

EFFETTO DELLA COMPOSIZIONE DELLE POPOLAZIONI FAUNISTICHE SULLA TRASMISSIONE DI *BORRELIA BURGDORFERI* SENSU LATO DA PARTE DI *IXODES RICINUS* (IXODIDAE): STUDIO CON UN MODELLO DI SIMULAZIONE.

Mannelli A.

Dipartimento di Produzioni Animali, Epidemiologia ed Ecologia, Università di Torino,
Via L. da Vinci 44, 10095 Grugliasco, Torino; e-mail: mannelli@unito.it

Riassunto - Un modello di simulazione della popolazione di *Ixodes ricinus*, la zecca che trasmette l'agente della borreliosi di Lyme (*Borrelia burgdorferi* sensu lato) in Europa occidentale, è stato costruito con un software ad interfaccia grafica. Le simulazioni sono state eseguite variando la composizione delle popolazioni di animali selvatici ospiti per le zecche. In condizioni di bassa densità di Capriolo (*Capreolus capreolus*) (5 capi / 100 ha), la popolazione di *I. ricinus* va incontro ad una crescita lenta (tasso riproduttivo annuo, $R=1,1$), mentre un'elevata proporzione di vettori è infetta con *B. burgdorferi* sl (52%). Un aumento della densità del Capriolo (30 / 100 ha) è associato ad un notevole aumento dell'abbondanza di zecche ($R=2,9$). Si osserva però una contemporanea riduzione della prevalenza di *B. burgdorferi* sl (32%), a causa dell'elevato numero di zecche che si nutrono sugli ungulati, che sono considerati incompetenti come serbatoi per l'agente patogeno. In un terzo scenario, la densità del Capriolo è mantenuta elevata, mentre quella dei piccoli roditori (*Apodemus* spp. e *Clethrionomys glareolus*, i principali serbatoi per *B. burgdorferi* sl) è ridotta da 50 a 12,5 / ha. In tali condizioni, la popolazione di *I. ricinus* va ugualmente incontro ad una rapida crescita ($R=2,1$), ma la prevalenza degli agenti patogeni è ridotta al 20%. I risultati ottenuti sono in accordo con osservazioni di campo, che attribuiscono agli ungulati il ruolo principale nel determinare l'abbondanza delle zecche, mentre i roditori determinano la frequenza degli agenti patogeni. Come osservato in Europa settentrionale, elevate densità di ungulati, sebbene causino una riduzione della prevalenza di *B. burgdorferi* sl nelle zecche, sono comunque associate con un alto rischio di borreliosi di Lyme per l'uomo e gli animali suscettibili, a causa dell'amplificazione della popolazione di *I. ricinus*. Questo modello potrà essere utilizzato per studiare i meccanismi alla base della bassa frequenza di *B. burgdorferi* sl in aree dell'Italia centrale.

Abstract - Use of a simulation model to study the effects of the composition of wildlife populations on the transmission of *Borrelia burgdorferi* sensu lato by *Ixodes ricinus* (Ixodidae). Using a graphical modelling environment, a simulation model was built for the population of *Ixodes ricinus*, the tick that transmits the causative agent of Lyme borreliosis (*Borrelia burgdorferi* sensu lato) in western Europe. Simulations were carried out with different scenarios regarding the composition of wildlife hosts populations. At low density of Roe deer *Capreolus capreolus*, 5 heads/100 ha, tick population growth was slow (annual reproductive rate $R=1.1$), and a high proportion (52%) of host-seeking ticks was infected with *B. burgdorferi* sl. At increased density of Roe deer (30 / 100 ha) tick population growth was fast ($R=2.9$). Prevalence of *B. burgdorferi* sl was however reduced due to the high proportion of ticks feeding on Roe deer, which are considered incompetent as reservoirs for the disease agent. In a third scenario, deer density was kept high, but small rodents (*Apodemus* spp and *Clethrionomys glareolus*, the major reservoirs for *B. burgdorferi* sl) are reduced from 50 / ha to 12.5 / ha. Tick population still grows fast ($R=2.1$), but infection prevalence drops to 20%. The results of the model correspond to previous field observations demonstrating the major role of wild ungulates in determining tick abundance, whereas small rodents determine the frequency of *B. burgdorferi* sl in ticks. As observed in northern Europe, high deer densities are associated with high risk of Lyme borreliosis in humans and other susceptible animals, due to amplified tick populations, although they reduce tick infection prevalence. After appropriate changes, this model will be suitable to gain theoretical insight in potential mechanisms underlying the low frequency of *B. burgdorferi* sl that is reported for certain areas of central Italy.

J. Mt. Ecol., 7 (Suppl.): 137 - 144

1. Introduzione

La borreliosi di Lyme è la più frequente zoonosi trasmessa da vettori in Europa ed America settentrionale (Jaenson, 1991; Piesman & Gray, 1994). L'agente causale (*Borrelia burgdorferi* sensu lato) è una spirocheta trasmessa da zecche appartenenti all'*Ixodes persulcatus* complex, Acari: Ixodidae (Filippova, 1990). Questi vettori sono

diffusi in aree boschive, ed utilizzano come ospiti numerose specie di animali selvatici.

Nell'ambito dell'area di diffusione delle zecche, l'intensità della trasmissione della borreliosi di Lyme varia notevolmente. In 101 località, esaminate in 14 paesi europei in un progetto di ricerca patrocinato dalla Comunità Europea (EUCALB), la prevalenza di *B. burgdorferi* sl in

zecche in cerca di ospite (*I. ricinus* ed *I. persulcatus*) variava dallo zero al 50% (Gray *et al.*, 1998). In Italia, la prevalenza d'infezione in *I. ricinus* più elevata (70%) è stata rilevata in provincia di Trieste (Cinco *et al.*, 1998a); mentre nelle regioni centrali sono stati riscontrati livelli d'infezione assai più bassi (Genchi *et al.*, 1994; Cinco *et al.*, 1998b; Mannelli *et al.*, 1999).

La composizione delle popolazioni faunistiche è in grado d'influenzare la prevalenza di *B. burgdorferi* sl nelle zecche, in quanto questa dipende dalla proporzione dei vettori che si nutre sulle diverse specie di vertebrati e dalla capacità di ciascuna specie ospite di trasmettere le spirochete ("reservoir competence"). Solo una piccola percentuale (intorno all'1%) delle larve di *I. ricinus* è infetta alla schiusa, e le zecche assumono normalmente le spirochete nutrendosi su serbatoi competenti. I piccoli roditori (fra questi *Apodemus* spp, e *Clethrionomys glareolus*) sono considerati i serbatoi più importanti, ma anche altri animali selvatici europei, come insettivori, lagomorfi, ed uccelli, possono giocare un ruolo primario nella trasmissione di *B. burgdorferi* sl. (Talleklint & Jaenson, 1994; Gern *et al.*, 1998).

Gli ungulati selvatici (cervidi e bovidi) sono gli ospiti primari per le zecche adulte, e sono perciò i principali responsabili dell'abbondanza dei vettori (Wilson *et al.*, 1990). In un primo tempo, gli ungulati erano anche considerati serbatoi per le spirochete (Lane & Burgdorfer, 1986). Successive ricerche hanno però dimostrato che queste specie non sono in grado di trasmettere *B. burgdorferi* sl alle zecche (Telford *et al.*, 1988; Jaenson & Talleklint, 1992). Matuschka *et al.*, (1993) hanno suggerito che il Daino (*Dama dama*), oltre a competere, come ospite per *I. ricinus*, con i serbatoi di *B. burgdorferi* sl., possa addirittura eliminare l'infezione eventualmente preesistente nelle zecche.

Queste conclusioni sono state parzialmente contraddette da altri studi, che hanno dimostrato che *B. burgdorferi* sl può diffondere a livello cutaneo fra zecche che si nutrono vicine sul corpo del Cervo Sika (*Cervus nippon yesoensis*). Quindi, sebbene questo ungulato non vada incontro ad infezione sistemica, potrebbe favorire la diffusione delle spirochete nelle zecche (Kimura *et al.*, 1995). Il ruolo ecologico di questo fenomeno (detto "cofeeding"), nel mantenimento e nell'eventuale amplificazione in natura di *B. burgdorferi* sl deve però essere ancora verificato (Randolph & Craine, 1995). Studi di campo in Europa settentrionale hanno infatti messo in evidenza un'associazione nega-

tiva fra l'abbondanza di daini e caprioli e la prevalenza di spirochete in *I. ricinus* (Gray *et al.*, 1992; Talleklint & Jaenson, 1996). Nelle stesse indagini, il numero assoluto delle zecche infette risultava però notevolmente aumentato in condizioni di alta densità di ungulati, con il risultato di un alto rischio d'infezione per l'uomo e gli altri animali suscettibili ("entomological risk index", Mather & Ginsberg, 1994).

Oltre alla composizione delle popolazioni faunistiche, l'andamento temporale dell'attività degli stadi immaturi delle zecche e la dinamica di popolazione dei serbatoi possono influenzare l'intensità della trasmissione di *B. burgdorferi* sl (Ginsberg 1988, Yuval & Spielman, 1990, Talleklint *et al.*, 1993). Inoltre, è stato recentemente osservato che la suscettibilità di diversi ceppi di *I. ricinus* all'infezione (e quindi la loro competenza come vettori) è soggetta a variazioni geografiche (Estrada Pena *et al.*, 1998).

I modelli di simulazione sono utili per la comprensione dei rapporti fra le popolazioni di vettori, agenti patogeni, vertebrati ospiti e/o serbatoi nella dinamica delle zoonosi trasmesse da zecche (Kitron & Mannelli, 1994). La simulazione di un sistema ecologico con un modello permette di esplorare, seppure in via teorica, i meccanismi che sono alla base di variabili di interesse epidemiologico, come la frequenza degli agenti patogeni nei vettori. In questo studio, è stato costruito un modello di simulazione della popolazione di *I. ricinus* utilizzando un software ad ambiente grafico. In questa prima fase, il modello è stato impiegato per studiare l'effetto di variazioni delle popolazioni di animali selvatici sulla dinamica di popolazione delle zecche e sull'intensità della trasmissione di *B. burgdorferi* sl.

2. Metodi

Modello della popolazione di *I. ricinus*.

La dinamica di popolazione di *I. ricinus* è stata simulata con STELLA II (Systems Thinking Experiential Learning Laboratory, High Performance Systems, Hanover, NH, USA), un software ad interfaccia grafica le cui componenti (icone) sono connesse fra di loro secondo rapporti caratteristici del sistema da rappresentare (STELLA II, 1990).

Sulla base della disponibilità di materiale bibliografico, nell'impostazione della struttura del modello ho utilizzato informazioni relative al ciclo di *I. scapularis* (sinonimo di *I. dammini*; Oliver *et al.*, 1993), che è il principale vettore della borreliosi di Lyme in America settentrionale. Un modello a matrici, con l'uso di foglio

elettronico, sviluppato da Sandberg *et al.* (1992) per *I. scapularis*, ha costituito un utile punto di riferimento per la costruzione di questo modello. Dati relativi al ciclo di *I. ricinus* sono stati incorporati in una seconda fase.

In STELLA, la popolazione di *I. ricinus* è suddivisa in quattro stadi discreti: uova, larve, ninfe, ed adulti. Le zecche appartenenti ai tre stadi attivi sono ulteriormente classificati come “in cerca di ospite” e “nutrite” (dopo aver assunto un pasto di sangue da un ospite) (Figura 1). L'unità di tempo utilizzata (“time step”), che determina la risoluzione temporale del modello, è fissata in 1/2 mese; un anno è quindi diviso in 24 unità di tempo.

La schiusa delle uova (il passaggio, cioè, dallo stato di uova a larve in cerca di ospite) avviene al tempo 14 del primo anno di simulazione (fine luglio), e si ripete con una ciclicità annuale (ogni 24 unità di tempo). Le larve possono nutrirsi su tre categorie di ospiti: “topi” (piccoli roditori), “Caprioli” (ungulati selvatici), ed “altre specie” (che possono comprendere mammiferi di media taglia, uccelli, e rettili). Secondo l'andamento stagionale descritto per le zecche nelle aree endemiche per borreliosi di Lyme in USA ed in Europa (Yuval & Spielman, 1990), l'attività delle larve nel modello, e quindi l'assunzione di un pasto di sangue, è limitata ai tre mesi successivi alla schiusa (agosto, settembre, ed ottobre: estate I, nel diagramma, Figura 1), ed ai mesi di maggio e giugno dell'anno successivo (primav II). Questa transizione, da larve in cerca di ospite a larve nutrite, è data dal prodotto fra il numero di larve in cerca di ospite ed il tasso di attaccamento ad un ospite (TI), calcolato con l'equazione (1):

$$TI = \sum_o 1 - e^{-a\omega} \quad (1)$$

Il tasso di attaccamento è quindi uguale alla somma delle probabilità di nutrimento di una zecca su ciascuna delle specie ospite o in un'unità di tempo. Nell'equazione, e è la base dei logaritmi naturali, ed a è un parametro che descrive il rapporto fra la zecca e la specie ospite o . Secondo questo approccio, l'attaccamento di una larva ad un ospite vertebrato è descritto dalla distribuzione di Poisson, in cui il parametro $a\omega$ corrisponde al numero medio di ospiti della specie o trovati in un'unità di tempo. Di conseguenza, $e^{-a\omega}$ è uguale alla probabilità di zero eventi nell'intervallo di tempo considerato, ed $1 - e^{-a\omega}$ corrisponde alla probabilità di attaccamento all'ospite (e successivo nutrimento

to della zecca). I valori di a sono assegnati a ciascun gruppo di ospiti in base al loro ruolo nel nutrimento delle larve, riportato in letteratura (Sandberg *et al.*, 1992; Kurtenbach *et al.*, 1995).

Il 50% delle larve che hanno assunto un pasto di sangue muta allo stadio di ninfa, mentre le rimanenti larve muoiono in luglio, prima della schiusa della generazione successiva. La percentuale di muta negli Ixodidae è molto variabile in quanto influenzata dalle condizioni microclimatiche e da fattori legati all'ospite. In uno studio eseguito da Mannelli *et al.*, (1993) su *I. scapularis*, la percentuale di schiusa delle larve variava dal 32 al 97%. Una percentuale di muta del 50% è quindi una stima accettabile.

Per semplicità, il tasso di attaccamento all'ospite delle ninfe è mantenuto costante al 5% per “time step” di attività. Una prima coorte di ninfe si nutre nel periodo maggio-giugno (ninf I), mentre una seconda (ninf II) sverna e si nutre la primavera successiva. La sopravvivenza delle ninfe per più di un anno, e la conseguente possibilità che due generazioni siano contemporaneamente attive, è stata dimostrata (Yuval & Spielman, 1990).

Dopo l'assunzione del pasto di sangue, le ninfe I e II mutano allo stadio di adulti. Le zecche adulte possono nutrirsi in ottobre – novembre e da gennaio ad aprile. Il tasso di attaccamento all'ospite da parte delle zecche adulte è calcolato analogamente a quello delle larve (equazione 1), ma considerando solamente il Capriolo come specie ospite. Sia gli adulti nutriti in autunno che quelli nutriti in inverno – primavera, depongono 1000 uova che, schiudendosi in agosto, danno origine ad una nuova generazione di zecche.

2.1. Infezione delle larve con *Borrelia burgdorferi* sl.

La proporzione delle larve che acquisisce l'infezione a seguito del nutrimento sugli ospiti (BI), è calcolata come il rapporto fra la proporzione delle larve in cerca di ospite che si infetta su ospiti competenti, e la proporzione globale delle larve che si nutre (equazione 2):

$$BI = \frac{\sum_o p_o B_o I_o}{\sum_o p_o} \quad (2)$$

dove p_o = proporzione delle larve in cerca di ospite che si nutre sulla specie ospite o ; B_o = prevalenza dell'infezione da *Borrelia burgdorferi* sl nella specie ospite o ; I_o = proporzione delle larve che acquisisce spirochete a seguito del nutrimento su individui infetti della specie o . Il

prodotto B_oI_o è fissato a 0,7 per i topi ed a 0,2 per le altre specie. Le larve che si nutrono sui caprioli non si infettano e, nell'eq. 2, contribuiscono al solo denominatore ($B_oI_o=0$).

2.2. Simulazione

La simulazione inizia con la schiusa di 1000 uova che danno luogo ad altrettante larve in cerca di ospite nel mese di agosto. Sono considerati tre diversi scenari relativi alla composizione delle popolazioni ospiti. Nel primo scenario, sono presenti 50 topi/ha e 5 caprioli/100 ha. Nel secondo, sono presenti 30 caprioli/100 ha, mentre nel terzo, l'aumento della popolazione dei caprioli è accompagnato da una riduzione della popolazione dei topi a 12,5 individui/ha. La popolazione degli "altri ospiti" è costante (10 individui/ha) in tutte le simulazioni. I risultati delle simulazioni nei tre scenari sono messi a confronto per quel che riguarda: 1) il numero di ninfe I in cerca di ospite dopo dieci anni; 2) il tasso riproduttivo annuale, R,

della popolazione di zecche; 3) la prevalenza d'infezione da *B. burgdorferi* sl nelle ninfe in cerca di ospite.

3. Risultati

In tutti gli scenari considerati, il modello produce una crescita esponenziale della popolazione di *I. ricinus*. La simulazione con 50 topi/ha e 5 caprioli/100 dà luogo ad una lenta crescita della popolazione, con un tasso riproduttivo annuo $R=1,1$. Dopo 10 anni di simulazione, le 1000 uova iniziali danno origine a 93 ninfe I in cerca di ospite, in cui la prevalenza di *B. burgdorferi* sl è del 52% (Fig. 2).

Aumentando la popolazione dei caprioli a 30 capi/100 ha, si osserva una crescita della popolazione di zecche molto più rapida. Infatti, nel secondo scenario, R arriva 2,9 e, dopo 10 anni di simulazione, sono presenti 58652 ninfe I in cerca di ospite, e la prevalenza delle spirochete è ridotta al 32%. Riducendo la densità di popolazione dei topi (terzo scenario), si ottiene un

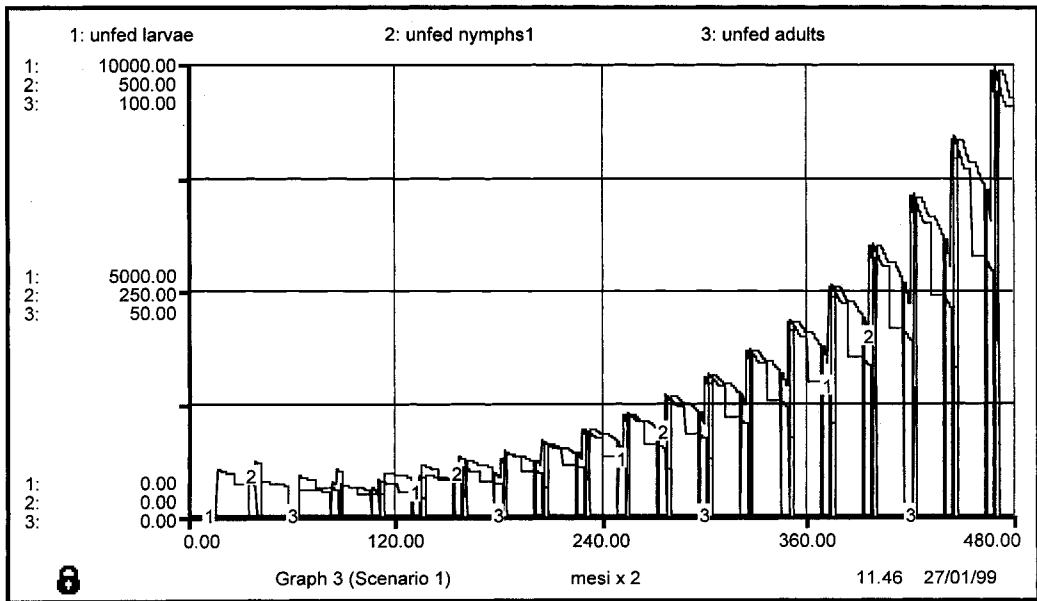


Fig. 1 – Diagramma semplificato del modello di simulazione della popolazione di *Ixodes ricinus*, costruito con STELLA II. Per chiarezza, sono riportate in dettaglio solo le relazioni che sono alla base dell’attaccamento all’ospite (e successivo nutrimento) delle larve. Il tasso di attaccamento all’ospite è determinato con la seguente sintassi: $1-EXP(-\alpha_{topi} \cdot topi) + 1-EXP(-\alpha_{Caprioli} \cdot Caprioli) + 1-EXP(-\alpha_{altri_ospiti} \cdot altri_ospiti)$, che corrisponde all’equazione 1. Tempo di inizio, durata, e periodicità annuale del “pasto sangue estate I” sono regolati da Sinwave 1: Delay (Sinwave(0,6,24),11). La funzione Delay ritarda l’attivazione, al tempo 11, di una fluttuazione sinusoidale di ampiezza 0,6 e periodo 24 (un anno). La sintassi $If(Sinwave_1 > 0,419) then(Larve_in_cerca_di_ospite \cdot tasso_attaccamento_all’ospite) else(0)$ limita l’attaccamento agli ospiti da parte delle larve all’intervallo di tempo in cui la fluttuazione, regolata da Sinwave_1, assume valori superiori a 0,419 (i mesi di agosto, settembre, ed ottobre).

tasso di crescita della popolazione delle zecche intermedia rispetto a quelle dei primi due scenari ($R = 2,1$), con 7461 ninfe in cerca di ospiti dopo 10 anni. La prevalenza di *B. burgdorferi* sl nelle ninfe è invece assai ridotta (20%).

4. Discussione

La costruzione di un modello con un ambiente grafico ha permesso di concentrare l'attenzione sugli aspetti ecologici del sistema piuttosto che sullo sforzo di programmazione (cfr. Legaspy *et al.*, 1997). Inoltre, con questo tipo di modello, è possibile rappresentare e simulare con una certa facilità sistemi complessi, caratterizzati da numerosi parametri (pur non raggiungendo i livelli di precisione e correttezza formale dei modelli matematico-analitici) (Hess, 1996).

Epidemiologi ed ecologi senza una conoscenza approfondita della matematica possono quindi utilizzare il modello per comprendere i rapporti fra le componenti del sistema in studio, e per generare ipotesi ed individuare gli aspetti sui quali indirizzare la ricerca (Kitron & Mannelli, 1994).

Normalmente, le unità fondamentali dei modelli epidemiologici sono individui che vengono classificati in base al loro stato sanitario rispetto alla malattia in studio (per esempio: suscettibili, malati, immuni) (Martin *et al.*, 1987). Per studiare la dinamica di trasmissione della borreliosi di Lyme, è stato invece costruito un modello della popolazione del vettore, *I. ricinus*. Infatti, la dinamica di popolazione della zecca, ed i rapporti fra il vettore e gli ospiti vertebrati e l'ambiente sono i principali determinanti ecologici del rischio di questa zoonosi. Inoltre, la popolazione di *I. ricinus*, caratterizzata da quattro stadi di sviluppo discreti, si presta particolarmente bene ad essere rappresentata con STELLA II. La simulazione ha dimostrato la coerenza logica del modello, dando origine ad una struttura della popolazione verosimile (Fig. 2) (cfr. Sandberg *et al.*, 1992).

L'obiettivo principale del modello era lo studio dell'effetto di cambiamenti numerici delle popolazioni di animali selvatici sulla frequenza di *B. burgdorferi* sl nelle zecche in cerca di ospiti. A questo scopo, ho utilizzato le conoscenze finora disponibili (ma non per questo definitive e valide per tutte le aree geografiche) che attribuiscono ai cervidi il ruolo più importante per il mantenimento della popolazione di *I. ricinus*, ed ai piccoli roditori il ruolo chiave per il mantenimento in natura di *B. burgdorferi* sl. La simulazione ha dimostrato che la popolazione di *I. ricinus* può andare incontro ad una rapida

crescita anche in condizioni di bassa densità di roditori. Questo è in disaccordo con quanto ipotizzato nella simulazione di Sandberg *et al.* (1992) (in cui i topi erano necessari per mantenimento di *I. scapularis*) a causa del più basso ruolo che gli autori americani avevano attribuito ai cervidi come ospiti per gli stadi immaturi delle zecche. In Europa, autori tedeschi hanno invece dimostrato che caprioli e daini possono fornire nutrimento a numeri elevati di larve di *I. ricinus* (Matuschka *et al.*, 1993). Risultati analoghi (sebbene preliminari) stanno scaturendo da ricerche in corso in Piemonte (Peyrot *et al.*, 2003).

Nel modello, l'aumento della popolazione dei caprioli provoca la riduzione della prevalenza di *B. burgdorferi* sl nelle zecche, dal 52% del primo scenario (5 caprioli / 100 ha) al 32% del secondo scenario (30 caprioli / 100 ha), a causa dell'incompetenza degli ungulati come serbatoi per le spirochete. Il rischio di infezione per l'uomo e gli animali suscettibili (per esempio, il cane) cresce però insieme all'abbondanza degli ungulati, in quanto queste specie amplificano notevolmente la popolazione di zecche (93 ninfe I in cerca di ospite nello scenario 1 contro 58652 ninfe I nello scenario 2). Questo risultato è in accordo con studi di campo eseguiti in Europa settentrionale (Gray *et al.*, 1992; Talleklint & Jaenson, 1996), e rappresenta quindi una validazione (anche se solo qualitativa) della simulazione.

La densità della fauna sul territorio può cambiare notevolmente in aree geografiche diverse e, nella stessa area geografica, può andare incontro ad ampie fluttuazioni temporali, sia per cause naturali (disponibilità di cibo ed ambiente idoneo, cicli naturali) sia per intervento dell'uomo. Il controllo numerico della fauna può quindi anche essere considerato un mezzo di prevenzione e controllo delle zoonosi. Di conseguenza, la conoscenza del ruolo di ogni specie di animali selvatici nel mantenimento di *I. ricinus* e nella trasmissione di *B. burgdorferi* sl è un importante obiettivo in ecopatologia della fauna.

Nella costruzione del modello, è stata dedicata un'attenzione particolare all'attaccamento all'ospite da parte delle larve, che è una fase critica per l'infezione delle zecche con le spirochete. Al contrario, il limite di questa versione preliminare del modello è la mancanza di un rapporto fra la prevalenza di *B. burgdorferi* sl nelle zecche in cerca di ospite e la prevalenza nei serbatoi (topi ed altri ospiti). La capacità dei serbatoi di trasmettere spirochete alle zec-

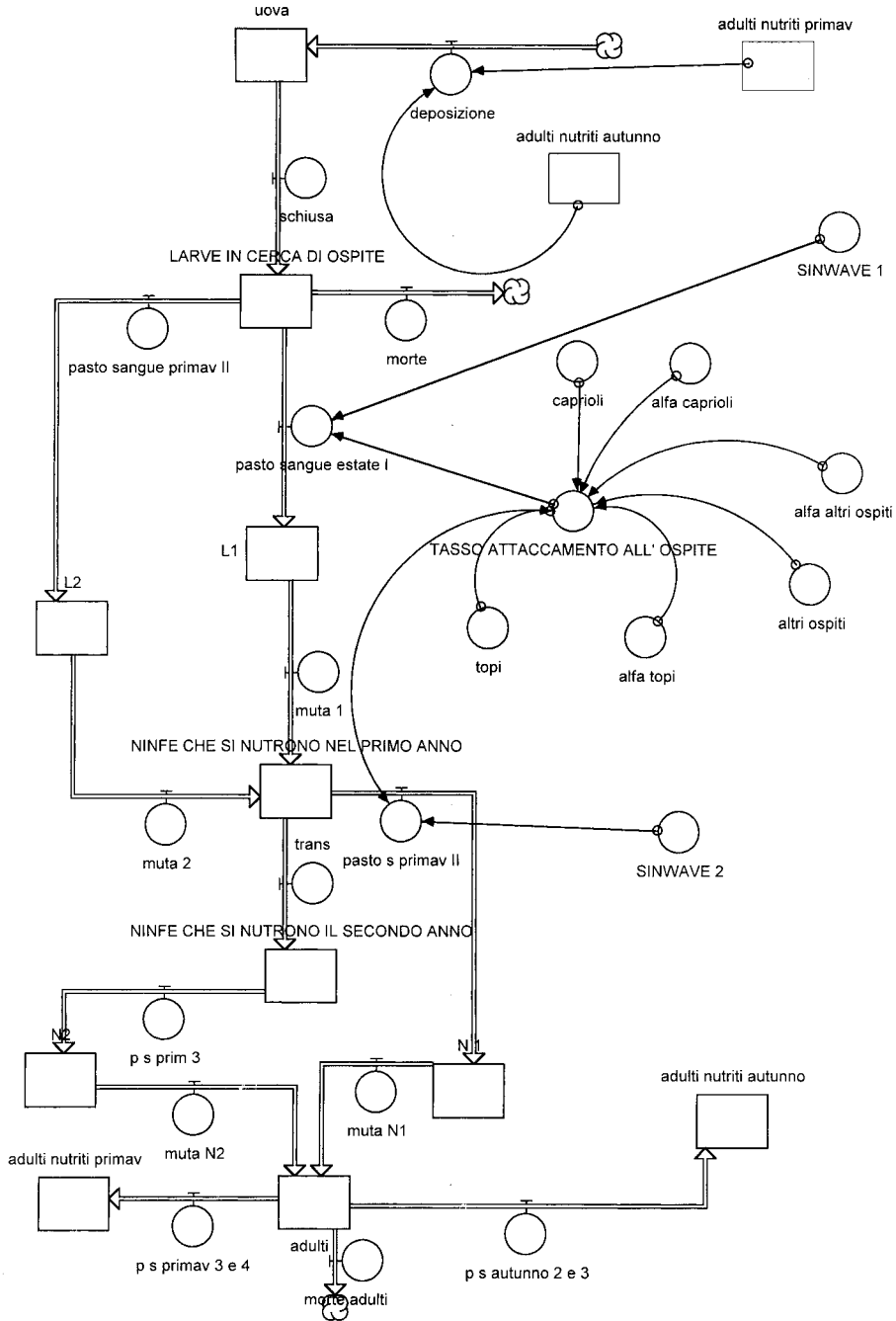


Fig. 2 – Numero delle zecche appartenenti agli stadi attivi di *I. ricinus* (larve, ninfe I, ed adulti), dopo 20 anni di simulazione del modello costruito con STELLA II, a partire dalla deposizione di 1000 uova, nello scenario 1 (50 topi / ha; 10 “altri ospiti” / ha; 5 Caprioli / 100 ha). In questo scenario, la crescita della popolazione è irregolare durante i primi 5 anni (120 “time steps”), e diviene esponenziale fra i 5 ed i 10 anni, con R=1,1.

che è quindi la stessa nei tre scenari. Sarà perciò necessario integrare il modello della popolazione delle zecche con uno relativo agli ospiti/serbatoi, la cui capacità di infettare le zecche possa variare con la frequenza ed il tempo dell'infestazione da parte di zecche infette (Talleklint *et al.*, 1993). Inoltre, l'andamento temporale delle attività della zecche, e quindi le transizioni da "in cerca di ospite" a "nutrite", e da uno stadio al successivo, può variare notevolmente nelle diverse aree geografiche ed influenzare la trasmissione di *B. burgdorferi* s.l. (Yuval & Spielman, 1990). In aree mediterranee, caratterizzate da inverni miti, per esempio, le zecche possono essere attive durante tutto l'anno, e l'inserimento di dati raccolti sul campo permetterà di adattare il modello a tale tipo di clima. Infine, utilizzando i risultati della simulazione per soli 10 anni, non è stato necessario inserire nel modello dei meccanismi di controllo densità-dipendenti della popolazione (per esempio, limitazioni alle cariche parassitarie sugli ospiti), che sarebbero necessari per tempi di simulazione più lunghi.

Bibliografia

- CINCO M., PADOVAN R., MURGIA R., POLDINI L., FRUSTERI L., VAN DE POL I., VERBEEK-DE KRUIF N., RIJPKEMA S. & MAROLI M. (1998A) - Rate of infection of *Ixodes ricinus* ticks with *Borrelia burgdorferi* sensu stricto, *Borrelia garinii*, *Borrelia afzelii* and group VS116 in an endemic focus of Lyme disease in Italy. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.*, 17: 90-94.
- CINCO M., PADOVAN R., MURGIA R., FRUSTERI L., MAROLI M., VAN DE POL I., VERBEEK-DE KRUIF N. & RIJPKEMA S. (1998B) - Prevalence of *Borrelia burgdorferi* infection in *Ixodes ricinus* in central Italy. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.*, 17: 134-135.
- ESTRADA-PENA A., DANIEL M., FRANDSE F., GERN L., GETTINBY G., GRAY J. S., JAENSON T. G. T., JONJEAN F., KAHL O., KORENBERG E., MEHL R. & NUTTALL P. A. (1998) - *Ixodes ricinus* strains in Europe. *Zent.bl. Bakteriol.*, 287: 185-189.
- FILIPPOVA N. 1990 - Taxonomic aspects of the Lyme disease agent vector (in Russo). *Parassitologia*, 24: 257-267.
- GENCHI C., RIZZOLI A. P., FABBI M., SAMBRI V., MANFREDI M. T., MAGNINO S., MORONI A., MASSARIA F. & CEVENINI R. (1994) - Ecology of *Borrelia burgdorferi* in some areas of northern Italy. In: Cevenini R, Sambri V, La Placa M (eds), *Advances in Lyme borreliosis research. Proceedings of the VI International Conference on Lyme Borreliosis*. Bologna: Società Editrice Esculapio, pp. 232-234.
- GERN L., ESTRADA-PENA A., FRANDSEN F., GRAY J. S., JAENSON T. G. T., JONJEAN F., KAHL O., KORENBERG E., MEHL R. & NUTTALL P. A. (1998) - European reservoir hosts of *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Zent.bl. Bakteriol.* 287: 196-204.
- GINSBERG H. S. (1988) - A model of the spread of Lyme disease in natural populations. *Ann. New York Acad. Sci.*, 593: 379-380.
- GRAY J. S., KAHL O., JANETZKI C. & STEIN J. (1992) - Studies on the ecology of Lyme disease in a Deer forest in County Galway, Ireland. *J. Med. Entomol.*, 29: 915-920.
- GRAY J. S., KAHL O., ROBERTSON J. N., DANIEL M., ESTRADA-PENA A., GETTINBY G., JAENSON T. G. T., JENSEN P., JONJEAN F., KAHL O., KORENBERG E., KURTENBACH K. & ZEMAN P. (1998) - Lyme borreliosis habitat assessment. *Zent.bl. Bakteriol.*, 287: 211-228.
- HESS G. R. (1996) - To analyze, or to simulate, is that the question? *Am. Entomol.*, 42: 14-16.
- JAENSON T. G. T. (1991) - The epidemiology of Lyme borreliosis. *Parasitology Today*, 2: 39-45.
- JAENSON T. G. T. & TALLEKLINT L. (1992) - Incompetence of roe Deer as reservoir of the Lyme borreliosis spirochete. *J. Med. Entomol.*, 29: 813-817.
- KIMURA K., ISOGAI E., ISOGAI H., KAMEKAWA Y., NISHIKAWA T., ISHII N. & FUJII N. (1995) - Detection of Lyme disease spirochetes in the skin of naturally infected wild sika Deer (*Cervus nippon yezoensis*) by PCR. *Appl. Envir. Microbiol.*, 61: 1641-1642.
- KITRON U. & MANNELLI A. (1994) - Modeling the ecological dynamics of tick-borne zoonoses. In: Sonenshine DE, Mather TN (eds), *Ecological Dynamics of Tick-Borne Zoonoses*. New York: Oxford University Press, VII: 198-239.
- KURTENBACH K., KAMPEN H., DIZIJ A., ARNDT S., SEITZ H., M., SCHAIBLE U., E. & SIMON M. (1995) - Infestation of rodents with larval *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) is an important factor in the transmission cycle of *Borrelia burgdorferi* s.l. in German woodlands. *J. Med. Entomol.*, 32: 807-817.
- LANE R. S. & BURGDORFER W. (1986) - Potential role of native and exotic Deer and their associated ticks (Acari: Ixodidae) in the ecology of Lyme disease in California, USA. *Zent.bl. Bakteriol. Hyg. A.*, 263: 55-64.
- LEGASPY B. C., CARRUTHERS R. I. & LARKIN T. S. (1997) - New graphical modeling environments—time to reconsider simulation modeling? *Am. Entomol.*, 43: 105-116.
- MANNELLI A., KITRON U., JONES C. J. & SLAJCHERT T. L. (1993) - *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) infestation on medium-sized mammals and blue jays in northwestern Illinois. *J. Med. Entomol.*, 30: 950-952.
- MANNELLI A., CERRI D., BUFFRINI L., ROSSI S., ROSATI S., ARATA T., INNOCENTI M., GRIGNOLO M. C., BIANCHI G., IORI A. & TOLARI F. (1999) - Low risk of Lyme borreliosis in a protected area on the Tyrrhenian coast, in central Italy. *Eur. J. Epidemiol.*, 15: 371-377.
- MARTIN S. W., MEEK A. H. & WILLEBERG P. (1987) - *Veterinary epidemiology: principles and methods*. Iowa State University Press, Ames, USA.
- MATHER T. N. & GINSBERG H. S. (1994) - Vector-host

- pathogen relationship: transmission dynamics of tick-borne infections. In: Sonenshine DE, Mather TN (eds), *Ecological Dynamics of Tick-Borne Zoonoses*. New York: Oxford University Press, IV: 3-19.
- MATUSCHKA F. R., HEILER M., EIFFERT H., FISCHER P., LOTTER H. & SPIELMAN A. (1993) - Diversionary role of hooved game in the transmission of Lyme disease spirochetes. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 48: 693-699.
- OLIVER, J.H., OWSLEY, M., HUTCHESON, H.J., JAMES, A. M., CHEN, C., IRBY, W.S., DOTSON, E.M., AND MCCLAIN & D.K. (1993) - Conspicuity of the ticks *Ixodes scapularis* and *I. dammini* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.*, 30: 54-63.
- PEYROT R., MANNELLI A., DE MENEGHI D. & MENEGUZZI P.G. (2003) - Indagini sul ruolo dei roditori selvatici e del capriolo come ospiti per *Ixodes ricinus* (Ixodidae). *J.Mt.Ecol.*, 7:XX-XX
- PIESMAN J., GRAY J. S. (1994) - Lyme disease/Lyme borreliosis. In: Sonenshine DE, Mather TN (eds), *Ecological Dynamics of Tick-Borne Zoonoses*. New York: Oxford University Press, XI: 327-350.
- RANDOLPH S. E. AND CRAINE N. (1995) - General framework for comparative quantitative studies on transmission of tick-borne diseases using Lyme borreliosis in Europe as an example. *J. Med. Entomol.*, 32: 765-777.
- SANDBERG S., AWERBUCH T. E. & SPIELMAN A. (1992) - A comprehensive multiple matrix model representing the life cycle of the tick that transmits the agent of Lyme disease. *J. theor. Biol.*, 157: 203-220.
- STELLA II (1990) - *User's guide*. High Performance Systems, Inc. Hanover, USA.
- TALLEKLINT L. & JAENSON T. G. T. (1994) - Transmission of *Borrelia burgdorferi* s.l. from mammal reservoirs to the primary vector of Lyme borreliosis, *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae), in Sweden. *J. Med. Entomol.*, 31: 880-886.
- TALLEKLINT L. & JAENSON T. G. T. (1996) - Relationship between *Ixodes ricinus* density and prevalence of infection with *Borrelia*-like spirochetes and density of infected ticks. *J. Med. Entomol.*, 33: 805-811.
- TALLEKLINT, L., JAENSON, T. G. T., MATHER & T. N. (1993) - Seasonal variation in the capacity of the bank vole to infect larval ticks (Acari: Ixodidae) with the Lyme disease spirochete, *Borrelia burgdorferi*. *J. Med. Entomol.*, 30: 812-815.
- TELFORD S. R., MATHER T. N., MOORE S. I., WILSON M. L. & SPIELMAN A. (1988) - Incompetence of Deer as reservoir of the Lyme disease spirochete. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 39: 105-109.
- WILSON M. L., DUCEY A. M., LITWIN T. S., GAVIN T A. & SPIELMAN A. (1990) - Microgeographic distribution of immature *Ixodes dammini* ticks correlated with that of Deer. *Med. Vet. Entomol.*, 4: 151-159.
- YUVAL B. & SPIELMAN A. (1990) - Duration and regulation of the developmental cycle of *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.*, 27: 196-201.