van genotypes kunnen belangrijke gevolgen hebben voor het gezondheidsrisico voor de mens. *B. afzelii* veroorzaakt volgens de beschikbare literatuur voornamelijk huidaandoeningen, terwijl *B. garinii* en *B. burgdorferi* ss. kunnen leiden tot ernstiger ziektebeelden, waaronder neuroborreliose en chronische artritis. Bosomvorming veroorzaakt dus dan wel geen stijging in de infectiegraad van *Borrelia*-infectie, maar op het niveau van het genotype kan het gezondheidsrisico wel stijgen. Hierbij dient wel de kanttekening gemaakt te worden dat verder onderzoek noodzakelijk is om het verband tussen gastheren, *Borrelia*-genotypes en ziektebeelden verder uit te klaren.

4 BESLUIT

Uit onze resultaten kunnen we besluiten dat het gezondheidsrisico in verband met de ziekte van Lyme niet enkel afhangt van de infectiegraad van *Borrelia* in de teken, of van de densiteit van geïnfecteerde teken, maar ook in belangrijke mate van de infectiegraad van de verschillende *Borrelia*-genotypes. Zelfs als een

verhoogde gastheerdiversiteit de infectiegraad van het *Borrelia*-complex in nimfen zou verlagen, kan het gezondheidsrisico nog stijgen, als de kans om besmet te worden met een 'gevaarlijk' genotype stijgt. De interactie tussen teken, gastheren en *Borrelia* lijkt in Europa dus veel ingewikkelder te zijn dan in Noord-Amerika, o.a. omdat er daar slechts één genotype voorkomt. Voor het voorspellen van het risico op de ziekte van Lyme is het dus eveneens belangrijk te kijken naar de infectie op het niveau van het *Borrelia*-genotype en niet enkel naar het *Borrelia*-complex.

Bosomvorming en de samenhangende verhoogde gastheerdiversiteit zal niet noodzakelijk steeds leiden tot een lager risico op de ziekte van Lyme, zoals de onderzochte hypothese suggereerde. Het is eerder de identiteit van de aanwezige gastheren die bepaalt hoe groot het gezondheidsrisico is. Deze studie toont dus aan dat bosomvorming het risico op de ziekte van Lyme kan veranderen, afhankelijk van welke gastheren er voorkomen in de omgevormde bossen.

Literatuur

- Alexander K., Butler J., and Green T., 2006: The value of different tree and shrub species to wildlife. *British Wildlife* 18:18–28.
- Balmelli T. & Piffaretti J.I., 1995: Association between different clinical manifestations of Lyme disease and different species of *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Research in Microbiology* 146:329–340.
- Barbour A. & Fish D., 1993: The biological and social phenomenon of Lyme disease. *Science* 260:1610–1616.
- Comstedt P., Bergström S., Olsen B., Garpmo U., Marjavaara L., Mejlom H., Barbour A.G., & Bunikis J., 2006: Migratory Passerine Birds as Reservoirs of Lyme Borreliosis in Europe. *Emerging infectious diseases* 12:1087–1096.
- Gray J., 1998: Review of ticks transmit-

ting Lyme borreliosis. *Experimental & Applied Acarology* 22:249–258.

- Humair P. F., Peter O., Wallich R., & Gern L., 1995: Strain variation of Lyme disease spirochetes isolated from *Ixodes ricinus* ticks and rodents collected in two endemic areas in Switzerland. *Journal of medical entomology* 32:433–438.
- LoGiudice K., Ostfeld R.S., Schmidt K. & Keasing F., 2003: The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:567–571.
- Margos G., Vollmer S., Ogden N.H. & Fish D., 2011: Population genetics, taxonomy, phylogeny and evolution of *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Infection, genetics and evolution* 11:1545–63.
- Ogden N. H. & Tsao J.T., 2009: Biodiversity and Lyme disease: Dilution or amplification? *Epidemics* 1:196–206.
- Ostfeld R. S. & Keasing F., 2000: Biodiversity and Disease Risk: the Case of Lyme Disease. *Conservation Biology* 14:722–728.
- Stanek G., Wormser G.P., Gray J. & Strle F., 2012: Lyme borreliosis. *Lancet* 379:461–473.
- Tack W., 2013: Impact of forest conversion on the abundance of *Ixodes ricinus* ticks. Universiteit Gent, 130pp.
- Vanthomme K., Bossuyt N., Boffin N. & Van Casteren V., 2012: Incidence and management of presumption of Lyme borreliosis in Belgium: recent data from the sentinel network of general practitioners. *European journal of clinical microbiology & infectious disease* 31:2385–2390.
- Verheyen K., De Schrijver A., Wuyts K., Gielis M., Van Gossum P., Geudens G., Van Herzele A., De Boever L. & Vanhellemont M., 2007: Van dennenplantages naar een beloofd land?! Theoretische en praktische aspecten van bosomvorming. *Silva Belgica* 114:20–26.