

Parasitenfauna aquatischer invasiver Fischarten in anthropogen veränderten
Flussökosystemen

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften

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

von
Sebastian Emde
aus Düsseldorf

Frankfurt am Main 2016
(D 30)

vom Fachbereich Biowissenschaften
der Goethe-Universität als Dissertation angenommen.

Dekanin: Prof. Dr. Meike Piepenbring
Gutachter: Prof. Dr. Sven Klimpel
Prof. Dr. Jörg Oehlmann

Datum der Disputation: 20.07.2016

Vorwort

Die vorliegende Dissertation ist in publikationsbasierter (kumulativer) Form angelegt und gibt einen zusammenfassenden Überblick über den Inhalt und wissenschaftlichen Kontext der von mir in Kooperation veröffentlichten, promotionsrelevanten Publikationen. Die Arbeit beinhaltet drei (ISI-) Publikationen, welche im Anhang (Kapitel 6) in chronologischer Reihenfolge aufgeführt sind und unter folgenden Titeln in den jeweiligen Fachzeitschriften veröffentlicht wurden:

- I **Emde S**, Kochmann J, Kuhn T, Plath M, Klimpel S (2014) Getting what is served? Feeding ecology influencing parasite-host interactions in invasive round goby *Neogobius melanostomus*. PLoS ONE 9(10): e109971.
- II **Emde S**, Rückert S, Kochmann J, Knopf K, Sures B, Klimpel S (2014) Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a “Trojan horse” strategy? Parasites and Vectors 7: 504.
- III **Emde S**, Kochmann J, Kuhn T, Dörge DD, Plath M, Miesen FW, Klimpel S (2016) Cooling water of power plant creates “hot spots” for tropical fishes and parasites. Parasitology Research 115: 85-98.

Die Einzelpublikationen werden im Ergebnisteil (Kapitel 2) separat zusammengefasst und anschließend übergreifend diskutiert (Kapitel 3). Im Verlauf dieser Arbeit sind die promotionsrelevanten Publikationen jeweils mit römischen Ziffern nummeriert (**I-III**) und dienen an entsprechender Stelle als Querverweise. Sämtliche weiteren Quellen sind dem Literaturverzeichnis zu entnehmen.

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	I
Abkürzungsverzeichnis	III
Abbildungsverzeichnis.....	IV
Einführung.....	1
1 Einleitung	7
1.1 Aquatische Ökosysteme und Parasiten	7
1.2 Aquatische Bioinvasion	9
1.3 Fallbeispiele aquatischer invasiver Arten in Deutschland	15
1.3.1 Ponto-kaspische Arten.....	16
1.3.2 Aquaristikindustrie - Tropische Arten in Deutschland	19
1.4 Zielsetzung der Arbeit	24
2 Ergebnisse	25
2.1 Emde S, Kochmann J, Kuhn T, Plath M, Klimpel S (2014) Getting what is served? Feeding ecology influencing parasite-host interactions in invasive round goby <i>Neogobius melanostomus</i> . PLoS ONE 9(10): e109971.....	25
2.2 Emde S, Rueckert S, Kochmann J, Knopf K, Sures B, Klimpel S. (2014) Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a “Trojan horse” strategy? Parasites and Vectors 7: 504.	28
2.3 Emde S, Kochmann J, Kuhn T, Dörge, DD, Plath M, Miesen, FW, Klimpel S. (2016) Cooling water of power plant creates “hot spots” for tropical fishes and parasites. Parasitology Research 115(1): 85-98.	31
3 Diskussion.....	35
3.1 Parasitenfauna und Parasitierungsmuster aquatischer Neozoen am Beispiel ponto-kaspischer und tropischer Fische.....	35
3.2 Die Nahrungsökologie invasiver Arten und ihre Relevanz für Parasit-Wirt-Beziehungen unter Berücksichtigung räumlicher und zeitlicher Aspekte	40
3.3 Risiken und Verbreitungspotential nicht-heimischer Parasiten durch eingeschleppte Fische	46

Inhaltsverzeichnis

3.4	Schlussfolgerungen und Ausblick	50
4	Zusammenfassung.....	54
5	Literaturverzeichnis	58
6	Anhang	73

Abkürzungsverzeichnis

%	Prozent	Kap.	Kapitel
&	und	km	Kilometer
°C	Grad Celsius	km ²	Quadratkilometer
bzgl.	bezüglich	km ³	Kubikkilometer
bzw.	beziehungsweise	L (1-4)	Larvenstadium (1-4)
ca.	circa	LZ	Lebenszyklus
cf.	lateinisch: Confer	m	Meter
CITES	Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora	m ³	Kubikmeter
d.h.	das heißt	ml	mittlere Intensität
DAISIE	Delivering Alien Invasive Species In Europe	Mio.	Millionen
DNA	Desoxyribonucleic Acid	Mrd.	Milliarden
DMI	disease-mediated invasion	n	Anzahl, Stichprobe
et al.	et alii	NCBI	National Center for Biotechnology Information
etc.	et cetera	NOBANIS	European Network on Invasive Alien Species
EW	Endwirt	P	Prävalenz, Probability
GISD	Global Invasive Species Database	pers.	persönlich
h	Stunde	s.	siehe
I	Intensität	s.o.	siehe oben
i.d.R.	in der Regel	s.u.	siehe unten
inkl.	inklusive	sog.	sogenannt
insges.	insgesamt	sp.	spezies
IAS	Invasive Alien Species	spp.	spezies pluralis
ISI	International Statistical Institute	t	Tonne
IUCN	International Union for Conservation of Nature and Natural Resources	u.a.	unter anderem
		WHO	World Health Organization
		z.B.	zum Beispiel
		ZW	Zwischenwirt

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Vergleichende Darstellung aquatischer nicht-heimischer Arten in Deutschland zwischen Küsten- (Nordsee und Ostsee) und Binnengewässern im Zeitraum von 1850-2006. Aufgetragen sind die Anzahlen aquatischer Arten, welche in dem angegebenen Zeitraum neu hinzugekommen sind. Verändert nach Gollasch und Nehring (2006).	14
Abbildung 2: Häufigkeit unterschiedlicher Verbreitungswege aquatischer nicht-heimischer Arten. Erfasst sind Arten der Jahre 1998-2000 europäischer Gewässer, deren Erstnachweise einem der hier aufgezeigten Vektoren zugeordnet werden konnte. Verändert nach Minchin und Gollasch (2002).	15
Abbildung 3: Einwanderungswege ponto-kaspischer Arten nach Europa (Bij de Vaate et al. 2002).	17
Abbildung 4: <i>Neogobius melanostomus</i> , die abundanteste von insgesamt fünf nicht-heimischen Grindelarten. Sie wurde in den Studien I und II auf ihre Nahrungsökologie und Parasitenfauna hin untersucht, Längenstandard = 2cm. Foto aus Emde et al. (2012).	19
Abbildung 5: Tropische Fischfauna des Gillbachs. Abgebildet sind die drei häufigsten, tropischen Fischarten, a <i>Amatitlania nigrofaciata</i> (Weibchen, untersuchte Fischart in Studie III), b <i>Poecilia reticulata</i> (Männchen), c <i>Ancistrus</i> sp. (Männchen), Längenstandard = 1cm.....	23
Abbildung 6: Lebenszyklus von <i>Anguillicoloides crassus</i> . Genereller Lebenszyklus von <i>A. crassus</i> (durchgehende Pfeile) und <i>Neogobius melanostomus</i> als zusätzlicher hochabundanter Zwischenwirt (gestrichelte Pfeile); verändert nach Emde und Klimpel (2015).....	48

Einführung

Seit der Entstehung des Lebens hat es stets Wechselbeziehungen zwischen artverschiedenen Organismen gegeben. Im Gegensatz zur mutualistischen Symbiose, bei der zwei Arten in einer jeweils voneinander profitierenden Wechselbeziehung stehen (z.B. Clownfisch und Seeanemone), entwickelte sich mit dem Parasitismus eine besondere Form der Symbiose, die sogenannte antagonistische Symbiose (Hiepe und Aspöck 2006). Hierbei profitiert nur einer der beiden Organismen, meist auf Kosten des anderen (Lucius und Loos-Frank 2008). Laut Definition sind Parasiten Organismen, die in oder an einem, meist größeren, artverschiedenen Wirt leben und diesen als Nahrungsquelle nutzen und schädigen (Mehlhorn und Piekarski 2002; Lucius und Loos-Frank 2008). Dabei erfolgt die Schädigung nicht nur durch Nährstoffentzug, sondern auch durch mechanische Zerstörung von Geweben und Zellen sowie durch Einwirkung toxischer Stoffwechselprodukte und Immunreaktionen, welche das Wirtsgewebe schädigen. Bakterielle Sekundärinfektionen sind dabei keine Seltenheit. Obwohl es bei einem Massenbefall auch zum Tod des Wirtes kommen kann, treten bei phylogenetisch lange bestehenden Parasit-Wirt-Beziehungen durch koevolutive Anpassungsprozesse (z.B. erhöhte Virulenz des Parasiten und gesteigerte Abwehrmechanismen des Immunsystems des Wirtes) meist nur geringfügige Schäden auf (Zander 1998; Mehlhorn und Piekarski 2002; Lucius und Loos-Frank 2008).

Parasitismus ist eine häufige und äußerst erfolgreiche Lebensform, die sich unabhängig voneinander in Tieren, Pflanzen, Pilzen, Bakterien und Viren, also in allen Organismenreichen der Erde entwickelt hat (Hiepe und Aspöck 2006; Nentwig et al. 2007). Parasiten sind aufgrund ihrer hohen Biodiversität und Abundanz ein integraler Bestandteil eines jeden Ökosystems. Schätzungen zufolge weisen mehr als 50% der Lebewesen zumindest zeitweise eine parasitische Lebensweise auf (Klimpel et al. 2003; Marcogliese 2005; Lucius und Loos-Frank 2008). Laut Lucius und Loos-Frank (2008) sind diese Schätzungen statistisch zwar nicht eindeutig belegt, aber aufgrund der Tatsache, dass auf jede nicht parasitisch lebende Art ein oder mehrere wirtsspezifische Parasitenarten kommen, durchaus nachvollziehbar. Die im Rahmen dieser Arbeit relevanten Parasiten des Tierreichs werden in protozoische (einzellige) und metazoische (mehrzellige) Parasiten unterteilt, wobei die metazoischen Parasiten weiter in Helminthen (Plathelminthes, Nemathelminthes, Acanthocephala, Annelida, Pentastomida) und Arthropoda (Chelicerata, Insecta,

Crustacea) aufgespalten werden (Mehlhorn 2012). Zusätzlich werden alle Parasiten in Endo- und Ektoparasiten unterschieden. Ektoparasiten sitzen auf der Körperoberfläche, etwa auf der Haut oder im Fell eines Wirtes und ernähren sich von Hautsubstanzen oder saugen Blut bzw. Gewebsflüssigkeiten. Parasiten können dabei stationär (z.B. Läuse) oder temporär auftreten (z.B. Stechmücken oder Wanzen). Endoparasitenarten können sämtliche inneren Organe (Magen-Darmtrakt, Leber, Lungen, Nieren, Gehirn etc.) sowie das Blut, Leibeshöhle und Gewebe befallen (Lucius und Loos-Frank 1997; Mehlhorn und Piekarski 2002).

Parasiten durchlaufen eine oftmals komplexe Entwicklung, bei der sie vom Ei über mehrere Larvenstadien zum adulten Tier heranwachsen, um sich dann erneut fortzupflanzen (Zander 1998). Sie haben entweder einen monoxenen Lebenszyklus (LZ), bei dem nur ein Wirt befallen wird und sich die Entwicklung des Parasiten auf direktem Wege vollzieht, oder, wie in den meisten Fällen, einen heteroxenen LZ, bei dem die unterschiedlichen Entwicklungsstadien der Parasiten ein oder mehrere Zwischenwirte (ZW) befallen, um ihren geeigneten Endwirt (EW) zu erreichen. Es muss also ein Wirtswechsel erfolgen, der einerseits mit einem hohen Risiko verbunden ist (z.B. höhere Anfälligkeit während des Wirtwechsels), andererseits aber auch Vorteile (z.B. bessere Verbreitung, Befall neuer Wirtsarten) mit sich bringt (Parker et al. 2003). Als EW werden diejenigen Wirte bezeichnet, in denen die Parasiten ihre Geschlechtsreife erlangen. In den ZW erfolgen die Entwicklungsprozesse der Larvenstadien, wobei zwei Entwicklungswege unterschieden werden: Typ 1 ohne eine ungeschlechtliche Fortpflanzung der Larven (z.B. bei Nematoden, Acanthocephalen und den meisten Cestoden) und Typ 2 mit ungeschlechtlicher Vermehrung (Metagenese), z.B. über sog. Sporozysten oder Redien bei Trematoden und einigen Cestoden (Zander 1998). Während die Eier oder Larvenformen des Typ 1 passiv über die Nahrungskette aufgenommen werden, besitzen die meisten Typ 2-Zyklen infektiöse Stadien, welche die Wirte aktiv penetrieren (z.B. Miracidien oder Cercarien) (Parker et al. 2003). Allgemein können ZW obligat (notwendig) oder aber fakultativ (nicht erforderlich) für den LZ sein (Lucius und Loos-Frank 1997; Zander 1998; Mehlhorn und Piekarski 2002). Obwohl viele Parasiten durch koevolutive Prozesse hoch wirtsspezifisch sind, treten besonders bei Arten mit breitem Wirtsspektrum sog. paratenische ZW (auch Transport- oder Stapelwirte genannt) auf, welche Larvenstadien von Parasiten meist durch infizierte ZW über die Nahrungskette aufnehmen und akkumulieren (Mehlhorn

und Piekarski 2002). In solchen Wirten erfolgt in der Regel keine weitere Entwicklung, weshalb diese für den LZ nicht zwingend erforderlich sind. Frisst ein geeigneter EW einen Stapelwirt, wird der EW jedoch gleich mehrfach befallen.

Einige Ektoparasiten wie beispielsweise Blutegel, Mücken oder Zecken sind in der Lage, bei der Blutmahlzeit Pathogene wie Bakterien und Viren, aber auch Stadien anderer Parasiten (meist Protozoen wie Coccidia, *Leishmania*, *Trypanosoma*) zu übertragen und werden daher auch als Vektoren bezeichnet. Diese dienen im Gegensatz zu paratenischen ZW häufig auch als EW (z.B. *Anopheles*-Mücke für Blutparasiten bei der Malaria). Durch ZW und Vektoren wird vor allem die Verbreitung eines Parasiten gewährleistet. Gelangen Parasiten in einen Wirt, in welchem sie ihren LZ nicht mehr aufrechterhalten können, wird auch von einem Fehlwirt gesprochen. Dabei kann entweder der Wirt ungeeignet für die Entwicklung des Parasiten sein, oder aber der weitere Übertragungsweg wird unterbrochen. Als Beispiel für Letzteres ist der Mensch zu nennen. Dieser kann für die Entwicklung von Larvenstadien der Gattungen *Echinococcus* oder *Toxoplasma* zwar als ZW dienen, wird aber i.d.R. nicht von den EW Wolf und Raubkatze gefressen und gilt deshalb hier als Fehlwirt (Mehlhorn und Piekarski 2002). Im Allgemeinen können Parasiten mit einem breiten Wirtsspektrum zwar mehrere Wirte nutzen, haben sich jedoch meist an eine Wirtsart besonders gut adaptiert, welche dann auch als Hauptwirt bezeichnet wird. In diesem kann der Parasit am längsten überleben, optimal heranwachsen bzw. sich reproduzieren (Lucius und Loos-Frank 1997).

Durch ihre Häufigkeit sowie Virulenz üben Parasiten einen enormen Selektionsdruck auf ihre Wirte aus, der sich entscheidend auf deren Evolution auswirkt (z.B. Lucius und Loos-Frank 1997). Sie beeinflussen die Biologie ihrer Wirte auf verschiedenste Art und Weise, sei es in der Verhaltensbiologie, Physiologie, Morphologie oder der Fortpflanzung (Marcogliese 2004). Dadurch kommt es zu einer, auf der jeweiligen Parasitenfauna eines Wirtes basierenden, ökosystemspezifischen Wirtsmortalität, welche die Population eines Wirtsorganismus regulieren kann (Marcogliese 2005). Neben dem Einfluss auf Populationsdynamiken bzw. ganzer Gemeinschaftsstrukturen geben Parasiten Wissenschaftlern aber auch Aufschluss über die Struktur des Nahrungsnetzes, die Biodiversität und den Umweltstress des Ökosystems in dem sie leben, und sind deshalb von gesellschaftlichem Nutzen (Lafferty 1997; Poulin und Morand 2000; Mackenzie 2002; Marcogliese 2004;

Marcogliese 2005). Anpassungen von Wirt und Parasit werden auch als koevolutionäres Wettrüsten (*coevolutionary arms race*) bezeichnet (Nentwig et al. 2007). So haben sich viele Parasiten mit einem engen Wirtsspektrum häufig auf nur eine oder wenige Wirtsarten spezialisiert, wodurch es zu einer starken Abhängigkeit kommt. Allerdings haben es Parasiten im Laufe der Evolution immer wieder geschafft, neben ihren Hauptwirten, neue Wirte in ihren LZ einzubeziehen (Parker et al. 2003). In zusätzlichen Wirten, sogenannten Nebenwirten, sind Entwicklungsprozesse, Reproduktion und Lebenserwartung zunächst eher suboptimal und spielen meist eine eher untergeordnete Rolle für den Fortbestand der jeweiligen Parasitenart. Dennoch können sie unter Umständen von großer Bedeutung sein, wenn beispielsweise nach einer Medikamentenbehandlung des Hauptwirtes (bei Nutztieren) der LZ des Parasiten durch die unbehandelten Nebenwirte nicht vollständig unterbrochen werden kann und es über diese zur Neuinfektion des Hauptwirtes kommt (Lucius und Loos-Frank 1997). Zusätzlich können auch Nebenwirte im Laufe der Evolution zu Hauptwirten werden, bei denen die Parasiten eine erhöhte Fitness, Überlebens- und Verbreitungsrate entwickeln können (Parker et al. 2003).

Parasiten treten praktisch in allen Nahrungsnetzen in sämtlichen trophischen Ebenen auf und können zusätzlich zu direkten trophischen Beziehungen zwischen ihren Wirten und anderen Organismen auch Langzeitinformationen über die Nahrungsökologie der Wirte liefern und so ökologische Fragen zur Wirtsdiät bzw. dessen Veränderungen klären (Marcogliese 2004). Ebenso sind über die jeweils nachgewiesene Parasitenfauna ontogenetisch bedingte Veränderungen in der Nahrungsökologie eines Wirtes nachzuweisen (Campbell et al. 1980). Des Weiteren können etwa durch Konkurrenz bedingte Nischenverschiebungen ganzer Wirtspopulationen (Dubois et al. 1996), aber auch Ausprägungen spezifischer Ernährungsmuster einzelner Individuen innerhalb einer Population aufgezeigt werden (Knudsen et al. 2004). Parasiten werden hauptsächlich herangezogen, um Unstimmigkeiten in Nahrungsnetz-Theorien zu lösen oder Nahrungsnetz-Modelle zu testen. George-Nascimento (1987) postulierte, dass Parasiten nützliche Indikatoren dauerhafter ökologischer Wechselbeziehungen sind, da sich ihre Lebenszyklen an sich wiederholende saisonale Muster und koevolvierte Räuber-Beute-Beziehungen angepasst haben.

Trotz großer Erfolge in Therapie und Prävention stellen durch Parasiten hervorgerufene Krankheiten heutzutage für den Menschen und seine Haus-/Nutztiere immer noch eine Bedrohung dar, vor allem bei sog. Zoonosen, bei denen sich Tiere und Menschen gegenseitig infizieren können (Mehlhorn 2012). Derzeit werden über 60% aller Infektionskrankheiten des Menschen von zoonotischen Erregern verursacht (Karesh et al. 2012). Neben bekannten Virusinfektionen wie Ebola, Gelbfieber oder Vogelgrippe sowie bakteriellen Zoonosen wie Milzbrand, Pest oder Tuberkulose sind zudem Infektionskrankheiten zu nennen, die durch protozoische und metazoische Parasiten hervorgerufen werden. Zu den wichtigsten gehören die Babesiose, Chagas-Krankheit, Leishmaniose, Malaria und Toxoplasmose sowie Ancylostomiasis, Anisakiasis, Askariasis, Diphyllobothriasis, Dirofilariose, Echinokokkose, Schistosomiasis, Trichinellose und Zystizerkose. Laut der Weltgesundheitsorganisation (WHO) kamen z.B. im Jahre 2015 allein durch Malaria etwa 438.000 von 214 Millionen infizierten Menschen ums Leben (WHO 2015). Insbesondere die Globalisierung sowie Klimaveränderung fördern zunehmend die Verbreitung von Parasiten und haben somit auch einen Anstieg von Infektionskrankheiten zur Folge. Daher sind Forschung und Entwicklung auf dem Gebiet der Parasitologie, vor allem aus ökologischer und gesundheitspolitischer Sicht, hochaktuell und wichtig (Hiepe und Aspöck 2006; Lucius und Loos-Frank 2008). Unterstrichen wird dies nicht zuletzt durch die Studie von Jones et al. (2008), bei der im Zeitraum von 1940-2004 von einem ernstzunehmendem Anstieg neu auftretender Infektionskrankheiten um das vier- bis fünffache berichtet wird.

Eine wichtige, eng mit der Globalisierung und Klimaveränderung verknüpfte Einflussgröße, welche die Verbreitung von Pathogenen (Parasiten, Bakterien, Viren etc.) unterstützt und sogar beschleunigt, ist die durch den Menschen verursachte Einschleppung von gebietsfremden Arten (Neobiota), nicht-heimischen Pflanzen- (Neophyten) und Tierarten (Neozoen) (Nentwig 2010). Schon im Mittelalter gab es Infektionskrankheiten, die durch die Einschleppung gebietsfremder Arten ausgebrochen sind. Das sicherlich bekannteste Beispiel aus dem 14. Jahrhundert ist der Ausbruch der Pest in Europa, bei der die über Handelswege eingeschleppte, aus Asien stammende Hausratte, die mit Pestbakterien infizierten Flöhe in die Siedlungen trug und infolgedessen etwa 25 Millionen Menschen starben. Trotz medizinischer Fortschritte sterben noch heute Menschen an der Pest. Zuletzt war sie gegen Ende 2014 in Madagaskar ausgebrochen, wo von 119 infizierten Menschen 40 starben.

(WHO 2014). Ein weiteres aktuelles Beispiel für eine ernstzunehmende, durch Neobiota übertragene Zoonose ist der über Waschbären (*Procyon lotor*) aus Nordamerika eingeschleppte Spulwurm *Baylisascaris procyonis*. Die Larven des Parasiten können auch den Menschen befallen und erhebliche Erkrankungen des Nervensystems, der Augen und des Gehirns hervorrufen (Gey 1998; Kazacos 2001).

Neobiotische Pathogene stellen nicht nur für den Menschen, sondern auch für die gesamte heimische Flora und Fauna eine Gefahr dar. In Europa und so auch in Deutschland kam es in den vergangen Dekaden vorwiegend in aquatischen Lebensräumen zu einer Faunenveränderung durch einen enormen Anstieg nicht-heimischer Arten, vornehmlich diverser Fisch-, Crustacea- und Molluskenarten, welche weitreichend in Ökosysteme und die darin ablaufenden Prozesse eingreifen (Gollasch und Nehring 2006; Strayer 2012). Neben ökonomischen Problemen (z.B. durch Schäden bzw. Ertragsverluste in Aquakulturen) sowie diversen negativen Einflüssen auf die heimischen Artengemeinschaften (z.B. durch Habitat- und Nahrungskonkurrenz) sind diese aquatischen Organismen ebenso als potentielle Krankheitsüberträger, insbesondere parasitärer Erkrankungen, anzusehen. Wie genau das Gefährdungspotential aquatischer nicht-heimischer Arten aussieht, ist von Gebiet zu Gebiet unterschiedlich und wurde daher im Rahmen dieser Dissertation mit besonderem Fokus auf gebietsfremde Fischarten in den deutschen Fließgewässern Rhein, Main und Gillbach näher betrachtet.

1 Einleitung

1.1 Aquatische Ökosysteme und Parasiten

Ein wesentliches Merkmal unserer Erde ist die Verfügbarkeit von Wasser, welches über 71% der Erdoberfläche bedeckt. Der Gesamtwasservorrat umfasst dabei etwa 1,4 Mrd. km³ freies, verfügbares Wasser und bildet in Kombination mit der Sonnenenergie die Grundlage allen Lebens (Wetzel 2001; Nentwig et al. 2007). Es haben sich aquatische Ökosysteme entwickelt, welche in marine (Salzwasser, Ozeane) und limnische (Süßwasser, Flüsse [lotisch] und Seen [lentisch]) Großlebensräume unterschieden werden. Im Gegensatz zu den Meeren, welche mit ihren rund 361 Mio. km² über 2/3 der Erdoberfläche bedecken, bringen es limnische Gewässer mit 2,5 Mio. km² auf weniger als 1%. Dennoch sind die im Vergleich zum Salzwasser geringen Wassermengen essentiell für die Versorgung und das Überleben terrestrischen Lebens. Ebenso erstaunlich dabei ist, dass sämtliche in limnischen Gewässersystemen vorkommende Arten über 10% der derzeit auf der Erde bekannten Biodiversität ausmachen, darunter etwa 1/3 aller Wirbeltiere inklusive der Hälfte von derzeit 33.100 beschriebenen Fischarten (Wetzel 2001; Strayer und Dudgeon 2010; Froese und Pauly 2015).

Ursprünglich waren die Lebenszyklen sämtlicher Parasiten an das Wasser bzw. an im Wasser lebende Wirtsorganismen gebunden und auch heute lebt eine außerordentliche Vielzahl von Parasitenarten im aquatischen Milieu (Lucius und Loos-Frank 2008). Hier übernehmen besonders Fische mit ihren vielseitigen Positionen im Nahrungsgefüge eine entscheidende Rolle als Wirte diverser Parasitenarten (Marcogliese 2005; Strayer und Dudgeon 2010; Froese und Pauly 2015). Fische nehmen dabei zunächst parasitische Larvenstadien über infizierte Nahrung (z.B. Crustacea, Mollusca, Insecta) auf, fungieren entweder selber als EW oder übernehmen eine zweite Zwischenwirtfunktion und geben die Parasiten wiederum über das Nahrungsgefüge an geeignete EW wie z.B. Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere weiter (Marcogliese und Cone 1997; Marcogliese 2004; Marcogliese 2005). Ein bekannter limnischer Vertreter ist der Fischbandwurm *Diphyllobothrium latum*, welcher Crustacea als erste ZW, Fische als zweite ZW und Säugetiere, einschließlich des Menschen, als EW nutzt (Mehlhorn 2012). Der Hechtbandwurm *Triaenophorus nodulosus* nutzt Fische sogar sowohl als ZW wie auch als EW (Molzen 2006).

Im Wissenschaftsfeld der aquatischen Ökologie werden Parasiten häufig als sogenannte Biomarker herangezogen. Anhand der Parasitierung kann beispielsweise das Wanderverhalten bestimmter Fischarten aufgezeigt werden (z.B. Beverley-Burton und Pippy 1977; Arthur und Albert 1993). Sogar die Anwesenheit von Prädatoren (Zander et al. 1993) oder saisonale Migrationen (Marcogliese und Scholz 1999) können durch Parasitierungsmuster erklärt werden. Einige Endoparasiten (Acanthocephala) sind sensiblere Bioindikatoren für Schwermetalle als ihre Fischwirte, wobei sie die Schwermetalle ihren Wirten entziehen können (Sures und Taraschewski 1995; Sures et al. 1999). Generell haben auch andere Umweltveränderungen, wie etwa Abweichungen physikalischer oder chemischer Eigenschaften des Wassers, oft unterschiedliche Effekte auf Parasiten, die sie und folglich auch ihre Wirte in Populationsgröße sowie Artenreichtum begünstigen oder benachteiligen. Beispielsweise reagieren Ektoparasiten oder Parasiten mit frei schwimmenden Larven (Miracidien, Cercarien, Oncomiracidien oder Nauplien) oft empfindlicher auf Veränderungen von Temperatur, Salinität oder Verschmutzungen als ihre Wirte, wodurch Veränderungen in Ökosystemen durch entsprechende Untersuchungen bereits frühzeitig erkannt werden können (Möller 1978; Landsberg et al. 1998). Entgegengesetzt entwickeln und vermehren sich einige Parasitenarten (besonders bei Monogenea und Protozoa) in belasteten Gewässern sogar besser und beeinträchtigen ihre Wirte durch einen Massenbefall zusätzlich (Koskivaara und Valtonen 1992; Overstreet 1997). Hohe Befallszahlen (Prävalenzen und Intensitäten) haben oftmals einen signifikanten Einfluss auf die betroffenen Wirtspopulationen (Anderson und May 1979; May und Anderson 1979), wodurch sie gesamte Nahrungsnetze und Ökosystemstrukturen verändern können (Dobson und Hudson 1986; McCallum und Dobson 1995). Untersuchungen zur Parasitenfauna können auch Aufschluss über Zusammenhänge zwischen Diversität und anthropogen verursachten Veränderungen, wie etwa dem Anstieg von CO₂-Emmissionen, geben. Ein Beispiel dafür geben die Studien von Cone et al. (1993) und Halmetoja et al. (2000), bei denen durch eine Versauerung bedingt, die Parasitendiversität bei Amerikanischen Aalen (*Anguilla rostrata*) und Flussbarschen (*Perca fluviatilis*) zurückging. Grund dafür war das Verschwinden von Digenea-Arten, welche säuresensitive Mollusken als obligate Zwischenwirte benötigen. Diese starben wiederum durch einen sinkenden pH-Wert.

Eine weitere wichtige, eng mit klimatischen, vor allem aber auch anthropogenen Einflüssen verknüpfte Rolle von Parasiten in Ökosystemen, beweisen Studien über Neozoen. Parasiten können entscheidend in Invasionsprozesse eingreifen, indem sie sich durch verschiedene Effekte unterschiedlich auf heimische sowie nicht-heimischen Arten auswirken. Dabei können Neozoen durch fehlende ZW einen Teil ihrer Parasitenfauna verlieren (Enemy-Release-Hypothese, Prenter et al. 2004), neue Parasiten auf die heimische Fauna übertragen (Parasite Spillover, Kelly et al. 2009a), oder als neue ZW für heimische Parasiten fungieren und so die Befallsraten heimischer Wirtsarten mit einer einzelnen Parasitenart erhöhen (Parasite Spillback (Kelly et al. 2009a). Außerdem können sie durch das Verdrängen geeigneter Wirte auch die Verbreitung und Befallsintensitäten einzelner Parasitenarten eindämmen oder diese sogar aus dem System entfernen, sofern die gebietsfremden Arten selbst nicht als neue Wirte fungieren können (Dilution-Effect, Kopp und Jokela 2007; Paterson et al. 2011). Die genannten Effekte können Neozoen Vorteile gegenüber heimischen Arten verschaffen und folglich Bioinvasionen begünstigen (Torchin et al. 2003). Besonders die Einschleppung neuer Parasitenarten kann durch fehlende koevolutive Prozesse zu starken Krankheitsbildern und hohen Verlustraten betroffener Wirtsorganismen führen. Ein bekanntes Beispiel für ein solches Ereignis ist die Einschleppung des Schwimmblasennematoden *Anguillicoloides crassus* Anfang der 1980er Jahre nach Deutschland. Von dort aus beeinflusste der ursprünglich an den Japanischen Aal (*Anguilla japonica*) angepasste Parasit die panmiktische Population des Europäischen Aals (*Anguilla anguilla*) durch enorm hohe Befallszahlen sowie Schadwirkung dramatisch und breitete sich innerhalb weniger Jahre europaweit aus (Neumann 1985; Würtz et al. 1996; Kirk 2003; Wielgoss et al. 2008).

1.2 Aquatische Bioinvasion

Biologische Invasionen gehören, vorwiegend durch die Entwicklung eines modernen Netzes von globalen Transport- und Handelswegen, zu den wichtigsten Umweltproblemen unserer Zeit und werden neben der beschleunigten Klimaerwärmung als gravierende Bedrohung der globalen Biodiversität angesehen (Vitousek et al. 1997; Sala et al. 2000; Leppäkoski et al. 2013; Lackschewitz et al. 2015). Nachfolgend werden kurz einige allgemeine Begriffe zur Invasionsbiologie erläutert sowie die wichtigsten Vektoren für aquatische Arten beschrieben.

Die in einem Lebensraum auf natürliche Weise entstandenen Arten, welche sich über einen langen Zeitraum an die belebte und unbelebte Umwelt angepasst haben, werden als „(ein)heimische“, „indigene“ oder „autochthone“ Arten bezeichnet sowie deren vielseitige Ausprägung (inkl. genetischer Vielfalt) mit dem Begriff Biodiversität beschrieben (Holljesiefken 2007; Nentwig 2010). Die Anpassungszeit in Mitteleuropa erfolgte hauptsächlich während der Wiederbesiedelung nach der letzten Vergletscherung vor rund 12.000 Jahren und entspricht bei sich einmal jährlich reproduzierenden Arten ebenso vielen Generationen.

Eine der treibenden Kräfte für eine stets fortwährende Evolution ist die natürliche Ausbreitung von Organismen, durch welche es zu neuen Artzusammensetzungen sowie Anpassungen kommen kann (Nentwig 2007). Dabei ist zu beachten, dass eine natürliche Ausbreitung in der Regel sehr langsam verläuft, da Klimazonen sowie biogeographische Barrieren wie z.B. Meere, Flüsse, Gebirge oder Wüsten Ausbreitungsgrenzen für eine Art darstellen können. Auch die Klimaerwärmung schafft neue mögliche Siedlungsgebiete. Durch das Wandern von Arten kann es schließlich zu einer Verschiebung bzw. einer Vergrößerung, aber auch einer Verkleinerung der ursprünglichen Ausbreitungsareale kommen. Obwohl der derzeitige Klimawandel unter anthropogenem Einfluss steht, handelt es sich um eine natürliche Verbreitung, sofern die Arten das neue Gebiet aus eigener Kraft besiedeln (Nentwig 2010). Im Gegensatz zur natürlichen Ausbreitung kann eine Ausbreitung von Arten auch direkt durch den Menschen geschehen. Anders als bei der natürlichen Ausbreitung erfolgt dies meist innerhalb sehr kurzer Zeiträume und über biogeographische Grenzen hinweg. Diese Arten werden zunächst als „allochthon“, „gebietsfremd“ oder „nicht-heimisch“ bezeichnet. Die meisten eingeschleppten Arten finden auf Dauer für sie ungünstige Bedingungen vor und sterben. Generell wird das beabsichtigte oder unbeabsichtigte Aussetzen gebietsfremder Arten als „Veränderung“ bzw. „Verfälschung“ von Flora und Fauna verstanden, da sich einige Arten etablieren und selbsterhaltende Populationen aufbauen können. Ohne ihre ursprünglich angepassten Gegenspieler bzw. regulierenden Mechanismen (z.B. Konkurrenz, Prädation und Pathogene) kann es nachfolgend zu einer rasanten, unkontrollierten Verbreitung mit hohen Populationsdichten der Neuankömmlinge kommen, meist auf Kosten heimischer Arten. Es wird dann auch von „invasiven Arten“ gesprochen, welche durch ihre meist negativen Interaktionen mit heimischen

Arten als Bedrohung der ursprünglichen Biodiversität eines Lebensraumes angesehen werden (Nentwig 2007). Neben den ökologischen Problemen kann dies auch eine ökonomische oder medizinische Relevanz zur Folge haben (Keller et al. 2011, s.u.). Eine von den Wissenschaftlern Williamson und Fitter aufgestellte Faustregel, die sog. Zehner-Regel oder auch "tens-rule", gibt an, wie hoch die Wahrscheinlichkeit einer Invasion durch die Einfuhr gebietsfremder Arten ist. Demnach wird angenommen, dass zunächst nur etwa 10% der eingeschleppten Arten überlebensfähig sind und vorübergehende Vorkommen bilden, von diesen sich dann nur 10% dauerhaft etablieren und von denen wiederum nur 10% invasiv werden (eine von 1000 Arten) (Williamson 1996; Williamson und Fitter 1996). Diese Regel gilt vorwiegend für Pflanzen. Bei Tieren sind die Etablierungs- und Ausbreitungswahrscheinlichkeiten höher anzusetzen und gelten zwischen Organismengruppen wie Insekten, Fischen, Vögeln und Säugetieren sowie deren Lebensräume als grundverschieden (Jeschke und Strayer 2005). Des Weiteren können sich gebietsfremde Arten gegenseitig begünstigen und kritische Prozesse auslösen, was auch als „Invasional-Meltdown-Theorie“ bezeichnet wird. Einer bisher unauffälligen nicht-heimischen Art könnten durch das Auftreten einer anderen eingeschleppten Art beispielsweise neue Nahrungsressourcen zur Verfügung gestellt werden und dadurch einen Invasionsprozess initiieren (Simberloff und Von Holle 1999). Mittlerweile gibt es internationale Datenbanken wie etwa die "Global Invasive Species Database" (GISD), welche nicht-heimische Arten auflisten und darüber aufklären. Datenbanken wie "European Network on Invasive Alien Species" (NOBANIS) und "Delivering Alien Invasive Species In Europe" (DAISIE) liefern Informationen (z.B. Fotos und Verbreitungskarten) über gebietsfremde Arten in Europa. Mit einer Auflistung von derzeit 12.122 nicht-heimischen Arten und Angaben zu 2440 Experten der Invasionsbiologie besitzt DAISIE sicherlich die aktuellste und umfangreichste Datenbank. DAISIE und GISD verfügen über Steckbriefe der jeweils 100 folgenschwersten invasiven Arten („100 of the worst“). Zudem weisen sog. weiße, graue und schwarze Listen auf nicht-heimische Arten hin, die in Deutschland bzw. Österreich entweder als ungefährlich, potentiell invasiv oder invasiv eingestuft werden (Nehring 2010).

Vornehmlich zur Nahrungssicherung haben die Menschen im Laufe ihrer Entwicklungsgeschichte schon immer Arten verbreitet. Für Europa werden diejenigen Arten als nicht-heimisch bezeichnet, welche seit dem Neolithikum (Jungsteinzeit, vor

ca. 6.000 Jahren) verbreitet wurden (Reise et al. 2006). Dieser Zeitpunkt kann als sogenannter Nullpunkt bezeichnet werden. Erst mit der Wiederentdeckung Amerikas im Jahre 1492 (die Wikinger entdeckten Nordamerika bereits um etwa 1.000 n.Chr., ohne dauerhafte Besiedelung) und der folgenden Kolonialzeit nahmen der Schiffsverkehr und die Handelsbewegungen weltweit zu, wodurch nicht-heimische Arten leicht auch über biogeographische Grenzen hinweg verbreitet wurden. So kann vor etwa 500 Jahren ein weiterer "Nullpunkt" gesetzt werden, um das eher neuzeitliche Phänomen der Verschleppung nicht-heimischer Arten von früheren historischen Prozessen zu trennen (Nentwig 2010). Seit der Aufteilung von europäischen Kolonialmächten Mitte des 19. Jahrhunderts kam es nochmals verstärkt durch den Transport von Kulturpflanzen und Nutztieren weltweit zu einem Anstieg von Floren- und Faunenveränderungen. Außerhalb ihrer Heimat fehlte den Europäern einerseits ihre gewohnte Tier- und Pflanzenwelt und andererseits entdeckten und importierten sie Arten, von denen sie überzeugt waren, dass diese auch für Europa von Nutzen seien. Nutztiere wie Schweine, Ziegen und Rinder wurden in fremde Ökosysteme eingeführt, welche insbesondere auf Inseln wie etwa Hawaii oder Galapagos die angestammte Fauna verdrängten, beispielsweise durch das Fressen von Eiern von Reptilien und am Boden brütenden Vögeln. Weiterhin wurden Jagdtiere angesiedelt mit ähnlich dramatischen Einflüssen auf die jeweilig heimische Flora und Fauna. Ein bekanntes Beispiel sind die Kaninchen in Australien mit verheerenden Auswirkungen auf die Vegetation (Nentwig et al. 2007). Ein weiteres, ebenfalls aus Australien stammendes Beispiel ist das Einführen nicht-heimischer Arten als biologische Waffe. So sollte die Aga-Kröte (*Bufo marinus*) gegen einen Zuckerrohrsäädling, den Käfer *Lepidoderma albohirtum*, eingesetzt werden. Der Import bewirkte jedoch auch den Rückgang endemischer Arten (Doody et al. 2009).

Generell haben nicht nur terrestrische sondern insbesondere auch aquatische nicht-heimische und vor allem invasive Arten weitreichende ökologische Folgen für ein Ökosystem. Dazu gehören beispielsweise die Störung von Interaktionen zwischen heimischen Arten oder Veränderungen von Habitat- und Nahrungsnetzstrukturen. Weiterhin kann es zu Veränderungen der genetischen Vielfalt durch das Verdrängen von Arten oder durch Hybridisierung mit heimischen bzw. anderen gebietsfremden Arten kommen. Ebenso ist die Einführung nicht-heimischer Parasiten und Krankheitserreger sowie eine Wirts- oder Vektorfunktion für

bereits existierende Pathogene möglich. Diese Effekte können in nächster Instanz auch dem Menschen schaden, sei es ökonomisch, beispielsweise durch Minderung der Erträge in der Fischerei oder Aquakulturen, gesundheitlich, oder auch durch Einschränkungen der gewohnten Lebensweise, etwa durch Störungen von Freizeitaktivitäten (Gollasch und Nehring 2006). Wie genau sich Populationen aquatischer nicht-heimischer Arten entwickeln, ob sie invasiv werden, wie das Gefährdungspotential aussieht und welche Auswirkungen sie auf die heimische Fauna haben, ist von verschiedenen biotischen und abiotischen Parametern abhängig, also räumlich (von Gebiet zu Gebiet) und zeitlich (z.B. jahreszeitlich) unterschiedlich und aktuell nicht vorhersehbar (Leppäkoski et al. 2013).

Innerhalb der aquatischen Ökosysteme werden vor allem räumlich begrenzte bzw. geschlossene Lebensräume wie Flüsse und Seen durch nicht-heimische Arten beeinträchtigt. Diese wurden beispielsweise zugunsten der Produktivität mit kommerziell interessanteren Fischarten besetzt, meist zu Lasten der heimischen, oftmals endemischen Fauna (Leppäkoski et al. 2013). Zu den sicherlich gravierendsten Beispielen gehören die Ostafrikanischen Seen (Malawi-, Tanganjika- und Viktoriasee), bei denen es vornehmlich durch das Aussetzen des Nil- oder Viktoriabarsch (*Lates niloticus*) zu einem Verlust mehrerer hundert endemischer Buntbarscharten (Cichlidae) kam (Ogutu-Ohwayo 1990; Nentwig et al. 2007).

Europaweit, und so auch in Deutschland, kam es besonders in den vergangenen Dekaden in den Binnengewässern zu einem außergewöhnlich hohen Anstieg aquatischer nicht-heimischer Arten, von denen sich eine erstaunlich hohe Anzahl etablieren konnte (Gollasch und Nehring 2006; Leppäkoski et al. 2013, Abbildung 1). Ein Grund dafür ist in Deutschland auch in der Fischerei und Aquakultur zu finden. Beispiele sind etwa das Einsetzen gebietsfremder Fischarten wie den asiatischen Graskarpfen (*Ctenopharyngodon idella*) oder die nordamerikanische Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*) als Zielfische für Angler. Beide Fischarten konkurrieren stark mit heimischen Fischarten, im letzteren Fall besonders mit der Bachforelle (*Salmo trutta fario*), (Baglinière und Maisse 1999). Zusätzlich zu dem bereits genannten Beispiel des eingeschleppten Schwimmblasennematoden *A. crassus*, ist der Import asiatischer Graskarpfen ein weiteres Beispiel für die weltweite Verbreitung von Parasiten durch den Fischbesatz. So führte der Cestode *Bothriocephalus acheilognathi*, eingeschleppt durch *C. idella*,

durch seine hohe Verbreitungsrate sowie Schadwirkung bei Jungfischen vorwiegend in deutschen Fischzuchten zu enormen Verlusten (Körtting 1975).

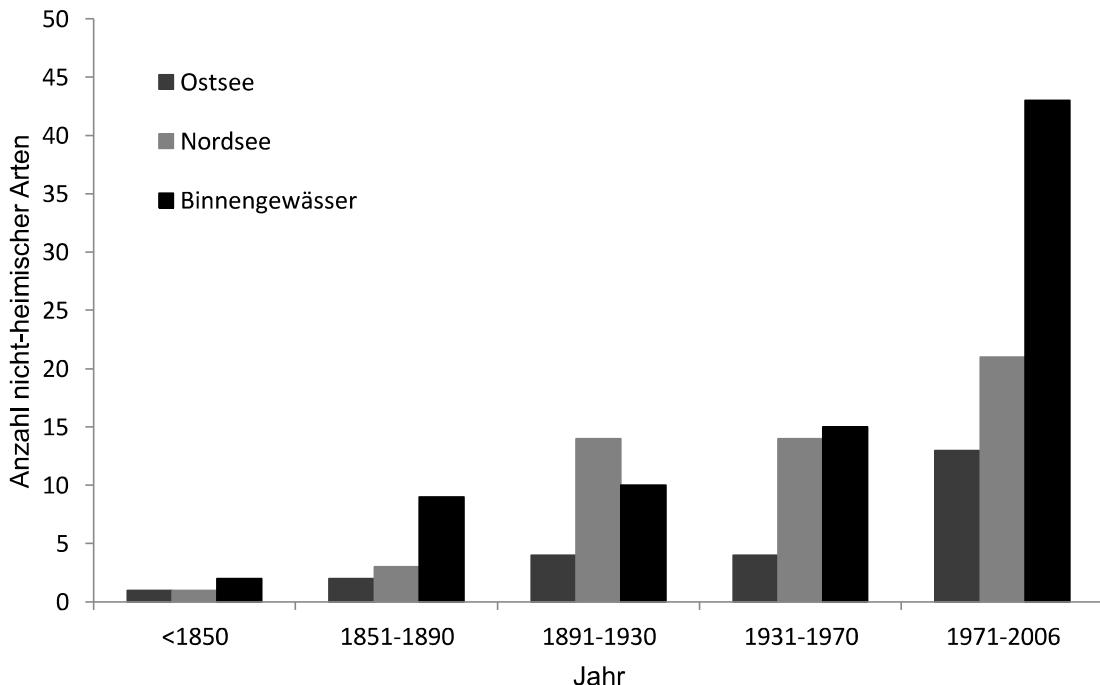


Abbildung 1: Vergleichende Darstellung aquatischer nicht-heimischer Arten in Deutschland zwischen Küsten- (Nordsee und Ostsee) und Binnengewässern im Zeitraum von 1850-2006. Aufgetragen sind die Anzahlen aquatischer Arten, welche in dem angegebenen Zeitraum neu hinzugekommen sind. Verändert nach Gollasch und Nehring (2006).

Neben der Fischerei und Aquakultur wird allerdings vor allem der Kanalbau zwischen einst getrennten Ökosystemen (Aufhebung biogeographischer Barrieren) und der damit in Zusammenhang stehende, stetig zunehmende Schiffsverkehr als Hauptgrund für den hohen Anstieg nicht-heimischer Arten angesehen. Diverse Fisch-, Mollusken- und Crustaceaarten werden dabei unbeabsichtigt, meist über das gegenüber äußeren Umweltbedingungen geschützte Ballastwasser der Schiffe sowie durch Schiffsaufwuchs, über sehr hohe Distanzen hinweg verbreitet (Minchin und Gollasch 2002; Gollasch und Nehring 2006; Leuven et al. 2009, siehe auch Abbildung 2). Containerschiffe nehmen dabei zu Stabilisierungszwecken jeweils zwischen 20.000-40.000 m³ Wasser auf, inklusive der in dem Wasser lebenden Organismen, und pumpen dieses am Zielort wieder ab. Hochgerechnet werden weltweit mehrere Milliarden Kubikmeter Wasser interkontinental ausgetauscht, was zu einer ständigen Einfuhr nicht-heimischer Arten führt (Nentwig et al. 2007). Auf diese Weise wurden beispielsweise im Jahre 1912 auch Larven der Chinesischen

Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis*) von Asien bis nach Deutschland verschleppt, von wo aus sich die Art europaweit stark verbreiten konnte (Clark et al. 1998).

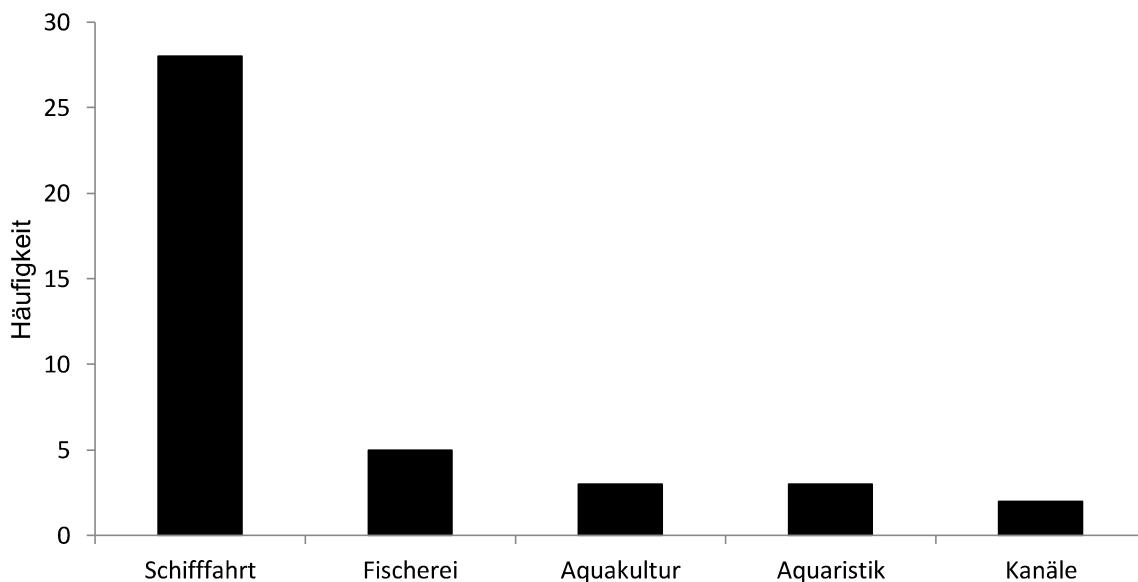


Abbildung 2: Häufigkeit unterschiedlicher Verbreitungswege aquatischer nicht-heimischer Arten. Erfasst sind Arten der Jahre 1998-2000 europäischer Gewässer, deren Erstnachweise einem der hier aufgezeigten Vektoren zugeordnet werden konnten. Verändert nach Minchin und Gollasch (2002).

Den größten Einfluss nehmen momentan hauptsächlich durch die Schifffahrt und Kanäle verbreitete Arten, welche ursprünglich aus dem Einzugsgebiet und den Brackwasserregionen des Schwarzen und Kaspischen Meeres stammen und einen enormen Selektionsdruck auf die heimische Biodiversität ausüben (Bij de Vaate et al. 2002; Gollasch und Nehring 2006). Aber auch die Aquaristik, beziehungsweise der Zierfischhandel und das damit in Zusammenhang stehende achtlose Aussetzen von Arten sowie das Entkommen aus Zuchtstationen sind Einschleppungswege nicht-heimischer Arten (Padilla und Williams 2004, Abbildung 2). In Anlehnung an diese beiden Ausbreitungswege sind auch die Themenkomplexe "Ponto-kaspische Arten" und "Aquaristikindustrie - Tropische Arten in Deutschland" gewählt, welche im Fokus dieser Dissertation stehen und als Fallbeispiele unter 1.3.1 und 1.3.2 weiter ausgeführt werden.

1.3 Fallbeispiele aquatischer invasiver Arten in Deutschland

Umfassende Analysen und Recherchen zeigen deutlich auf, dass Gewässer mit ihren Biozönosen einem hohen Selektionsdruck durch gebietsfremde Arten unterliegen. Im

Zeitraum von 1850-2006 sind in Deutschland insgesamt 141 aquatische, invasive Arten registriert worden, wobei der höchste Anstieg in limnischen Gewässersystemen verzeichnet worden ist. Dabei gelten mehr als zwei Drittel der Arten nicht nur als eingewandert, sondern als bereits etabliert und ein Fünftel sogar als invasiv (Gollasch und Nehring 2006). Diese Zahlen übersteigen die zuvor erwähnte Zehnerregel (Williamson 1996; Williamson und Fitter 1996). Die Verbreitung von nicht-heimischen Arten aus dem ponto-kaspischen Einzugsgebiet durch die Schifffahrt sowie der stets zunehmende Handel mit nicht-heimischen Tier- und Pflanzenarten (insbesondere in der Aquaristikindustrie) zählen zu den Hauptgründen dieses Anstiegs in Deutschland und werden daher nachfolgend näher beleuchtet.

1.3.1 Ponto-kaspische Arten

Im letzten Jahrhundert wurde der Gewässerausbau zu Gunsten des Handels europaweit vorangetrieben, wodurch innerhalb weniger Jahre einst isolierte Einzugsgebiete der Nord- und Ostsee, des Atlantiks und des Mittelmeeres mit denen des Schwarzen, Asowschen und Kaspischen Meeres (Ponto-Kaspis) durch Kanäle wie etwa dem Main-Donau-, Mittelland- oder Dortmund-Ems-Kanal verbunden wurden. Zu den bekanntesten Flüssen dieser Einzugsgebiete gehören beispielsweise Donau, Elbe, Rhein und Rhône im Westen bis hin zu Don, Newa und Wolga im Osten Europas (Galil et al. 2007; Panov et al. 2009; Leuven et al. 2009; Nentwig 2010). Damit waren gleichzeitig neue Langstreckenverbreitungswege für aquatische Arten geschaffen, welche sich entweder durch natürliche Mechanismen wie Wanderung und Drift verbreiteten, oder über die Schifffahrt im Ballastwasser oder durch das Anheften von Organismen bzw. deren Eiern an die Schiffswand verschleppt wurden (Bij de Vaate et al. 2002; van der Velde 2007; Panov et al. 2009). Etwa ein Viertel aller aquatischen, nicht-heimischen Arten Deutschlands stammen aus dem ponto-kaspischen Einzugsgebiet und sind über solche Kanalverbindungen, über den sogenannten Zentralen (Dnjepr-Weichsel-Oder-Elbe-Rhein) sowie Südlichen Korridor (Donau-Main-Rhein) nach Deutschland gelangt (Bij de Vaate et al. 2002; Gollasch und Nehring 2006, Abbildung 3).



Abbildung 3: Einwanderungswege ponto-kaspischer Arten nach Europa (Bij de Vaate et al. 2002).

Bereits auf dem Weg von der Ponto-Kaspis in Richtung Westen sollen auf dem Stand von 2010 mindestens 65 weitere Arten sein (Nentwig 2010). Bundeswasserstraßen wie Altmühl, Donau, Fulda, Lahn, Saar, Main und vor allem der Rhein als wichtigste Kultur- und Handelsachse Mitteleuropas, zeichnen sich durch eine besonders hohe Anzahl an Neozoen aus, wobei es sich neben wenigen Fischarten vermehrt um Arten des Makrozoobenthos, hauptsächlich Crustacea und Mollusca handelt (Tittizer et al. 2000; Eggers 2006; Nehring 2011; IKSР 2015). Zu den durch ihr hohes Invasionspotential bekanntesten Vertretern dieser Großgruppen zählen insbesondere die Schwarzmundgrundel (*Neogobius melanostomus*), der Höckerflohkrebs (*Dikerogammarus villosus*) und die Zebramuschel (*Dreissena polymorpha*). Alle drei sind äußerst eurypotente, konkurrenzkräftige Arten, kommen sowohl in Brack- als auch in Süßwassergebieten vor und erreichen in der Invasionsphase sehr hohe Populationsdichten. Dadurch kommt es in den meisten Neubesiedlungsgebieten zu einem hohen Konkurrenzdruck, gefolgt von einer hohen Verdrängungsrate heimischer Arten und somit zu einer Veränderung ganzer Nahrungsnetzstrukturen (Boehmer et al. 2001; Birnbaum 2011; Kornis et al. 2012; Rewicz et al. 2014).

Durch Ballastwassertanks verbreitet, tauchte *N. melanostomus* (Abbildung 4) im Jahre 1990 an beiden Seiten des Atlantiks gleichzeitig auf, in der Ostsee im Golf von Gdansk (Skóra und Stolarski 1993) sowie in den Great Lakes in Nord-Amerika

(Jude et al. 1992; Corkum et al. 2004). Von der Ostsee aus verbreitete sich *N. melanostomus* weiter bis in den ca. 100km langen Nord-Ostsee-Kanal. Bis heute hat die Invasion mit Deutschland, Dänemark, Finnland, Kanada, Kasachstan, Litauen, Niederlande, Österreich, Polen, Schweden, Schweiz, USA und Usbekistan mindestens 13 Länder erreicht (Kalchhauser et al. 2013; Froese und Pauly 2015). In den Rhein gelangte die Grundel von der Donau aus über die Verbindung des Rhein-Main-Donau Kanals (Freyhof 2003). *Neogobius melanostomus* ist die dominante von derzeit fünf nicht-heimischen Grundelarten in Deutschland und wird vor allem durch Baumaßnahmen des Menschen wie z.B. den Blocksteinschüttungen an den Flussufern begünstigt, in denen sie Schutz vor Fressfeinden sowie übermäßig viele Laichplätze findet (LFV Bayern 2015). Hinzu kommt eine kurze Generationszeit (2-4 Jahre), in der sich die Art im Gegensatz zu heimischen Fischarten sogar mehrmals im Jahr fortpflanzt. Zudem betreibt sie eine intensive Brutpflege, womit eine hohe Anzahl an Nachkommen garantiert ist. Im Rhein bestehen die Fänge der Fischer in jüngster Zeit bis zu 80% aus Schwarzmundgrundeln (Borcherding et al. 2013). Bisherige Studien schreiben *N. melanostomus* eine hohe ökologische Plastizität zu. Besonders bezüglich ihres Habitats und der Nahrungswahl gilt die Fischart als äußerst anpassungsfähig und übt während der Invasionsphase allein durch ihr massenhaftes Vorkommen einen besonders hohen Fraßdruck auf die heimische Fisch- (durch Nest- und Brutraub) und Invertebratenfauna aus (Kornis et al. 2012; Brandner et al. 2013b). Zusätzlich stellen vielerorts eine Reihe von gebietsfremden Invertebraten, hauptsächlich Amphipoden (z.B. *D. villosus*) oder Mollusken (z.B. *D. polymorpha*) eine ideale Nahrungsgrundlage dar. Allerdings haben sich einige heimische Fischarten wie Aal (*Anguilla anguilla*), Flussbarsch (*Perca fluviatilis*), Zander (*Sander lucioperca*) und Wels (*Silurus glanis*) sowie piscivore Vogelarten, wie der Kormoran (*Phalacrocorax carbo*) oder der Graureiher (*Ardea cinerea*), auf die Grundel als neue Nahrungsquelle eingestellt, sodass teilweise ein Anstieg von Räuberpopulationen mit den Grundelbeständen in Zusammenhang gebracht wurde (Jakubas 2004; Bzoma und Meissner 2005). Durch die hohe Anzahl einwandernder Arten unterliegt das heimische Nahrungsnetz derzeit einem fortschreitenden Implementierungsprozess ganzer ponto-kaspischer Nahrungsketten, bei dem die Schwarzmundgrundel ein wichtiges Bindeglied zu höheren Trophiestufen darstellt (LFV Bayern 2015).

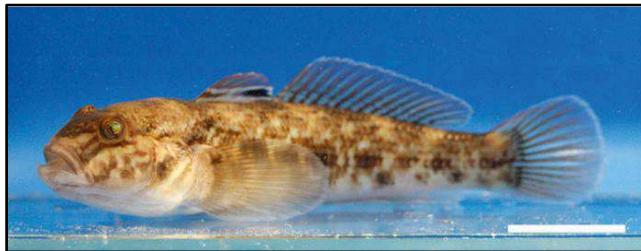


Abbildung 4: *Neogobius melanostomus*, die abundanteste von insgesamt fünf nicht-heimischen Grundelarten. Sie wurde in den Studien I und II auf ihre Nahrungsökologie und Parasitenfauna hin untersucht, Längenstandard = 2cm. Foto aus Emde et al. (2012).

Die hohe Abundanz sowie die Position der Schwarzmundgrundel im Nahrungsgefüge, macht sie auch aus parasitologischer Sicht hoch interessant, da sie die Wechselbeziehungen zwischen heimischen Wirts- und Parasitenarten stören und so die angestammte Parasitenfauna verändern könnte. Durch die Aufnahme infizierter ZW mit der Nahrung könnte sie dabei als EW- oder ZW für sowohl heimische als auch nicht-heimische Parasiten fungieren und so zu deren Verbreitung beitragen. Deshalb haben Wissenschaftler sowohl in ursprünglichen als auch neuen Verbreitungsgebieten bisher großes Augenmerk auf die Parasitenfauna von *N. melanostomus* gelegt und dabei mindestens 94 verschiedene protozoische und metazoische Parasitenarten nachweisen können (Kvach und Stepien 2008), wobei die Zahl durch aktuelle Studien weiter ansteigt (z.B. Francová et al. 2011; Kvach und Winkler 2011; Emde et al. 2012; Kvach et al. 2015). Studien über die Ernährungsgewohnheiten von *N. melanostomus* in deutschen Fließgewässern sind selten (Borcherding et al. 2013; Brandner et al. 2013b) und in Zusammenhang mit der Parasitenfauna bisher nur für Teile der Donau und des Rheins untersucht (Emde et al. 2012; Brandner et al. 2013b).

1.3.2 Aquaristikindustrie - Tropische Arten in Deutschland

Der Handel von nicht-heimischen Tier- und Pflanzenarten hat weltweit zu vielen Invasionen durch gebietsfremde Arten geführt. Neben dem Ex- und Import von Nutz- und Zierpflanzen sowie Kleinsäugern und Reptilien, nimmt besonders der Aquaristikbereich, in dem täglich unzählige Fisch-, Amphibien-, Krebs-, Schnecken-, Muschel- und Pflanzenarten in die ganze Welt verkauft werden, eine große Rolle bei der Verbreitung von aquatischen Arten ein (Rixon et al. 2005; Chucholl 2013). Die USA, West-Europa und Japan gelten als die größten Importeure für die genannten Gruppen. Allein in den USA geben etwa 11 Millionen Hobby-Aquarianer

ca. 25 Milliarden Dollar pro Jahr für die Aquaristik aus und die gesamte Aquaristikindustrie wächst weltweit jährlich um rund 14% (Padilla und Williams 2004). Solange die Organismen in abgeschlossenen Systemen wie Aquarien oder Gartenteichen verbleiben, gilt die Umwelt als ungefährdet. Dennoch kommt es immer wieder zu Ereignissen, bei denen fremde Arten unbeabsichtigt, etwa bei Überschwemmungen, aus Zuchtstationen oder Gartenteichen entkommen, oder aber vorsätzlich von Aquarianern ausgesetzt werden und so in die Umwelt gelangen. In den meisten Fällen bleiben solche Ereignisse aufgrund ungeeigneter Umweltbedingungen wie der Temperatur oder dem Salzgehalt ohne Folgen (Williamson und Fitter 1996; Jeschke und Strayer 2005). Trotzdem gibt es immer häufiger Nachweise von erfolgreich verbreiteten Arten. Es handelt sich dabei meist um euryöke, anpassungsfähige Arten, wie beispielsweise den weltweit verbreiteten Moskito-Fisch (*Gambusia holbrooki*, Deacon et al. 2011), welche sich durch Konkurrenz, Verdrängung oder Übertragung von Krankheitserregern wie Parasiten negativ auf die heimische Umwelt auswirken. Manche Arten, wie der Rotfeuerfisch *Pterois volitans* mit seinen giftigen Stacheln, können sogar dem Menschen gefährlich werden (Ruiz-Carus et al. 2006). Ein Vorteil, den ausgesetzte Tiere aus der Zierfischindustrie gegenüber den mit Ballastwasser verbreiteten Arten haben, ist, dass hauptsächlich adulte Tiere anstelle von Larven oder Jungtieren verbreitet werden und diese so eine höhere Überlebens- und Reproduktionsrate aufweisen. Neben diversen Pflanzen-, Crustacea- und Molluskenarten wurden bisher weltweit 115 Süßwasserfische durch den Zierfischhandel verbreitet (Padilla und Williams 2004).

Auch in Deutschland kam es durch den Zierfischhandel immer wieder zu ähnlichen Ereignissen, wobei die jeweiligen Arten meist aus Regionen stammten, welche den Klimazonen Deutschlands glichen. Das wahrscheinlich bekannteste Beispiel ist der Goldfisch *Carassius auratus*, eine Zuchtform der in Asien beheimateten Silberkarausche. Ausgesetzt, richtet die omnivore Art vor allem in Kleingewässern wie Tümpeln und Weihern großen Schaden an, indem sie durch das Fressen von Pflanzen sowie Eiern und Larven von Amphibien und Insekten das lokale Aussterben heimischer Arten vorantreibt (Meyer et al. 1998). Weitere Fischbeispiele sind der Blaubandbärbling *Pseudorasbora parva* oder Vertreter der Sonnenbarsche wie *Lepomis gibbosus* oder *L. cyanellus* (Wiesner et al. 2010, Rabitsch et al. 2013). Aus dem Bereich der Crustacea ist der in Deutschland

ursprünglich nur aus Aquarien bekannte Marmorkrebs zu nennen. Dieser Krebs ist eine sich durch Parthenogenese (Jungfernzeugung, Männchen sind nicht notwendig) fortpflanzende Form der ursprünglich in Florida beheimateten Art *Procambarus fallax* und hat aufgrund der ungewöhnlichen Art der Vermehrung ein sehr hohes Ausbreitungspotential. Zusätzlich zu den deutschen Gewässern kommt diese Art mittlerweile in verschiedensten Ländern der Welt vor wie z.B. Italien, Japan, Niederlande und Madagaskar (Martin et al. 2010b). Ebenso ist der Import von nordamerikanischen Flusskrebsen wie dem Signalkrebs (*Pacifastacus leniusculus*), dem Kamberkrebs (*Orconectes limosus*) oder dem Roten Sumpfkrebs (*Procambarus clarkii*) gegen Ende des 19. Jahrhunderts zu nennen. Sie wurden gehältert, um den Bedarf an Krebsen zu sichern, da sich der Bestand des Europäischen Flusskrebses zuvor durch Verschmutzungen und Gewässerverbauungen stark reduzierte. Viele dieser Tiere entkamen den Zuchtstationen oder wurden gezielt ausgesetzt und verbreiteten dadurch die Krebspest (s. Kap. 3.3, Oidtmann und Hoffmann 1998; Nentwig 2010).

Obwohl Ökosysteme in subtropischen oder gemäßigten Klimazonen durch ihre kühleren Jahreszeiten normalerweise gegen nicht-heimische Arten aus tropischen Ländern weitestgehend geschützt sind, gibt es Ausnahmen. Sog. „thermisch belastete Extremhabitare“ schaffen ganzjährig günstige Bedingungen und erlauben tropischen Arten, wenn auch meist nur lokal begrenzt, stabile, selbsterhaltende Populationen aufzubauen. Diese Extremhabitare befinden sich in der Regel entweder unterhalb von natürlichen, geothermischen Quellen, oder aber, wie in den meisten Fällen, an durch Industrieabwasser (z.B. Kühlwasser von Kohlekraftwerken) künstlich geschaffenen, permanenten Warmwasserzuflüssen. Kürzliche Ereignisse von Einschleppungen tropischer Arten in subtropische Gebiete beschreiben etwa das Auftreten des Papageienplatys (*Xiphophorus variatus*) in Texas, USA (Cohen et al. 2014) oder Tilapien (*Oreochromis niloticus*) in der Toskana, Italien (Piazzini et al. 2010). Ein Beispiel für geothermisch belastete Gewässer in gemäßigten Breiten ist der Warmbach bei Warmbad Villach in Kärnten/Österreich. Das auf natürliche Weise geothermisch aufgeheizte Wasser (24 bis 29°C) wird zunächst von einer Thermalanlage genutzt und anschließend eingeleitet. Der Fluss beherbergt eine diverse nicht-heimische, meist „exotische“ Flora und Fauna. Von derzeit neun tropischen Fischarten im Warmbach gehört der Juwelbuntbarsch (*Hemichromis letourneuxi*) zu den häufigsten Vertretern.

Einleitung

Die meisten dieser Tiere wurden von Aquarianern ausgesetzt, bzw. entkamen einer angrenzenden Zuchtanstalt (Petutschnig et al. 2008).

Einen ähnlich „exotischen“ Lebensraum bildet das Gillbach/Erft System, nordwestlich von Köln in Deutschland. Die ursprüngliche Quelle des durchschnittlich etwa 3m breiten und 30-80cm tiefen Baches wurde vor Jahrzehnten infolge des Braunkohletagebaus zerstört. Seither bezieht der Bach sein Wasser hauptsächlich von Deutschlands zweitgrößtem Kohlekraftwerk in Niederaußem (Klotz et al. 2013). Die neue Quelle leitet permanent auf 25 bis 30°C erwärmtes Wasser ein, wodurch eine erhebliche thermische Belastung des Gewässers in Form eines langsam abfallenden Temperaturgradienten entlang des 25km langen Baches erfolgt. Auch im Winter fallen die Temperaturen in Quellnähe nicht unter 19°C. Die Erft ist ebenfalls thermisch belastet und führt auch zur kalten Jahreszeit Wassertemperaturen von über 10°C (Hussner und Lösch 2005), bevor sie nach Zufluss des Gillbachs nur 4km später bei Neuss in den Rhein mündet. Seit Mitte der 1970er Jahre beherbergt das Gillbach/Erft System weitestgehend stabile Populationen verschiedenster nicht-heimischer Arten, darunter viele tropische Pflanzen (z.B. Vallisnerien wie *Vallisneria spiralis*), Crustacea (z.B. Garnelen wie *Neocaridina davidi* und *Macrobrachium dayanum*) und Fische (z.B. Buntbarsche wie *Amatitlania nigrofasciata*, Welse wie *Ancistrus* sp. sowie Guppys wie *Poecilia reticulata*, Abbildung 5) (Höfer und Staas 1998; Kempkes 2010; Klotz et al. 2013; Jourdan et al. 2014). Auch hier sind die Einführungen hauptsächlich auf die Zierfischindustrie bzw. das Handeln unbedachter Aquarianer zurückzuführen. Zusätzlich zu den genannten tropischen Arten kommen im Gillbach auch einige thermophile heimische Tier- und Pflanzenarten vor. Zu den Fischen zählen hier vor allem Döbel (*Squalius cephalus*), Barben (*Barbus barbus*) und Gründlinge (*Gobio gobio*), welche höchstwahrscheinlich mit den tropischen Arten konkurrieren (Jourdan et al. 2014). Diese untypischen, künstlichen Vorkommen von mehreren heimischen und nicht-heimischen Vertebraten- und Invertebratenarten werden auch als „novel communities“ (neue Gemeinschaften) bezeichnet (Williams und Jackson 2007; Lurgi et al. 2012).

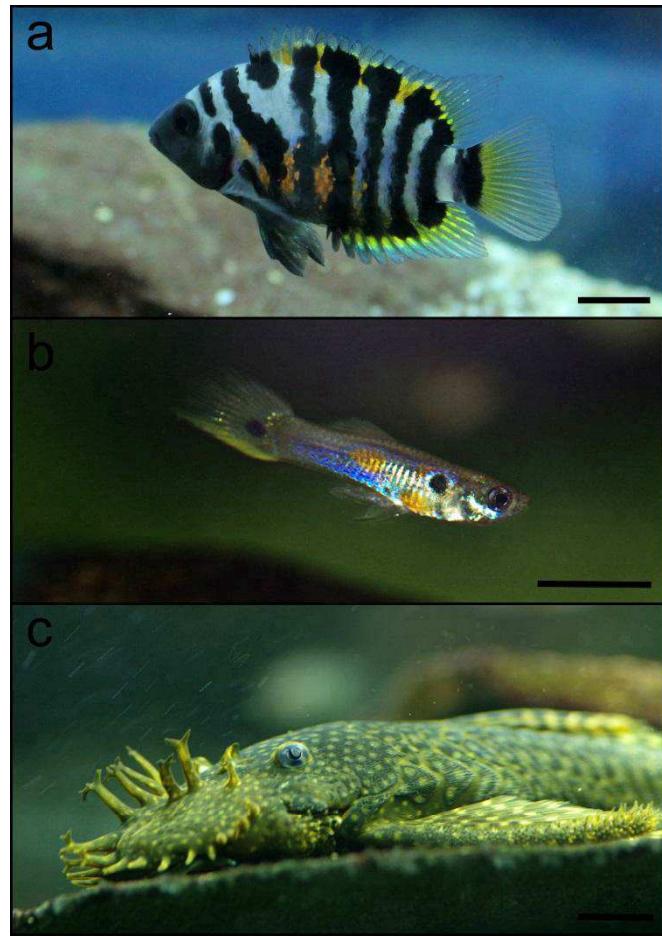


Abbildung 5: Tropische Fischfauna des Gillbachs. Abgebildet sind die drei häufigsten, tropischen Fischarten, **a** *Amatitlania nigrofasciata* (Weibchen, untersuchte Fischart in Studie III), **b** *Poecilia reticulata* (Männchen), **c** *Ancistrus* sp. (Männchen), Längenstandard = 1cm.

Während tropische Tierarten an die künstlich erwärmten Abschnitte der Gewässer gebunden sind und augenscheinlich erst mal keine Gefährdung darstellen, gelten sie dennoch als potentielle Wirte und Vektoren für heimische, besonders aber auch für nicht-heimische, evtl. sogar tropische Krankheitserreger wie Bakterien, Pilze, Viren und Parasiten. Vor allem nicht-heimische, thermotolerante Krankheitserreger könnten die thermischen Barrieren durchbrechen, indem sie heimische Wirtsarten in „novel communities“ befallen und so angrenzende Gewässer und Fischgemeinschaften gefährden. Risiken dieser Art sind in Deutschland bisher weitestgehend unerforscht.

1.4 Zielsetzung der Arbeit

Aquatische Ökosysteme unterliegen durch den Anstieg nicht-heimischer Arten einem Wandel, welcher weitreichende Folgen mit sich bringt. Zu diesen gehören Veränderungen von Interaktionsmustern, z.B. Konkurrenz um Habitat- und Nahrungsressourcen zwischen heimischen Arten und Neobiota inklusive der potentiellen Verdrängung einheimischer Arten, aber auch ein erhöhtes Risiko für die Einschleppung gebietsfremder Parasiten; beides kann zu Veränderungen des vorherrschenden Nahrungsnetzes sowie der Parasitenfauna führen.

Angesichts ihrer Bedeutung in den Lebenszyklen vieler Parasiten sowie im Nahrungsgefüge, wurde der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit auf nicht-heimischse Fische gelegt. Aufgrund der bisher unzureichenden Datengrundlage, stand eine detaillierte Analyse der Parasitendiversität zweier eingeschleppter Fischarten, *Neogobius melanostomus* (Pallas 1814, Schwarzmundgrundel) und *Amatitlania nigrofasciata* (Günther 1867, Zebrabuntbarsch) sowie deren Nahrungsökologie in den Fließgewässern Rhein, Main und Gillbach im Vordergrund.

Folgende Fragestellungen wurden dabei bearbeitet:

- Lassen sich beide Fischarten als neue End- und Zwischenwirte für sowohl heimische, als auch nicht-heimische Parasitenarten nachweisen? Welche Parasitierungsmuster treten dabei auf?
- Welches Nahrungsspektrum weisen nicht-heimische Arten in heimischen Gewässern auf?
- Welche ökologischen Effekte hat die Parasitierung und Nahrungsökologie der untersuchten Wirte auf die heimische Fauna?
- Welche Rolle übernehmen die untersuchten Arten bei der Verbreitung von Parasiten und wie ist das Risiko abzuschätzen?

Die Fragestellungen wurden unter Zuhilfenahme etablierter morphologischer sowie molekularbiologischer Methoden bearbeitet und statistisch ausgewertet. Die Ergebnisse dieser Arbeit sollen parasitologische Risiken und Konsequenzen, die durch das Einschleppen und Etablieren nicht-heimischer Fischarten auftreten, aufzeigen, um auch übergeordnet die Folgenabschätzung auf dem Gebiet der Invasionsbiologie zu verbessern.

2 Ergebnisse

Nachfolgend werden theoretischer Hintergrund, Methodik, Ergebnisse sowie Teilespekte der Diskussion der jeweiligen Einzelpublikationen separat zusammengefasst. Für detailliertere Informationen über Ergebnisse und Diskussion wird an dieser Stelle auf die im Anhang befindlichen Originalarbeiten verwiesen.

2.1 Emde S, Kochmann J, Kuhn T, Plath M, Klimpel S (2014) Getting what is served? Feeding ecology influencing parasite-host interactions in invasive round goby *Neogobius melanostomus*. PLoS ONE 9(10): e109971.

Zusammenfassung

Neben klimatisch bedingten Umweltveränderungen hat die Anzahl biologischer Invasionen in den letzten Jahren auch durch anthropogene Faktoren, insbesondere durch die Schifffahrt, stark zugenommen (Carlton und Geller 1993; Walther et al. 2002; Leprieur et al. 2008). Vor allem in Süßwasserökosystemen sind heimische Populationen über Konkurrenz- (Martin et al. 2010a), Räuber-Beute- (Dick und Platvoet 2000; Salo et al. 2007; Paolucci et al. 2013), oder Parasit-Wirt- (Prenter et al. 2004; Douda et al. 2013) Interaktionen besonders stark durch invasive Arten beeinträchtigt, wodurch auch komplexe Ökosystemfunktionen verändert werden können (Strayer 2012). Einige wissenschaftliche Studien haben sich bisher verschiedensten Fragestellungen gewidmet; beispielsweise wie invasive Räuber heimische Beutepopulationen beeinflussen (Witte et al. 1992; Kats und Ferrer 2003; Machida und Akiyama 2013), oder wie invasive Beutepopulationen heimische Beutegemeinschaften verändern (Ricciardi et al. 1996; Dick et al. 2002) und ob invasive Arten in das Beutespektrum heimischer Räuber integriert werden (Carlsson et al. 2009). Darüber hinaus haben sich einige Studien mit parasitologischen Effekten von in Beziehung zueinander stehenden heimischen und nicht-heimischen Arten beschäftigt (z.B. Prenter et al. 2004; Kelly et al. 2009a). In Ökosystemen mit hoher Anzahl an invasiven Arten haben sich jedoch bisher nur wenige Studien gleichzeitig mit Räuber-Beute-Interaktionen und Parasitierungsmustern unterschiedlicher trophischer Stufen beschäftigt (Emde et al. 2012; Brandner et al. 2013a; Locke et al. 2014), obwohl bekannt ist, dass die meisten Parasiten indirekte Lebenszyklen

besitzen und vorwiegend über die Nahrungskette in geeignete ZW oder EW gelangen (Rohde 2005; Busch et al. 2012).

Die Schwarzmundgrundel *Neogobius melanostomus* ist weltweit eine der häufigsten invasiven Fischarten und während der Invasionsphase durch enorm hohe Populationsdichten in der Lage, gesamte Nahrungsnetze zu verändern (Kornis et al. 2012; Brandner et al. 2013b). Im Rhein macht die Art bis zu 80% der Fischfänge aus (Borcherding et al. 2013), wodurch ein enormer ökologischer Einfluss zu erwarten ist. Die Nahrungsökologie von *N. melanostomus* unterscheidet sich in den verschiedenen Verbreitungsgebieten, wobei der ebenfalls aus dem ponto-kaspischen Raum eingewanderte Amphipode *Dikerogammarus villosus* häufig als hoch abundante Art des Makrozoobenthos sowie als wichtiger Beuteorganismus der Grundel in neu besiedelten Gebieten beschrieben wurde (Skora und Rzeznik 2001; Haas et al. 2002; Bernauer 2006; Rakauskas et al. 2008; Emde et al. 2012; Borcherding et al. 2013; Brandner et al. 2013a). Beide Arten fungieren als ZW für verschiedene Parasiten und tragen zur Verbreitung dieser bei, wodurch zunehmend auch die heimische Vertebraten- sowie Invertebratenfauna beeinflusst werden (Ondračková et al. 2010; Emde et al. 2012). Studien über die Ernährungsgewohnheiten und der damit zusammenhängenden Parasitenfauna von *N. melanostomus* sind selten und bisher nur auf einzelne Abschnitte der Donau und des Rheins beschränkt (Emde et al. 2012; Borcherding et al. 2013; Brandner et al. 2013a; Brandner et al. 2013b).

Um zeitlich bedingte Änderungen in der Nahrungsökologie von *N. melanostomus* und die Rolle verschiedener Amphipodenarten bei der Übertragung metazoischer Fischparasiten näher zu erforschen, wurden in dieser Studie Fisch- und Amphipodenproben aus Main und Rhein aus fünf aufeinanderfolgenden Monaten (Juni-Oktober) nahrungsökologisch sowie parasitologisch miteinander verglichen. Die Hypothesen waren, (a) dass *N. melanostomus* sich in beiden Flüssen über den gesamten Untersuchungszeitraum hauptsächlich von Amphipoden ernährt, und (b) die Verfügbarkeit der im jeweiligen Fluss beprobten Amphipodenarten auch der relativen Häufigkeit aus den zugehörigen Mageninhaltsanalysen der Grundeln entspricht. Des Weiteren war zu erwarten, dass (c) die monatlichen Parasitenbefallszahlen der Amphipoden und die monatlichen Raten der von *N. melanostomus* gefressener Amphipoden auch mit dem Parasitenbefall der Grundeln korrelieren. Zusätzlich sollte die bisher nur geschätzte Parasitenfauna in für

N. melanostomus nicht-heimischen Verbreitungsgebieten durch die Aufarbeitung von zwei neuen Gebieten (Main und Rhein) ergänzt werden.

Pro Probennahmestelle und Monat wurden 35 Schwarzmundgrundeln ($n_{\text{total}} = 350$) mit der Handangel gefangen, tiefgefroren und im Labor gewogen, vermessen sowie unter einem Binokular auf ihre Nahrungsökologie und Parasitenfauna untersucht. Zusätzlich wurden an denselben Flussabschnitten Amphipoden unter Anwendung der Kick-Sampling Methode nach Storey et al. (1991) beprobt ($n_{\text{total}} = 17.356$). Die Amphipoden wurden im Labor morphologisch bestimmt, vermessen und ebenfalls auf metazoische Parasiten untersucht. Isolierte Parasiten wurden nach der Herstellung von Glycerin-Dauerpräparaten nach Higgins und Thiel (1988) morphologisch unter dem Mikroskop bestimmt. Zusätzlich wurden einige Acanthocephalen molekularbiologisch mittels einer DNA-Sequenzanalyse und anschließendem Vergleich mit der DNA-Sequenzdatenbank „GenBank“ (NCBI) bestimmt. Die Befallszahlen wurden nach Bush et al. (1997) berechnet und mit den Statistikprogrammen SPSS und GraphPad Prism ausgewertet.

Die Mageninhaltsanalysen ergaben mit 16 verschiedenen Nahrungsbestandteilen für den Main und 18 für den Rhein ein jeweils breites Nahrungsspektrum, wobei die Nahrungszusammensetzung zwischen den Gebieten und den Monaten signifikant unterschiedlich ausfielen. Obwohl im Main Mollusken (50% im Juli) und insbesondere Insekten (79% im Juni) speziell im Frühsommer häufiger gefressen wurden, machten insgesamt Amphipoden in beiden Flüssen den größten Anteil der Nahrung aus (Main 45%, Rhein 71%). Die Amphipodenfauna bestand jeweils ausschließlich aus invasiven Arten und wurde im Main von *D. villosus* und im Rhein von *Echinogammarus trichiatus* dominiert, wobei in beiden Flüssen die Aufnahme von *D. villosus* als hauptsächliche Nahrungskomponente bestätigt werden konnte. Es konnte allerdings kein Zusammenhang zwischen der Verfügbarkeit der Amphipodenarten im Gewässer und der relativen Häufigkeit in der Nahrung der Grundeln festgestellt werden.

Insgesamt konnten nur drei metazoische Parasitenarten nachgewiesen werden, während die Parasitenfauna von *N. melanostomus* in ursprünglichen Verbreitungsgebieten meist mehr als zehn Parasitenarten je Standort aufweist (Kvach 2005). Während die Anzahl an Parasitenarten in anderen neu besiedelten Gebieten innerhalb der ersten Jahre rapide anstieg (z.B. Kvach und Skóra 2007), blieb die Parasitenanzahl im Vergleich zur Vorgängerstudie von Emde et al. (2012)

nahezu gleich. Dies unterstützt somit die eingangs beschriebene Enemy-Release-Hypothese und könnte ein Faktor für die starke Verbreitung sowie die anhaltend hohen Individuenzahlen dieser Gründelart im Rhein-Main System darstellen. Der Nematode *Raphidascaris acus*, als häufigster Parasit im Main ($P = 74\text{-}91\%$, $I = 1\text{-}24$), und der Acanthocephale *Pomphorhynchus* sp., als häufigste Art im Rhein ($P = 71\text{-}100\%$, $I = 1\text{-}118$), traten über den gesamten Probenzeitraum in beiden Flüsse auf, während Glochidien aus der Familie der Unionidae nur im Juni ($P = 54\%$, $I = 1\text{-}8$) und Oktober ($P = 38\%$, $I = 1\text{-}23$) im Main nachgewiesen werden konnten. Auffallend war, dass die mittlere Intensität von *Pomphorhynchus* sp. im Rhein (max. $ml = 34,6$) bis zu zehnmal höher war als im Main (max. $ml = 3,5$) und jeweils signifikant höher bei Weibchen als bei Männchen. Aus den zur Analyse von Infektionswegen untersuchten Amphipoden aus dem Feld konnte *Pomphorhynchus* sp. mit einer Prävalenz von $P = 0,15\%$ in *D. villosus* aus dem Rhein nachgewiesen werden und somit die von Emde et al. (2012) angenommene Funktion des Amphipoden als neuen ersten ZW für diese Parasitengattung bestätigen. Im Main gelang trotz hoher Individuendichte von *D. villosus* kein Nachweis, wodurch der erwartete Zusammenhang zwischen den Befallsintensitäten von Amphipoden und Gründeln nicht nachgewiesen werden konnte. Auch durch die Tatsache, dass die Befallsintensitäten der Gründeln aus Main und Rhein unabhängig von den Abundanzen der Amphipoden variieren, kann davon ausgegangen werden, dass eine nähere Untersuchung potentieller EW, besonders im Fall von *Pomphorhynchus* sp., die Auswirkungen auf die heimische Fischfauna (z.B. Spillback-Effekte) genauer erklären sowie neue Einblicke in die ökologischen Ursachen der unterschiedlichen Parasitierungsmuster von *N. melanostomus* bringen.

2.2 Emde S, Rueckert S, Kochmann J, Knopf K, Sures B, Klimpel S. (2014) Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a “Trojan horse” strategy? Parasites and Vectors 7: 504.

Zusammenfassung

Der Europäische Aal *Anguilla anguilla* gilt in vielen europäischen und asiatischen Ländern als kulinarische Delikatesse und ist deshalb von großer wirtschaftlicher Bedeutung. Seit dem dramatischen Rückgang der panmiktischen Aalpopulation Anfang der 1980er Jahre, wird der Aal nach großen wirtschaftlichen Einbußen in der Roten Liste der Weltnaturschutzunion IUCN als „vom Aussterben bedroht“ geführt.

Anthropogene Stressoren, wie der beschleunigte Klimawandel, Umweltverschmutzung, Überfischung und Habitatzerstörung aber auch sogenannte Turbinenverluste durch Wasserkraftanlagen, nehmen starken Einfluss auf die Aalbestände (ICES 2012). Zusätzlichen Druck üben aber auch biologische Faktoren aus; hervorzuheben sind hier vor allem eine erhöhte Prädation durch wachsende Bestände piscivorer Vögel (vor allem Kormorane) und Krankheiten. Wichtige Pathogene stellen Viren (z.B. *Herpesvirus anguillae*) oder Parasiten dar, wobei der invasive Schwimmblasennematode *Anguillicoloides crassus* die für den Aal gefährlichste Parasitenart darstellt (Sures und Knopf 2004; van Ginneken et al. 2005). Der Befall mit diesem Parasit führt zu inneren Entzündungen und einer signifikanten Beeinträchtigung der Schwimmblasenfunktion (Würtz et al. 1996) sowie einer reduzierten Schwimmleistung (Palstra et al. 2007). Dies hat fatale Auswirkungen auf die lange Laichwanderung zur Sargassosee, bei der die Aale tägliche Vertikalwanderungen zwischen 200-1.000 m Tiefe vollziehen (Aarestrup et al. 2009). Durch den unkontrollierten weltweiten Handel mit lebenden Japanischen Aalen (*A. japonica*) wurde der ursprünglich nicht-heimische Schwimmblasenparasit aus Taiwan nach Europa gebracht (Køie 1991; Wielgoss et al. 2008), wo er 1982 in Deutschland erstmals nachgewiesen wurde (Neumann 1985). Im Gegensatz zum Japanischen Aal war das Immunsystem des Europäischen Aals aufgrund fehlender Parasit-Wirt-Koevolution nicht auf den neuen Krankheitserreger angepasst, was besonders in den ersten Jahren europaweit zu enorm hohen Befallszahlen (bis zu 100%) führte. Innerhalb einer Dekade schienen sich erste Antikörper zu entwickeln, wobei die Befallszahlen dennoch bis heute häufig 50-90% betragen (Kirk 2003; Haenen et al. 2010). Aufgrund seiner hohen Ausbreitungsgeschwindigkeit und Pathogenität gewann *A. crassus* immer mehr an wirtschaftlicher und biologischer Bedeutung und wurde auf die Liste der 100 folgenschwersten invasiven Arten Europas gesetzt (Minchin 2008). Obwohl *A. crassus* für seinen EW *Anguilla* spp. hoch spezifisch ist, passt er sich an neue Wirtsgemeinschaften gut an, indem er eine Vielzahl verschiedener ZW in seinen LZ integriert. Als obligate erste ZW sind bisher 23 verschiedene Crustacea-Arten (meist Copepoden) für die Entwicklung bis zum infektiösen L₃-Stadium beschrieben (Lefebvre et al. 2012). Zusätzlich fungieren über 50 Arten Insekten, Amphibien und Fischen als paratenische ZW (Kirk 2003; Lefebvre et al. 2012), welche große Mengen an Larven in der Leibeshöhle und inneren Organen akkumulieren (Székely 1994; Székely et al. 1996). Auf diese Weise kann

die trophische Stufe zwischen den kleinen Copepoden und den großen räuberischen Aalen überbrückt werden, um alle Altersklassen der Aale zu infizieren. Das Eindringen einer L₃-Larve löst bei den meisten Fisch-Zwischenwirten jedoch eine Immunreaktion aus, wodurch die Larven abgetötet werden und somit eine Übertragung auf den Aal verhindert wird. Dennoch bleiben die Befallszahlen des Europäischen Aals mit *A. crassus* weiterhin sehr hoch.

In den letzten Jahren kam es in den großen europäischen Flüssen durch Neozoen zu Veränderungen der Biodiversität. Die derzeit häufigste, invasivste und deshalb auch populärste neozoische Fischart in den Flüssen Rhein und Main ist die Schwarzmundgrundel *Neogobius melanostomus*, welche ursprünglich im pontokaspischen Raum (Schwarzes und Kaspisches Meer) verbreitet war (Roche et al. 2013; Froese und Pauly 2015). Die Grundel übt einen starken Einfluss auf die heimische Biodiversität aus und ist als Parasitenüberträger bereits bekannt (z.B. Ondračková et al. 2005; Kvach und Skóra 2007; Emde et al. 2012), wobei *A. crassus* meistens nicht auftrat. Die einzige Ausnahme bilden zwei Studien von Kvach (2004) und Francová et al. (2011), welche Einzelnachweise aus der Leibeshöhle der Grundel als nicht relevanten Zufallsfund behandelten.

Im Rahmen der parasitologischen Untersuchungen über die Parasitenfauna der Schwarzmundgrundel (I), wurden neben den gefrorenen Fischproben zusätzlich frische Fischproben untersucht. Genau wie in den Forstproben zuvor, wurden Zysten des Acanthocephalen *Pomphorhynchus* sp. isoliert. Anders als in den Frostproben, konnten in den Zysten neben den Acanthocephalenlarven zusätzlich winzige, lebendige Nematodenlarven nachgewiesen werden, welche anhand klarer morphologischer Merkmale als L₃-Larven von *A. crassus* identifiziert wurden. Um einen Zufallsfund auszuschließen wurden insgesamt 60 weitere Schwarzmundgrundeln aus dem Rhein gefangen und in frischen Zustand (nicht eingefroren) unter dem Binokular auf sämtliche Parasitenarten untersucht sowie alle vorhandenen Kratzerzysten geöffnet, um das Phänomen zu überprüfen. Zur Artidentifizierung wurden Glycerinpräparate nach Higgins und Thiel (1988) angefertigt und diese später unter dem Mikroskop bestimmt. Die Bestimmung der Nematoden erfolgte nach der Beschreibung von Moravec (2013). Parasitologische Parameter wurden nach Bush et al. (1997) berechnet.

Insgesamt waren 88,3% der Grundeln mit Kratzerzysten befallen, wobei bis zu 69 dieser Zysten in einem Fisch gezählt wurden. Insgesamt wies jede dritte Grundel

($P = 31,7\%$) auch mit *A. crassus* infizierte Kratzerzysten auf, wobei bis zu 12 lebende Nematodenlarven zusätzlich zu dem Kratzer in den Zysten auftraten. *Anguillicoloides crassus* trat dabei ausschließlich innerhalb der Kratzerzysten auf und nicht wie bei anderen paratenischen ZW üblich in der Leibeshöhle oder der Schwimmblase verteilt, wo sie oft vom Immunsystem des Wirtes separat bekämpft und eingekapselt werden (Székely 1994; Székely et al. 1996). Die Funde legen nahe, dass mehrere Nematodenlarven offenbar zielgerichtet zusammen in einzelne Acanthocephalenzysten wandern, was möglicherweise für eine neue Lebenszyklusstrategie spricht. Die Studie liefert damit erste Hinweise, dass die Larven von *A. crassus* dem Einfluss des Immunsystems der Grundeln entgehen können, indem sie die größeren und widerstandsfähigeren Acanthocephalenzysten als "Trojanisches Pferd" nutzen. Dadurch sind sie für einen längeren Zeitraum geschützt und erhöhen die Chance, ihren nötigen EW, den Aal, zu erreichen. Dieses in zahlreichen Studien vorher offenbar übersehene Phänomen könnte als "fakultativer Hyperparasitismus" bezeichnet werden. Da die eingeschleppte Schwarzmundgrundel mittlerweile häufig von Aalen gefressen wird (eigene Beobachtung und persönliche Mitteilung von Franz Schwab, Berufsfischer), kann *N. melanostomus* aufgrund der neuen Erkenntnisse und seiner hohen Biomasse in Flüssen wie Rhein und Main als ernstzunehmender Überträger von *A. crassus* auf den Europäischen Aal angesehen werden. Dies würde auch die anhaltend hohen Befallszahlen der Aale mit *A. crassus* erklären. Ein ähnliches Phänomen ist auch in anderen mit Acanthocephalen befallenen Fisch-Zwischenwirten wie beispielsweise dem Kaulbarsch (*Gymnocephalus cernua*) zu erwarten und könnte die dauerhaft hohen Befallszahlen auch für Gebiete erklären, die frei von *N. melanostomus* sind.

2.3 Emde S, Kochmann J, Kuhn T, Dörge, DD, Plath M, Miesen, FW, Klimpel S. (2016) Cooling water of power plant creates “hot spots” for tropical fishes and parasites. Parasitology Research 115(1): 85-98.

Zusammenfassung

Heutzutage gehören limnische Gewässersysteme durch globale und anthropogene Faktoren, wie den Klimawandel mit veränderten Temperaturen, Niederschlagsmengen, Strömungs- und Abflusseigenschaften sowie Überfischung, Verschmutzung und Zerstörung der natürlichen Lebensräume, aber auch kleineren,

lokalen Änderungen hydrologischer und thermischer Regime weltweit zu den am stärksten bedrohten Ökosystemen (Dudgeon et al. 2006). Diese Veränderungen begünstigen häufig die Etablierung und Verbreitung nicht-heimischer oder sogar invasiver Arten, welche durch negative Einflüsse auf die heimische Biodiversität sowie Ökosystemfunktionen massive ökologische und ökonomische Schäden anrichten können (Martin et al. 2010a; Strayer 2012; Paolucci et al. 2013). Die meisten Einführungen nicht-heimischer Arten können auf Besatzmaßnahmen und die Verbreitung durch die Schifffahrt über das Meer oder durch Kanalsysteme zurückgeführt werden (Gollasch und Nehring 2006; Leuven et al. 2009). Darüber hinaus werden durch den kommerziellen Handel mit Haustieren und Zierpflanzen immer wieder nicht-heimische Arten eingeschleppt. Dies gilt besonders für die Aquaristik, bei der durch entkommene Tiere aus Zuchtstationen oder das absichtliche Aussetzen von Fischen, Invertebraten und Pflanzen gebietsfremde Arten leichtfertig verbreitet werden. Weltweit wurden so allein 115 Süßwasserfischarten verschleppt (Padilla und Williams 2004), und auch in Deutschland sind 5 von 15 nicht-heimischen Fischarten auf den Zierfischhandel zurückzuführen (Rabitsch et al. 2013). Insgesamt gibt es mehr Einschleppungen als erfolgreiche Invasionen, da viele Neuankömmlinge aufgrund unzureichender Lebensbedingungen keine dauerhaften, selbsterhaltenden Populationen aufbauen können (Williamson und Fitter 1996; Jeschke und Strayer 2005); gerade die Temperatur ist hierbei häufig der limitierende Faktor, besonders für tropische oder subtropische Arten. Aus diesem Grund können insbesondere in gemäßigten Klimazonen durch geothermische Quellen oder das Einleiten industrieller Ab-/Kühlwässer thermisch belastete Gewässer als echte „hot spots“ für „warm-adaptierte“, nicht-heimische Arten fungieren, da die Temperaturbedingungen ganzjährig relativ konstant bleiben und so das Überleben (sub-)tropischer Populationen gewährleisten. Während das Verbreitungsgebiet dieser Arten an die meist künstlich erwärmten Abschnitte eines Gewässers gebunden ist, sind Risiken wie die damit verbundene Einschleppung und Verbreitung nicht-heimischer (speziell tropischer) Krankheitserreger wie Bakterien, Pilze, Viren und Parasiten in angrenzende Gewässer und Fischgemeinschaften bisher unerforscht. Ziel dieser Studie war es daher, die Risiken und Konsequenzen, welche durch das Einschleppen und Etablieren tropischer Zierfische auftreten, aufzuzeigen und auch übergeordnet die Folgenabschätzung auf dem Gebiet der Invasionsbiologie zu verbessern.

Der Gillbach, ein Zufluss von Erft und Rhein, wird ausschließlich von ~30°C warmen Kühlwasser eines Braunkohlekraftwerkes gespeist und weist aufgrund der meist kühleren Umgebungstemperatur ein Temperaturgradient entlang des Flusslaufes auf. Seit über 40 Jahren beherbergt der Gillbach stabile Populationen einer Vielzahl (sub-)tropischer Tier- und Pflanzenarten und dient daher Wissenschaftlern als einzigartiges Modellsystem. Die abundanteste Fischart im Oberlauf des Gillbachs ist der Zebrabuntbarsch *Amatitlania nigrofasciata*, welcher ursprünglich aus Mittelamerika stammt und dieser Studie als Modellorganismus diente. Mittels Elektrofischerei wurden im Juli 2014 insgesamt 77 Individuen von zwei unterschiedlichen Probennahmestellen, S1 in Quellnähe bei ~30°C und S2 etwa 3km stromabwärts bei ~27°C, gefangen und im Labor auf ihre metazoische Parasitenfauna und Nahrungsökologie hin untersucht. Isolierte Nahrungsorganismen und Parasitenarten wurden morphologisch unter dem Binokular/Mikroskop bestimmt. Zusätzlich wurden einige ausgewählte Parasiten über eine DNA-Sequenzanalyse und anschließendem Vergleich mit der DNA-Sequenzdatenbank „GenBank“ (NCBI) molekularbiologisch bestimmt. Parasitologische Parameter wurden nach Bush et al. (1997) berechnet und die Befallszahlen mit den Statistikprogrammen „SPSS“ und „GraphPad Prism“ ausgewertet.

Aufgrund des unterschiedlichen Temperatur-Regimes wurden zwischen den beiden untersuchten Standorten (a) Unterschiede in der Nahrungsökologie und (b) durch die unterschiedliche Verfügbarkeit von Nahrungsorganismen und Ernährung folglich auch Variationen in der Zusammensetzung der Parasitenfaunen und deren Befallszahlen vermutet. Des Weiteren waren (c) durch die unterschiedliche Verteilung von heimischen und invasiven Wirtsarten auch andere Parasitierungsmuster von heimischen und nicht-heimischen Parasitenarten zu erwarten.

Die Nahrungsanalysen ergaben eine sowohl generalistische als auch opportunistische Ernährungsweise, bei der 26 verschiedene Nahrungsbestandteile aus acht Großgruppen unterschieden wurden. In der Nähe des Warmwassereinlaufs (S1) dominierte pflanzliche Nahrung, während 3km weiter unterhalb (S2) Insekten, Pflanzen und Crustacea zu ähnlichen Anteilen die Nahrungsgrundlage ausmachten. Obwohl direkte Prädation auf heimische Fischarten eine eher untergeordnete Rolle spielt, ist das Verdrängungspotential von *A. nigrofasciata* innerhalb des Verbreitungsgebietes durch ihr ausgeprägtes Territorialverhalten und die starke

Nahrungskonkurrenz als hoch einzustufen. Des Weiteren war die Wasserassel *Asellus aquaticus* ein häufiger Nahrungsorganismus bei S2 und wurde bei einer zusätzlichen Beprobung von 468 Wasserasseln als erster ZW für den heimischen Parasiten *Acanthocephalus anguillae* nachgewiesen. Dieser Kratzer befiel 100% der Buntbarsche (mittlere Intensität $ml = 40,69$) bei S2 und war aufgrund der zu hohen Temperaturen für die obligaten ZW bei S1 nicht vorzufinden. Zusätzlich wurden mit *Anguillicoloides crassus* (gemäßigt), *Bothriocephalusacheilognathi* (subtropisch) und *Camallanus cotti* (tropisch) insgesamt drei nicht-heimische, aus unterschiedlichen Klimazonen stammende, Parasitenarten nachgewiesen, von denen die beiden zuletzt genannten Arten höchstwahrscheinlich durch das Aussetzen von Aquarienfischen in den Gillbach gelangten. Von den nicht-heimischen Parasitenarten war *C. cotti* der häufigste Vertreter (S1, $P = 11,90\%$; S2, $P = 80,00\%$), welcher durch seine hohe Virulenz besonders in der Aquaristik bekannt ist und durch die generalistische und thermotolerante Lebensweise ein potentielles Risiko für die heimische Fischfauna darstellen könnte (Levsen 2001; Wu et al. 2007). Alarmierend ist, dass *C. cotti* im Gillbach bereits heimische Fischarten befällt. Dies konnte in dieser Studie bereits durch acht untersuchte Beifänge für den Gründling (*Gobio gobio*, $n = 2$) und den Döbel (*Squalius cephalus*, $n = 6$) bestätigt werden. Eine Ausbreitung in heimische Gewässer gilt als realistisch, wobei die tatsächliche Verbreitung, genaue Befallszahlen sowie Schadwirkung im Fokus zukünftiger Studien liegen sollten. Im Gegensatz zu *C. cotti*, ist die Schädlichkeit von *B. acheilognathi* auf heimische Fischarten bereits länger bekannt (Körting 1975). Der Cestode wurde jedoch in dieser Studie nur einmal nachgewiesen und ist daher wahrscheinlich nur von untergeordentem Risiko für die Fauna des Gillbachs. *Acanthocephalus anguillae*, *A. crassus* und *C. cotti* wurden erstmalig in *A. nigrofasciata* nachgewiesen.

3 Diskussion

In der vorliegenden Dissertation wurden drei Einzelpublikationen vorgestellt, welche sich unter Zuhilfenahme nahrungsökologischer Aspekte hauptsächlich mit der Parasitologie aquatischer nicht-heimischer Arten beschäftigen. Im Fokus standen dabei die metazoischen Parasitenfaunen der beiden Fischarten *Neogobius melanostomus* (I, II) und *Amatitlania nigrofasciata* (III). Die wichtigsten Ergebnisse der Einzelpublikationen werden in der nachfolgenden Diskussion aufgegriffen und unter den einleitend genannten Fragestellungen zusammenfassend und übergreifend erörtert sowie Schlussfolgerungen und Ausblicke formuliert.

3.1 Parasitenfauna und Parasitierungsmuster aquatischer Neozoen am Beispiel ponto-kaspischer und tropischer Fische

Aquatische, nicht-heimische Arten können zu weitreichenden Veränderungen heimischer Ökosysteme bis hin zu einem Verlust der heimischen Biodiversität führen (Strayer 2012). Während der Einführungs- und Etablierungsphase von Neozoen wird der Verlust von koevolvierten Gegenspielern wie Konkurrenten oder Prädatoren als einer der entscheidenden Faktoren für eine erfolgreiche Invasion gesehen, auch bekannt als Enemy-Release-Hypothese (Keane und Crawley 2002; Prenter et al. 2004, siehe aber auch Heger und Jeschke 2014 und Prior et al. 2015 für eine Neubetrachtung dieser Hypothese). Dazu gehört auch der Verlust von Pathogenen bzw. Parasiten. Einwandernde Arten können beispielsweise aufgrund fehlender ZW einen Teil ihrer ursprünglichen Parasitenfauna verlieren und so eine geringere Parasitendiversität als in ihren einheimischen Gebieten aufweisen (Torchin et al. 2003).

Bei den im Rahmen dieser Dissertation durchgeföhrten Untersuchungen von zusammengefasst 410 Schwarzmundgrundeln aus den Flüssen Rhein und Main wurden insgesamt vier Parasitenarten nachgewiesen (I, II). Dies ist im Vergleich zum Ursprungsverbreitungsgebiet, der Schwarzmeerregion (insges. sind 72 Parasitenarten bekannt, bei durchschnittlich mehr als zehn pro Standort), eine sehr niedrige Zahl (Kvach 2005; Kvach und Stepien 2008), weist aber im Vergleich zu einer vorangegangenen Pilot-Studie aus dem Rhein von Emde et al. (2012) kaum Unterschiede auf. Die geringe Anzahl an Parasitenarten unterstützt die Ergebnisse von Kvach und Stepien (2008) aus den Great Lakes der USA und spricht für die Enemy-Release-Hypothese. Die Autoren wiesen in dem Zeitraum von 1994-2006 an

verschiedenen Standorten für *N. melanostomus* insgesamt 22 Parasitenarten nach und erklärten die Hypothese in diesem Zusammenhang als bestätigt. Begründet wurde dies hauptsächlich durch eine, an den jeweilig untersuchten Standorten über die Jahre hinweg, konstant niedrig gebliebene Parasitierung (bezüglich der Artendiversität und der Befallszahlen) sowie der Tatsache, dass die Grundeln keine Parasiten aus ursprünglich heimischen Gebieten aufwiesen. Beides konnte auch für das Rhein-Main-System bestätigt werden (**I**, **II**). Auch Untersuchungen aus der Ostsee (Golf von Dansk) ergaben eine niedrige Parasitendiversität, wobei die Anzahl von anfänglich vier Parasitenarten innerhalb von zwei Jahren auf zwölf anstieg (Kvach und Skóra 2007).

Neben dem Verlust der ursprünglichen Parasitenfauna und einer häufig geringeren Anzahl an Parasitenarten spielen für die Etablierung einer eingeschleppten Art im neuen Verbreitungsgebiet auch die Befallszahlen (Prävalenz, Intensität) mit Parasiten eine Rolle. Diese fallen häufig geringer aus als im Ursprungsgebiet und machen gebietsfremde Arten gegenüber heimischen Arten äußerst konkurrenzfähig und können eine Invasion begünstigen (Torchin et al. 2003). Dagegen sprechen allerdings die Ergebnisse der Studien **I** und **II**. Prävalenz (P) und mittlere Befallsintensität (ml) können insgesamt als hoch eingestuft werden. Dabei erreichte die Art *Pomphorhynchus* sp. Befallszahlen von bis zu P = 100%, ml = 32,7; *Raphidascaris acus* bis P = 91%, ml = 10,3; *Anguillicola crassus* bis P = 32%, ml = 3,0 und *Glochidia* indet. bis P = 54%, ml = 9,88. Auch Brandner et al. (2013b) konnten hohe Befallszahlen bei *N. melanostomus* speziell durch Acanthocephala bestätigen. Dabei stellten die Autoren erstaunlicherweise die höchsten Befallsintensitäten für diese Parasiten unmittelbar an der Invasionsfront fest, also dem jüngst besiedelten Gebiet. Ähnlich waren auch die Parasitierungsmuster des Zebrabuntbarsches *A. nigrofasciata* aus dem Gillbach (**III**). Dort konnte ebenfalls nur eine geringe Parasitendiversität festgestellt werden, wobei mit *Camallanus cotti* (P = 80%, ml = 5,4) und *Acanthocephalus anguillae* (P = 100%, ml = 40,7) zwei von vier vorkommenden Arten mit ähnlich hohen Befallszahlen auftraten. Zwar waren hier insgesamt drei Parasitenarten nicht-heimisch, eine Einführung von Parasiten aus dem mittelamerikanischen Raum durch *A. nigrofasciata* gab es jedoch nicht.

Zusammenfassend scheinen die Ergebnisse der vorliegenden Studien zu bestätigen, dass nicht-heimische Fischarten in limnischen Gewässersystemen ihre ursprünglichen Parasitenarten weitestgehend verlieren. Allerdings waren

Befallszahlen mit einheimischen oder schon im System vorhandenen gebietsfremden Parasitenarten (*Pomphorhynchus* sp., *R. acus*, *A. crassus*, s.o.) sehr hoch, was bedeutet, dass auch fremde Wirte von neuen (einheimischen) Parasiten befallen werden und von diesen evtl. geschädigt werden können. Aufgrund fehlender koevolutiver Anpassung (siehe Einführung), waren beide Fischarten erwartungsgemäß hauptsächlich mit generalistischen Parasitenarten befallen, also mit Arten, welche bezüglich ihrer (Zwischen-)Wirte relativ unspezifisch sind (I-III). Die Gesamtanzahl an Parasitenarten, welche eine nicht-heimische Art befallen, scheint demnach im Vergleich zu heimischen Arten mit einem koevolutiv angepassten Parasit-Wirt-Gefüge reduziert.

Auch wenn die Wahrscheinlichkeit generell gering ist, können zusammen mit gebietsfremden Arten auch Parasiten oder andere Krankheitserreger aus dem ursprünglichen in das neue Verbreitungsgebiet eingeschleppt werden und dort auf die heimische Fauna übertragen werden (Parasite Spillover, Kelly et al. 2009a). Wie in der vorliegenden Studie gezeigt werden konnte, fungieren auch in Deutschland nicht-heimische Arten als Wirte für gebietsfremde Parasiten und tragen zu ihrer Verbreitung bei. Insgesamt wurden drei nicht-heimische Parasitenarten isoliert, *A. crassus* (II, III), *B. acheilognathi* und *C. cotti* (III), wobei hier die ursprüngliche Einschleppung der Parasiten über die untersuchten Wirte auszuschließen bzw. bei letzterem nicht eindeutig geklärt ist und es sich deshalb nicht um einen Spillover im klassischen Sinne handelt. Die Parasiten *A. crassus* und *B. acheilognathi* waren bereits vor der Einschleppung ihrer neuen ZW in heimischen Gewässersystemen verbreitet (s. Kap. 1.1, 1.2). Ähnliches gilt für die in Deutschland erstmalig nachgewiesene Parasit-Wirt-Beziehung zwischen dem aus Mittelamerika eingeführten Zebrabuntbarsch *A. nigrofasciata* und der ursprünglich aus Asien stammenden Nematodenart *C. cotti*. Die Einführung des Parasiten in den Gillbach ist zwar eindeutig auf die Aquaristik zurückzuführen, ob dies aber über bereits im Aquarium infizierte Individuen von *A. nigrofasciata* oder eine andere ausgesetzte Fischart geschehen ist, kann nicht nachvollzogen werden. Neben *A. nigrofasciata* steht vor allem der Guppy *Poecilia reticulata* für die Ersteinschleppung des Parasiten im Verdacht. Dieser brachte beispielsweise *C. cotti* und *B. acheilognathi* in hawaiianische Gewässer (Vincent und Font 2003). Unabhängig von der Herkunft der Parasiten kommt es dennoch besonders im Fall von *C. cotti* zu einem Spillover auf

die heimische Fauna. Dies konnte für den Gründling (*Gobio gobio*) und den Döbel (*Squalius cephalus*) bestätigt werden (III).

Viel häufiger tritt jedoch das Phänomen des Parasite Spillback auf. Hierbei werden zunächst gebietsfremde (Fisch-)Arten von heimischen Parasiten befallen. Handelt es sich dabei um einen für den Parasit (bzgl. Entwicklung und/oder Reproduktion) geeigneten und abundanten Wirt (EW oder ZW), kann die Parasitenpopulation im betroffenen Ökosystem ebenfalls stark zunehmen, was sich letztendlich auch in erhöhten Befallszahlen heimischer Wirte widerspiegelt (Kelly et al. 2009a). Beispielsweise wies die in Argentinien heimische Welsart *Diplomystes viedmensis* nach der Einführung und Verbreitung nordamerikanischer Salmoniden (u.a. *O. mykiss*) für den Acanthocephalen *Acanthocephalus tumescens* erhöhte Befallsintensitäten auf. Trotz des geringeren Befalls der neuen Wirs, erwiesen diese sich durch eine höhere Reproduktionsrate der Parasiten im Vergleich zu den heimischen Wirs sogar als kompetenter (Rauque et al. 2003). Ähnliche Szenarien sind auch für die heimischen Wirs der Parasitenarten *R. acus* und *Pomphorhynchus* sp. in Rhein und Main sowie für die Wirs von *A. anguillae* im Gillbach zu erwarten. Alle Parasitenarten traten in *N. melanostomus* und *A. nigrofasciata* mit sehr hohen Befallszahlen auf (I, III). Dabei fungiert *N. melanostomus* für die Parasiten als paratenischer ZW (I). Geeignete EW wie beispielsweise Barbe (*Barbus barbus*) für *Pomphorhynchus* sp. und Hecht (*Esox lucius*) für *R. acus* könnten durch direkte Prädation gleich mehrfach infiziert werden. *Amatitlania nigrofasciata* hingegen dient als ZW und EW für *A. anguillae*, wobei hier nach Abgabe der Parasiteneier ins Wasser zunächst heimische Invertebraten, wie die Wasserassel (*A. aquaticus*) infiziert werden, um dann anschließend den Parasiten über die Nahrungskette in andere geeignete EW wie Aal (*Anguilla anguilla*) und Döbel (*Squalius cephalus*) weiterzugeben (III). Inwiefern die Parasitenfauna heimischer Fischarten durch das abundante Auftreten von *N. melanostomus* in Rhein und Main bzw. von *A. nigrofasciata* im Gillbach beeinflusst wird, d.h. in welchem Ausmaß eine „Rück-Infizierung“ (Spillback) von einheimischen Parasiten auf einheimische Fischarten stattfindet, ist bisher nicht bekannt.

Die Aufnahme heimischer Parasiten von gebietsfremden Arten führt jedoch nicht zwangsläufig zu einem Spillback. Nicht selten kommt es zu einem gegenläufigen Muster, dem Dilution-Effekt, bei dem bestehende Wirt-Parasit Interaktionen gestört werden und Parasitenarten sogar ganz aus Ökosystemen

verschwinden können. Dieser Effekt tritt ein, wenn nicht-heimische Wirtsarten den LZ einer Parasitenart unterbrechen, sei es durch eine verminderte Wirkkompetenz, einer Fehlwirkfunktion, oder durch die Verdrängung obligater Wirte (Telfer et al. 2005; Kopp und Jokela 2007). Somit kann die Einführung gebietsfremder Arten für einzelne heimische Wirtsarten durch die Dezimierung bzw. den Verlust ihrer Parasitenlast auch von Vorteil sein (Kopp und Jokela 2007). Beispielsweise nahmen mit zunehmender Verbreitung der in Neuseeland als invasiv geltenden Bachforelle *Salmo trutta*, die Befallsintensitäten von Trematoden in heimischen Fischen ab (Kelly et al. 2009b). Eine nachteilige Auswirkung des Dilution-Effekts auf das Ökosystem beschreibt die Studie von Tremblay (2012) über die Auswirkungen von *N. melanostomus* auf die Muschelpopulationen der Great Lakes. Die parasitären Larvenstadien (Glochidien) von Fluss- und Teichmuscheln (Unionidae) hefteten sich hauptsächlich an die massenhaft auftretenden Grundeln, welche sich jedoch für die weitere Entwicklung als ungeeignet herausstellten und somit den Rückgang der Muschelpopulation vorantrieben (Taeubert et al. 2012; Tremblay 2012). Glochidien der Familie Unionidae konnten auch im Main festgestellt werden (I), sodass Rückgänge der Fluss- und Teichmuschelpopulationen auch in Deutschland für von *N. melanostomus* besiedelte Gewässer wie den Rhein und Main zu erwarten sein könnten. Dass im Rhein zu keinem Zeitpunkt Glochidien in den Kiemen von *N. melanostomus* nachgewiesen wurden, könnte einen bereits erfolgten Rückgang bedeuten. Die im Rhein und Main untersuchten Grundeln wiesen zum Zeitpunkt der Probennahme (2011 und 2013, ~3-9 Jahre nach der Etablierungsphase von *N. melanostomus*) stets hohe Prävalenzen für die Parasiten *Pomphorhynchus* sp. und *R. acus* auf (I, II). Bezüglich beider Parasitenarten kann die Grunel als geeigneter ZW angesehen werden, da sich ansonsten bei der hoch abundanten Fischart im Laufe der Zeit ein Dilution-Effekt eingestellt hätte. Dieser wäre in Form von sinkenden Befallszahlen (P, ml) messbar gewesen. Die unterschiedlichen Befallsintensitäten zwischen Rhein und Main sind hier eher auf Unterschiede in der Nahrungsökologie sowie die jeweilige Abundanz der EW zurückzuführen. Ob andere Parasitenarten in Rhein, Main und Gillbach bereits verdrängt worden sind, konnte im Rahmen dieser Studie nicht geklärt werden.

Zusammenfassend fällt auf, dass sämtliche in *N. melanostomus* nachgewiesenen Parasitenarten ausschließlich als Larven-Stadien auftraten, was bedeutet, dass *N. melanostomus* zumindest im Rhein und Main ausschließlich als

ZW fungiert. Vermutlich konnte sich in der kurzen Zeit der Invasion bisher keine Parasitenart auf *N. melanostomus* als EW einstellen(I, II). *Amatitlania nigrofasciata* hingegen fungiert als ZW sowie als EW (III). Beide untersuchten Fischarten tragen höchstwahrscheinlich bedeutend zur Verbreitung von heimischen und nicht-heimischen Parasiten bei.

3.2 Die Nahrungsökologie invasiver Arten und ihre Relevanz für Parasit-Wirt-Beziehungen unter Berücksichtigung räumlicher und zeitlicher Aspekte

Die Verfügbarkeit geeigneter Nahrungsressourcen gehört für die Etablierung von nicht-heimischen Arten zu den wichtigsten Faktoren. Dabei kommt es vor, dass sich aufgrund gemeinsamer Koevolution eine nicht-heimische Art A erst durch die Anwesenheit einer weiteren eingeschleppten Art B verbreiten kann, da letztere beispielsweise als optimale Nahrungsquelle für Art A fungiert (Invasional-Meltdown-Theorie, Simberloff und Von Holle (1999)). Insbesondere bei *N. melanostomus* hat sich gezeigt, dass vor ihrer Ankunft in neuen Gebieten meist schon andere Arten aus ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet in hohen Populationsdichten vorhanden waren und als Nahrungsgrundlage zur Verfügung standen. Ein Beispiel sind die Great Lakes in den USA, in denen sich die Grundel hauptsächlich von der zuvor eingewanderten Dreikantmuschel *Dreissena polymorpha*, aber auch von gebietsfremden Amphipodenarten wie *Echinogammarus ischnus* ernährt (Vanderploeg et al. 2002). Auch in Deutschland treten ponto-kaspische Arten wie *D. polymorpha* und der große Höckerflohkrebs *Dikerogammarus villosus* oft gemeinsam mit *N. melanostomus* auf und stehen dabei in einem besonderen trophischen Verhältnis zueinander. *Dikerogammarus villosus* ist häufig in Muschelbänken von *D. polymorpha* nachzuweisen, wo er vor Fressfeinden geschützt ist und sich unter anderem von den Byssusfäden der Mollusken ernährt (Platvoet et al. 2009). Beide Invertebraten gelten als häufige Beuteorganismen der Schwarzmundgrundel, wobei in Brackwassergebieten wie der Ostsee vermehrt *Dreissena* und in Flüssen wie dem Rhein und der Donau eher Amphipoden gefressen werden (Rakauskas et al. 2008; Emde et al. 2012; Brandner et al. 2013a). Dies konnte durch die Studie I von *N. melanostomus* aus dem Rhein und Main zunächst bestätigt werden. Auch hier bestand die Nahrung zu großen Anteilen aus gebietsfremden Arten, hauptsächlich aus Amphipoden wie *D. villosus*, während *D. polymorpha* eine eher untergeordnete Rolle spielte. Eine vielerorts beobachtete

ontogenetisch bedingte Verschiebung der Nahrungszusammensetzung, bei der *N. melanostomus* zunächst Insektenlarven und Amphipoden frisst und mit zunehmender Größe ihre Ernährung vermehrt auf Mollusken, vor allem *D. polymorpha* umstellt (Brandner et al. 2013a), konnte allerdings nicht bestätigt werden.

Gegensätzlich zur Invasion-Meltdown-Theorie schreiben Ricciardi und Rasmussen (1998) aquatischen, invasiven Arten grundsätzlich gemeinsame Merkmale zu, die sie nutzen, um sich in neuen Habitateen schnell und erfolgreich auszubreiten. Dazu gehören neben einer gewissen Toleranz gegenüber biotischen und abiotischen Umweltfaktoren ein schnelles Wachstum, kurze Generationszeiten sowie hohe Nachkommenzahlen. Besonders letztere benötigen eine enorme Menge an Energie, welche meist nur durch ein weiteres Merkmal, nämlich einer opportunistischen Ernährungsweise, aufgebracht werden kann.

Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Fischarten *N. melanostomus* und *A. nigrofasciata* weisen beide die oben genannten Eigenschaften auf, wobei insbesondere das breite Nahrungsspektrum an den drei in Größe, Habitatstruktur, Fließgeschwindigkeit sowie Umwelteinflüssen unterschiedlichen Flüssen Rhein (n=18 versch. Beuteorganismen), Main (n=16) und Gillbach (n=26) bestätigt werden konnte (I, III). Über den gesamten Untersuchungszeitraum (Juni-Oktober) betrachtet, ernährte sich *N. melanostomus* in Rhein und Main zwar hauptsächlich von nichtheimischen Amphipoden, die relative Bedeutsamkeit sämtlicher Beuteorganismen (gemessen am Index of Relative Importance, IRI) wies jedoch klare räumliche (zwischen den jeweils untersuchten Standorten Rhein und Main) sowie zeitliche (monatliche Probennahmen) Variationen auf (I). Die grobe Einteilung einzelner Nahrungsorganismen in die Großgruppen Amphipoda, Mollusca und Insecta zeigten beispielsweise für den Main ein insgesamt relativ ausgeglichenes Verhältnis. Im Gegensatz dazu war das Nahrungsspektrum im Rhein neben einigen Mollusca eher einseitig auf Amphipoda beschränkt. Insbesondere in den Frühsommermonaten war ein deutlicher Anstieg der Insecta im Nahrungsspektrum zu verzeichnen, der vor allem im Main stark ausgeprägt war (I). Auch die Nahrungsökologie von *A. nigrofasciata* aus dem Gillbach zeigte deutliche Unterschiede zwischen den Standorten. Die im wärmeren, strukturärmeren Quellbereich des Gillbachs gefangenen Fische ernährten sich überwiegend pflanzlich und von terrestrischen, ins Wasser gefallenen Insekten sowie der ausschließlich an dieser Stelle verbreiteten

Muschelart *Melanoides tuberculatus*. An der kühleren Probennahmestelle 3km unterhalb wurde hingegen ein breiteres und insgesamt anderes Nahrungsspektrum aufgezeichnet. An dieser Stelle waren wasserlebende Insektenlarven wie *Hydropsyche* sp. sowie Crustacea wie *A. aquaticus* von höherer Bedeutung (III).

Die in dieser Arbeit aufgeschlüsselten räumlichen und zeitlichen Variationen in der Nahrungsökologie unterstreichen die Anpassungsfähigkeit invasiver bzw. erfolgreich etablierter Arten. Die Verbreitung von *N. melanostomus* und *A. nigrofasciata* wird möglicherweise zwar durch das Vorkommen koevolvierter, gebietsfremder Arten unterstützt, ist jedoch keineswegs davon abhängig, da die Fische offensichtlich die jeweils zur Verfügung stehenden Ressourcen optimal ausnutzen. Für dieses hohe Maß an Flexibilität bezüglich der Ernährungsweise spricht auch die Studie von Carman et al. (2006), bei der *N. melanostomus* sich in einem Fluss in Nordamerika ausbreitete, in welchem die für Grundeln der Great Lakes Region typische Nahrungsquelle *D. polymorpha* nicht vorkam. Zudem wiesen die Grundeln sogar tageszeitliche Unterschiede in ihrer Nahrungsökologie auf. Auch vergleichende nahrungsökologische Studien zu *A. nigrofasciata* in anderen nichtheimischen Verbreitungsgebieten zeigen eine dem jeweiligen Habitat und der Verfügbarkeit von Fischnährtieren angepasste Ernährungsweise (Trujillo-Jiménez 1998; Hill und Cichra 2005).

Invasive Arten können ganze Habitate verändern, von einer Verschiebung der Populationsverhältnisse der vorhandenen Fauna bis hin zum Aussterben von Arten mit zum Teil gravierenden Auswirkungen auf das Nahrungsnetz. Beispielsweise führt eine unterschiedliche Verfügbarkeit von Beuteorganismen nicht nur zu veränderten Nahrungspräferenzen von Arten (s.o.), sondern auch zu einer Veränderung in der Parasitierung. Dabei hängt wiederum die Existenz von Parasiten in einem Ökosystem grundlegend von der Anwesenheit ihrer Wirte ab. Die meisten metazoischen Parasitenarten benötigen bestimmte Wirtsarten (bei Spezialisten), zumindest jedoch bestimmte Wirtsgruppen (bei Generalisten), um ihre LZ im jeweiligen Habitat aufrechtzuerhalten. Da viele dieser LZ auf trophischen Interaktionen zwischen den Wirten beruhen, sind Parasiten folglich exzellente Indikatoren des Wirtsnahrungsspektrums und geben damit zugleich detaillierte Einblicke in Nahrungsnetzstrukturen (Williams et al. 1992; Marcogliese und Cone 1997). Während Mageninhaltsanalysen zunächst nur Momentaufnahmen der

Ernährung darstellen, verbleiben Parasiten länger im Wirt und können somit die trophischen Beziehungen ihrer Wirte über Wochen und Monate hinweg widerspiegeln (Williams et al. 1992). Beispielsweise entdeckte Möller (1984) Unterschiede in der Parasitierung der Flunder *Platichthys flesus* an verschiedenen Stellen der Elbe und schloss daher auf eine ungleiche Ernährungsweise. Die Fische waren an einer Probennahmestelle stark mit dem Acanthocephala *P. laevis* (obligate ZW sind Amphipoden) und an einer anderen mit dem Cestoden *Caryophyllaeus* sp. (ZW Oligochaeta) befallen, was auf eine Ernährung mit Amphipoden bzw. Oligochaeta schließen ließ.

Diese Indikatoreigenschaft von Parasiten kann selbstverständlich auch in der Invasionsbiologie von Nutzen sein, um trophische Interaktionen oder Parasit-Wirt-Beziehungen zwischen nicht-heimischen und heimischen Arten aufzuklären. Besonders *A. nigrofasciata* wies im Gillbach eine eindeutig unterschiedliche Parasitierung zwischen den untersuchten Standorten auf (III). Die außergewöhnlich hohen Abundanzen des Parasiten *A. anguillae* an der zweiten Probennahmestelle (S2) und die Abwesenheit des Parasiten an der nur 3km entfernten ersten Probennahmenstelle (Einlaufstelle S1) bewiesen indirekt auch die Abwesenheit eines für diesen heimischen Parasiten obligaten ZW, der Wasserassel *Asellus aquaticus*. Bestätigt werden konnte dies durch Makrozoobenthosbeprobungen, bei denen die mit den Acanthocephala infizierten Wasserasseln an S2 in hohen Mengen im Feld und in den Mägen der Cichliden nachgewiesen wurden, während sie an S1 völlig fehlten. Ob das Fehlen von *A. aquaticus* an S1 auf einen Verdrängungsprozess durch Konkurrenz von gebietsfremden Arten zurückzuführen ist, konnte nicht geklärt werden. Ein limitierender Faktor scheint jedoch die hohe Temperatur an S1 zu sein (~31°C), welche die Tiere zwar überleben, aber ihre Entwicklung stören (Holdich und Tolba 1981; Korhonen und Lagerspetz 1996). Weiterhin kann durch das Fehlen von *A. anguillae* in *A. nigrofasciata* an Standort S1 eine Trennung der Fischbestände geschlussfolgert werden. Nahrungs- oder temperaturbedingte Wanderungen der Cichliden zwischen S1 und S2 sind somit ebenso ausgeschlossen, da ansonsten zumindest die für Wochen bis Monate in den Fischkörpern verbleibenden Parasiten an beiden Standorten nachzuweisen gewesen wären.

Der Rückschluss von der Parasitierung auf die Nahrungsökologie oder die Verfügbarkeit von Nahrungsorganismen ist jedoch nur möglich, wenn eine Parasitenart wie in den oben beschriebenen Fällen entweder hoch abundant oder

aber ganz abwesend ist. Unterscheiden sich die Befallszahlen einer Parasitenart hingegen nur moderat zwischen den Standorten, sollten die Annahmen mit zusätzlichen nahrungsökologischen bzw. Verfügbarkeitsuntersuchungen überprüft werden. Ein Beispiel hierfür ist der Vergleich des Befalls von *N. melanostomus* mit *Pomphorhynchus* sp. zwischen Rhein und Main. Im Rhein waren die Befallsintensitäten der Grundeln bis zu zehnmal so hoch wie im Main (I). Demnach wäre auch die Verfügbarkeit von Amphipoden im Gewässer bzw. die Bedeutung von Amphipoden als Nahrungsorganismen für die Fische als grundverschieden zu erwarten gewesen. Obwohl die Nahrungsökologie im Main gleichmäßiger verteilt und diverser ausfiel, bestand die Nahrung dennoch zu größten Teilen aus Amphipoden. Auch die Verfügbarkeit von Amphipoden im Gewässer war zwischen den Flüssen ähnlich, wobei der als erster ZW für *Pomphorhynchus* sp. nachgewiesene *D. villosus* im Main sogar abakter war als im Rhein. Da die Häufigkeit einer Parasitenart in einem Habitat von allen obligaten Wirten abhängig ist, kann hier auf eine unterschiedlich hohe Abundanz der EW Barbe und Döbel geschlossen werden. Besonders für den Rhein sind gute Barbenbestände verzeichnet. Zudem nutzt die benthivore Barbe bereits die Grundeln als Nahrungsquelle (Korte et al. 2015). Auf diese Weise infizieren die mit *Pomphorhynchus* sp. stark befallenen Grundeln die Barben gleich mehrfach. In diesen vermehren sich wiederum die Parasiten, gelangen ins Wasser, wo sie von Amphipoden aufgenommen und wieder an die Grundeln weitergeleitet werden. Der Zyklus des Parasiten ist geschlossen und erklärt damit auch die starken Befallszahlen der Grundeln im Rhein. Im Main ist die Barbe hingegen aufgrund der fehlenden Fließgewässerdynamik und der damit verbundenen eingeschränkten Habitatverfügbarkeit nur in geringen Individuenzahlen vertreten (Korte 2002), was die deutlich geringeren Befallszahlen der Grundeln im Main erklären könnte.

Einige Fischarten verändern ihr Beuteschema mit zunehmender Größe, was sich ebenfalls in unterschiedlichen Parasitierungsmustern abzeichnen kann. Neben einer Veränderung der Parasitendiversität, kann durch einen ontogenetisch bedingten Wechsel von kleinen zu größeren Beutetieren, welche beispielsweise nicht mehr als einfache ZW sondern als paratenische ZW fungieren (z.B. Fische), auch die Befallsintensität stark ansteigen (s. Münster et al. 2015). Obwohl in der vorliegenden Studie diesbezüglich keine eindeutigen Veränderungen in der Nahrungsökologie

bzw. der Parasitierung festgestellt wurden, sollte dieser Zusammenhang dennoch im Hinblick auf den Prädationsdruck und die Wirtsfunktion von nicht-einheimischen Arten berücksichtigt werden. Besonders *N. melanostomus* fungiert einerseits als Beuteorganismus für heimische Raubfische, andererseits aber auch als paratenischer ZW für die Parasitenarten *A. crassus*, *Pomphorhynchus* sp. und *R. acus* und kann daher auch die Befallsintensitäten der jeweils geeigneten EW beeinflussen. Um eine möglichst vollständige Datengrundlage der Parasitenfauna und Nahrungsökologie von nicht-heimischen Arten zu generieren, ist es außerdem von Vorteil, die Untersuchungen an verschiedenen Orten sowie zu verschiedenen Zeitpunkten durchzuführen, da die Abundanzen der unterschiedlichen ZW vom Habitat und der Jahreszeit abhängen. Grund dafür ist die oft unterschiedliche Abundanz der Wirte in einem Ökosystem, welche sich folglich auf die Parasitenfauna (Artenanzahl und Intensitäten) auswirkt. Werden Nahrungsorganismen/Habitsfauna und Parasitenfauna nicht nur räumlich sondern auch zeitlich beprobt (z.B. monatlich wie in Studie I), so sind neben Abweichungen der Nahrungspräferenzen (s.o.) auch Unterschiede in der Parasitenfauna sowie den Befallszahlen mit nicht-heimischen Arten zu erkennen. Bedingt durch den besonderen LZ von Fluss- und Teichmuscheln (Unionidae), welche sich nur ein- bis zweimal pro Jahr vermehren, konnten beispielsweise dessen parasitäre Larvenstadien (Glochidien) ausschließlich aufgrund der zeitlich verschobenen Untersuchungen an *N. melanostomus* im Main nachgewiesen werden (I). Des Weiteren spiegelte sich im Rhein ein monatlicher Wechsel in der Anzahl gefressener Amphipoden auch in einer damit korrelierenden Befallsintensität von Ancanthocephala wider. Dies könnte darauf hindeuten, dass das Immunsystem von *N. melanostomus* den Parasiten *Pomphorhynchus* sp. in weniger als einem Monat bekämpft und die Parasiten sukzessive abgebaut werden. In einem Habitat wie dem Main, in dem die Grundeln seltener von geeigneten EW gefressen werden (aufgrund niedriger Abundanz oder anderer Nahrungspräferenzen der EW), kommt es infolgedessen auch zu geringeren Befallsintensitäten als im Rhein, also zu deutlichen räumlichen Unterschieden. Das komplette Verschwinden der Parasiten in Form des oben beschriebenen klassischen Dilution-Effekts ist jedoch für den Main bisher nicht zu erwarten (s.o.).

Werden parasitologische und nahrungsökologische Untersuchungen kombiniert, können durch Neozoen hervorgerufene Veränderungen in den LZ von

Parasiten aufgezeigt bzw. völlig neue bisher unbekannte Parasit-Wirt-Beziehungen aufgedeckt werden. So stellte Emde et al. (2012) einen ersten Zusammenhang in der Anzahl gefressener nicht-heimischer Amphipoden mit der Abundanz von Parasiten der Gattung *Pomphoryhnchus* in *N. melanostomus* fest. Eine anschließende Beprobung der Amphipodenfauna vor Ort konnte den invasiven Höckerflohkrebs *D. villosus* erstmalig als neuen obligaten ersten ZW im LZ des Parasiten nachweisen. Diese Ergebnisse konnten mit weiteren Nachweisen im Rhein in Studie I bestätigt werden. Zusammenfassend haben die im Rahmen der Dissertation durchgeföhrten Studien gezeigt, dass an trophische Interaktionen gekoppelte, von Neozoen hervorgerufene Veränderungen der vorherrschenden Wirts- und Parasitenfauna, mit Hilfe von parallel durchgeföhrten parasitologischen und nahrungsökologischen Untersuchungen aufgedeckt werden können.

3.3 Risiken und Verbreitungspotential nicht-heimischer Parasiten durch eingeschleppte Fische

Mit der Einföhrung gebietsfremder Arten kommt es immer wieder auch zu einer parallelen Einschleppung neuer Pathogene. Wie bereits am Beispiel der Anguillicolose (Erkrankung durch Übertragung des Schwimmblasennematoden *A. crassus* von Japanischen auf Europäische Aale, s.o.) dargestellt, können sich eingeschleppte Erreger aufgrund fehlender koevolutiver Anpassung dramatisch auf die heimische Fauna auswirken (Neumann 1985; Würtz et al. 1996; Kirk 2003; Wielgoss et al. 2008; Strauss et al. 2012). Strauss et al. (2012) bezeichnen Pathogene wie Parasiten sogar als "biologische Waffen" und beschreiben eine durch Krankheitserreger ausgelöste Invasion als "disease-mediated invasion (DMI)". Als DMI in aquatischen Gewässersystemen Deutschlands sind vor allem die Ausbreitungen nordamerikanischer Flusskrebse wie der Signalkrebs (*Pacifastacus leniusculus*), der Kamberkrebs (*Orconectes limosus*) oder der Rote Sumpfkrebs (*Procambarus clarkii*) zu nennen. Die gegen Ende des 19. Jahrhunderts ausgesetzten Tiere trugen den für heimische Krebse hoch virulenten Erreger der zumeist tödlich verlaufenden Amerikanischen Krebspest (*Aphanomyces astaci*, ein parasitärer Pilz) in sich und begünstigten so die Verbreitung der amerikanischen Krebse, welche selbst immun gegen den Erreger waren (Oidtmann und Hoffmann 1998; Nentwig 2010).

Die direkte Einschleppung von gebietsfremden Parasiten in neue Verbreitungsgebiete ist bereits für andere ponto-kaspische Grundelarten wie *Babka gymnotrachelus*, *Neogobius fluviatilis*, und *Proterorhinus semilunaris* beschrieben worden (Mierzejewska et al. 2011; Kvach et al. 2014). Über die beiden erst genannten Arten gelangte beispielsweise der monogenetische Trematode *Gyrodactylus proterorhini* nach Polen in die Weichsel (Mierzejewska et al. 2011). Diese Parasitenart wurde kürzlich ebenfalls in *N. melanostomus* in Belgien nachgewiesen, wobei die Autoren nach phylogenetischen Analysen die ursprüngliche Einschleppung eher bei anderen Fischarten sehen (Huyse et al. 2015). Somit ist für *N. melanostomus* bisher keine Einschleppung einer Parasitenart aus dem ponto-kaspischen Raum eindeutig bewiesen. Dennoch hat die Studie II gezeigt, dass *N. melanostomus* als ZW für die invasive Nematodenart *A. crassus* fungiert. Das Eindringen einer L₃-Larve von *A. crassus* löst bei den meisten heimischen Fisch-Zwischenwirten eine Immunreaktion aus, wodurch die Larven abgetötet werden und eine Übertragung auf den Aal verhindert wird (Székely et al. 1996). Für detaillierte Angaben zum LZ wird an dieser Stelle auf die Studie II, Emde und Klimpel (2015) sowie Abbildung 6 verwiesen. Durch die in der Studie aufgedeckte Art von Hyperparasitismus, bei der die Larven von *A. crassus* offenbar zielgerichtet in die größeren und widerstandsfähigeren Acanthocephalenzysten (von *Pomphorhynchus* sp.) einwandern, könnte der Parasit in der Lage sein, dem Immunsystem der Grundeln für eine längere Zeit zu entgehen, um so den nötigen EW, den Aal, mit höherer Wahrscheinlichkeit zu erreichen. Dies macht *N. melanostomus* zum zusätzlichen paratenischen ZW und so auch zu einem ernstzunehmenden Überträger von *A. crassus* auf den Europäischen Aal. Die hohen Befallszahlen der zahlreich und weit verbreiteten Schwarzmundgrundel könnten die anhaltend hohen Befallszahlen der Aale mit *A. crassus* erklären. Auch in Gebieten, in denen die Grundel nicht verbreitet ist, könnte der Parasit durch andere mit Acanthocephalenzysten befallene Fisch-Zwischenwirte, auf gleiche Weise übertragen werden.

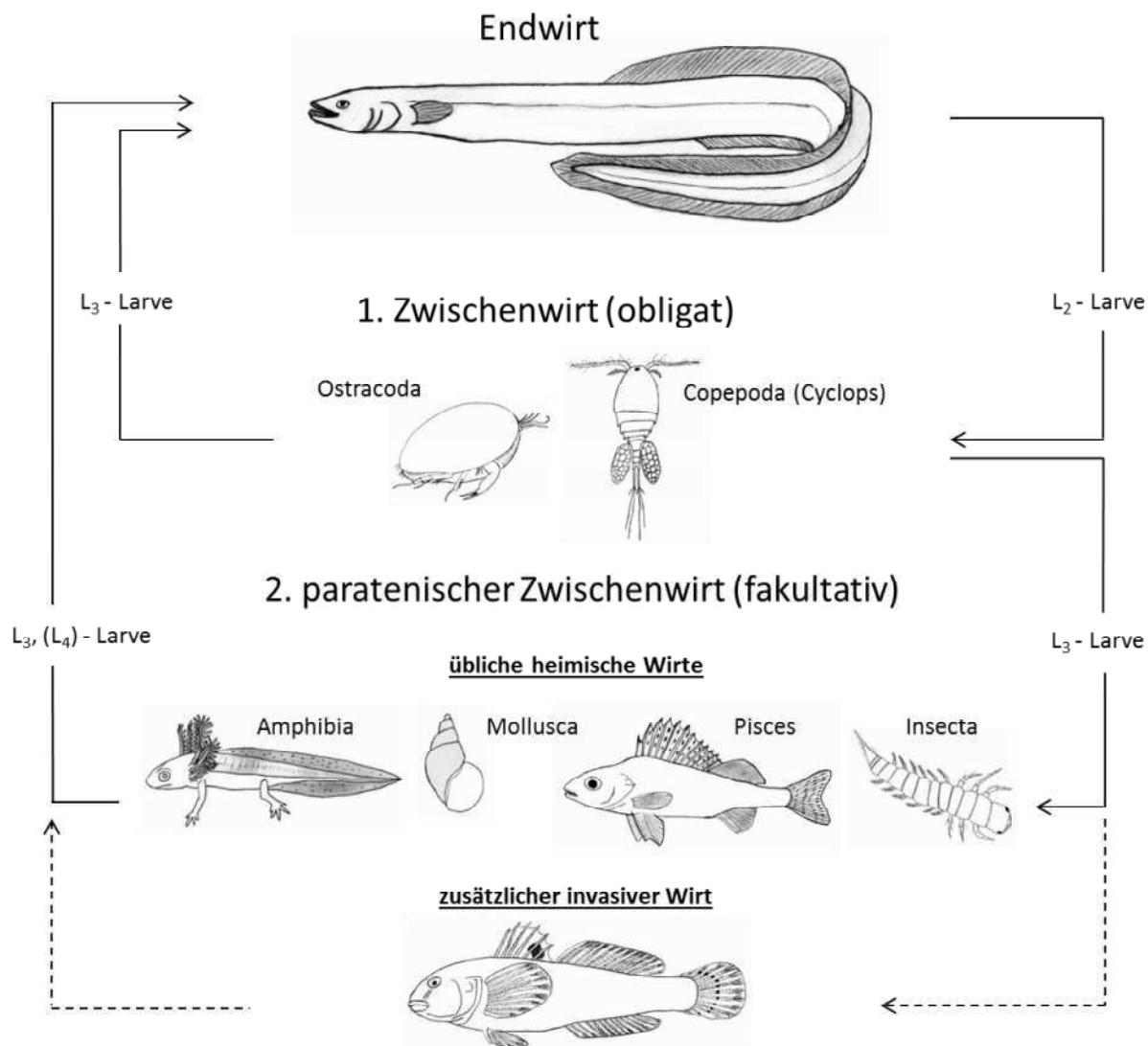


Abbildung 6: Lebenszyklus von *Anguillicoloides crassus*. Genereller Lebenszyklus von *A. crassus* (durchgehende Pfeile) und *Neogobius melanostomus* als zusätzlicher hochabundanter Zwischenwirt (gestrichelte Pfeile); verändert nach Emde und Klimpel (2015).

Wie bei *N. melanostomus*, so war auch für *A. nigrofasciata* keine Einschleppung von gebietsfremden Parasiten aus dem ursprünglichen Verbreitungsgebiet zu verzeichnen. Auch die Einschleppung der nicht-heimischen Arten *B. acheilognathi* und *C. cotti* war nicht direkt auf *A. nigrofasciata* zurückzuführen (III). Die Art *B. acheilognathi* wurde nur einmalig nachgewiesen, weshalb *A. nigrofasciata* für den Cestoden offenbar keine bedeutende Rolle in der Verbreitung dieser Parasitenart übernimmt. Dennoch könnte sich ein stärkerer Befall schädlich auf heimische Cypriniden (vorwiegend Jungfische) auswirken (Körting 1975), weshalb auch die Befallsraten dieser Parasitenart weiter kontrolliert werden sollten.

Im Gegensatz dazu fungiert *A. nigrofasciata* optimal als EW für den an tropische Verhältnisse angepassten Nematoden *C. cotti*, welcher bereits nachweislich die heimische Fischfauna befällt. Im Gegensatz zu dem an warmes Wasser adaptierten Zebrabuntbarsch, sind heimische Fischarten in der Lage den Parasiten auch in weitere Flusssysteme wie die Erft und den Rhein zu transportieren. Wu et al. (2007) haben *C. cotti* in diversen Fischarten des Danjiangkou Reservoirs (China, Provinz Hubei) nachgewiesen. Dort ähneln die Temperaturen in den Wintermonaten denen in Deutschland. Inwieweit sich der offensichtlich thermotolerante Parasit auch in deutschen Gewässern wie dem Rhein ausbreitet und wie hoch die Schadwirkung bei heimischen Fischarten ausfällt, ist derzeit nicht abzuschätzen. Ein Vorteil für den Parasiten ist, dass er zwar Invertebraten (z.B. Copepoden) in den LZ mit einbinden kann, dies allerdings keineswegs obligat ist, wie etwa beim nah verwandten, heimischen Nematoden *Camallanus lacustris* (Stumpp 1975). Auf diese Weise kann sich *C. cotti* auch in Gebieten ohne ZW verbreiten. Nah verwandte Parasitenarten befallen häufig die gleichen Wirte. Da *N. melanostomus* bereits als Wirt für den heimischen *C. lacustris* nachgewiesen wurde (Ondračková et al. 2009; Kvach et al. 2014), gilt studienübergreifend auch die Grundel als potentieller Wirt für *C. cotti* und könnte die Verbreitung des Parasiten aufgrund der enorm hohen Biomasse im Rhein beschleunigen.

Die Ergebnisse der Studie III haben gezeigt, dass sich (sub-)tropische Erreger durchaus in Gewässern wie dem Gillbach etablieren können, weshalb die Frage nach humanpathogenen Erregern nicht ganz fern liegt. Auch wenn das Gefahrenpotential humanpathogener Erreger durch eingeschleppte Arten für das hier untersuchte Gewässer nicht direkt abschätzbar ist, könnten etwa Erreger der Gattungen *Clonorchis*, *Paragonimus* oder *Schistosoma* von potentieller Bedeutung werden. Beispielsweise befindet sich im Oberlauf des Gillbachs mit *Melanoides tuberculatus* (Gastropoda) bereits ein kompetenter ZW der beiden erstgenannten Parasiten. Diese Schnecke könnte nach einer Einschleppung der Parasiten (z.B. über Fäkalien infizierter Menschen oder fischfressender Säugetiere) diese zumindest temporär an Fische und Krebstiere weiterverbreiten. Ein Befall des Menschen, etwa durch *Clonorchis sinensis* oder *Paragonimus westermani*, wäre durch den Verzehr unzureichend gegarter Fische oder Schalentiere möglich (Mehlhorn 2012). Dass die Einschleppung von Parasiten, etwa durch im Ausland erkrankte Menschen nicht ganz ungewöhnlich ist, zeigt ein erst kürzlich aufgetretener Fall von Schistosomiasis bei

einem deutschen Jungen, der sich in Südfrankreich ansteckte, einem für *Schistosoma* untypischen Verbreitungsgebiet. Die dort heimische Süßwasserschnecke *Bulinus truncatus* diente dabei als ZW von *Schistosoma haematobium* und verbreitete offenbar den Parasiten (Holtfreter et al. 2014).

Das künstlich erschaffene Warmwasserhabitat des Gillbachs besitzt mit seinem dauerhaft warmen Wasser somit nicht nur eine tropische Flora und Fauna, sondern bildet ein Reservoir für nicht-heimische Krankheitserreger und fungiert damit besonders in den warmen Sommermonaten als Einfallstor in weitere Fließgewässer. Um das Risiko einer Einschleppung tropischer Pathogene durch das Aussetzen von gebietsfremden Arten in das Gillbachsystem zu verringern, stehen weitere Monitoringprogramme sowie die Aufklärung der Bevölkerung, insbesondere der Hobbyisten (Aquarianer) im Vordergrund. Während die Ausbreitung der Schwarzmundgrundel im Rhein-Main-System und somit auch die Weiterverbreitung von Parasiten, wie beispielsweise dem schädlichen Schwimmblasennematoden *A. crassus*, als kaum aufzuhalten erscheint, könnte hingegen eine Regulierung (Reduzierung) der eingeleiteten Wassertemperaturen im Gillbach die Etablierung tropischer Arten stoppen und so eine Verbreitung nicht-heimischer Krankheitserreger verhindern.

3.4 Schlussfolgerungen und Ausblick

Die auf anthropogene Einflüsse zurückzuführende Verbreitung aquatischer nicht-heimischer Arten wirkt sich weltweit besonders stark auf die Biodiversität von Fließgewässerökosystemen aus. Durch die Interaktion von heimischen und nicht-heimischen Arten werden ganz neue Artengemeinschaften (novel communities) mit völlig neuen Nahrungsnetzstrukturen erschaffen. In diesem Zusammenhang verändern sich auch die ursprünglichen, koevolvierten Parasit-Wirt-Beziehungen in einem Ökosystem. Heimische, aber auch neu eingeschleppte Parasitenarten zeigen unterschiedliche Befallsmuster an heimischen sowie nicht-heimischen Wirtsarten und beeinflussen so die gesamte Fauna. Dabei können zuvor seltene oder abwesende Parasitenarten dominieren, während andere Parasiten ganz verschwinden. Besonders neu eingeschleppte Parasitenarten können sich aufgrund fehlender koevolutionärer Prozesse mitunter dramatisch auf heimische Wirte auswirken. Letztendlich kann die von heimischen Parasiten ausgeübte Regulation von Wirtspopulationen aus dem Gleichgewicht geraten.

Große Fließgewässer wie das Rhein-Main-System unterliegen derzeit durch die Schifffahrt und den Kanalbau einem fortschreitenden Implementierungsprozess ganzer ponto-kaspischer Nahrungsketten, welcher die Verbreitung von gebietsfremden Arten wie *N. melanostomus* begünstigt (LFV Bayern 2015). Zusammen mit der Homogenisierung von ehemals getrennten Biozönosen wird es auch in Zukunft zu neuen Parasit-Wirt-Wechselbeziehungen kommen, welche den Biodiversitätsverlust heimischer Fließgewässer vorantreiben könnten. Auch wenn *N. melanostomus* bisher selbst keine Parasiten eingeschleppt hat, wächst die Wahrscheinlichkeit mit jeder weiteren etablierten ponto-kaspischen Art, da diese einen noch fehlenden obligaten Wirt im LZ einer fremden Parasitenart darstellen könnte. Zusätzlich ist potentiell auch jede neue Art in der Lage, ebenso wie *N. melanostomus* oder der Höckerflohkrebs *D. villosus*, als Wirt für heimische sowie zuvor bereits etablierte gebietsfremde Parasitenarten zu fungieren und das ursprüngliche Parasit-Wirt-Gefüge zu verändern.

Auch kleinere anthropogen beeinflusste Gewässer unterliegen durch die Etablierung von Neozoen einem Wandel der Parasitenfauna. Insbesondere am Beispiel des Gillbachs wird deutlich, dass sich in langjährig thermisch belasteten Gewässern eine völlig veränderte Flora und Fauna ausbilden kann. Neben der Etablierung von tropischen Arten (Vertebraten, Invertebraten und Pflanzen), kann gleichzeitig auch die ursprüngliche Struktur von Krankheitserregern wie Parasiten verändert werden. Gebietsfremde Arten fungieren als Wirte und Vektoren für heimische, aber auch nicht-heimische, sogar tropische Pathogene. Deshalb sollten neben dem Gillbach auch andere auf ähnliche Weise belastete Gewässersysteme wie etwa der Warmbach bei Villach (Österreich) untersucht werden, um die Verbreitung von gebietsfremden oder sogar tropischen Pathogenen zu verhindern bzw. frühzeitig zu erkennen. Neben parasitologischen Aspekten bieten thermisch belastete Gewässer außerdem eine seltene Gelegenheit, die negativen Auswirkungen von Temperatur (Klimaerwärmung) und gebietsfremden Arten als zwei Hauptstressoren heimischer Süßwasserökosysteme gleichzeitig zu untersuchen.

Bezüglich der ökologischen Effekte und Parasitierungsmuster, welche bei der Einschleppung von gebietsfremden Arten auftreten, gilt studienübergreifend die Enemy-Release-Hypothese durch den fehlenden Nachweis von Neu-einschleppungen von Parasitenarten aus dem ursprünglichen Verbreitungsgebiet

und die insgesamt wenig diverse Parasitenfauna für beide Fischarten als bestätigt. Dies sollte jedoch an weiteren invasiven Arten überprüft werden. Durch die hohen Abundanzen und Befallszahlen mit den heimischen Parasitenarten *Pomphorhynchus* sp. und *R. acus* in *N. melanostomus* aus Rhein und Main sowie *A. anguillae* in *A. nigrofasciata* aus dem Gillbach, gilt für alle drei Parasitenarten eine verstärkte Rück-Infizierung (Spillback) heimischer Wirte als wahrscheinlich. Da mit zunehmender Stärke des Parasitenbefalls in der Regel auch die negativen Effekte auf die Fitness (Wachstum, Fekundität, Überleben) der Wirte ansteigen (Nentwig 2007), sind Auswirkungen auf die Populationsdynamiken der heimischen Wirte zu erwarten. Um jedoch generell das Ausmaß eines Spillbacks quantifizieren zu können, sollten zukünftig Studien über die Parasitenfauna heimischer Wirte in Abhängigkeit der Abundanz von invasiven Arten durchgeführt werden. Für die in der vorliegenden Arbeit behandelten Parasit-Wirt-Beziehungen könnten beispielsweise die Parasitenfaunen von piscivoren Hechten (EW von *R. acus*) oder den benthivoren/omnivoren Barben (EW von *Pomphorhynchus* sp.) aus Habitaten mit und ohne Grundelpopulationen miteinander verglichen werden. Auch die weitere Erforschung im Gillbachsystem würde sich anbieten, da *A. nigrofasciata* an die oberen, wärmeren Regionen des Baches gebunden ist, während die für *A. anguillae* heimischen EW wie Döbel im gesamten Bach vorzufinden sind. Durch nicht-heimische Arten hervorgerufene Dilution-Effekte konnten nicht nachgewiesen werden. Zur besseren Erfassung von Dilution-Effekten könnten zukünftig parasitologische Untersuchungen zu Beginn, während und nach einer Invasion an derselben Probennahmestelle vergleichend durchgeführt werden.

Weiterhin sollte die in dieser Form zuvor unbekannte Parasit-Wirt-Beziehung zwischen *N. melanostomus* und *A. crassus* weiter analysiert werden. Es bleibt dabei zu klären, welche immunologischen Prozesse und Wirkmechanismen für dieses Parasit-Wirt-Gefüge (*A. crassus* - *Pomphorhynchus* sp. - *A. anguilla*) verantwortlich sind und wie die Übertragung von *A. crassus* nicht nur theoretisch, sondern auch praktisch funktioniert. Hierzu könnten Infektionsversuche erste Antworten liefern. Ferner ist zu untersuchen, ob die Lebenszyklusstrategie des Parasiten, also das Einwandern in Acanthocephalenzysten um dem Immunsystem des Wirtes zu entgehen, auch bei weiteren ZW nachgewiesen werden kann. Bezuglich des im Gillbach nachgewiesenen Parasiten *C. cotti*, gilt es sowohl die genauen Befallsraten

Diskussion

der heimischen Wirte, die Schadwirkung des Parasiten sowie dessen Weiterverbreitung in andere heimische Gewässersysteme zu erforschen, um weitere Folgen der tropischen Parasitenart abschätzen zu können.

Um insgesamt das Wissen über aquatische invasive Arten in Deutschland inklusive ihrer Auswirkungen auf die Parasitenfauna fortlaufend aktuell zu halten, sind deshalb weiterführende Monitoring-Programme notwendig, bei denen durch die Kombination von nahrungsökologischen und parasitologischen Untersuchungen (räumlich - zeitlich vergleichend), Veränderungen in der heimischen (Parasiten-)Fauna aufgedeckt werden können.

4 Zusammenfassung

Der Verlust der biologischen Vielfalt zählt zu den größten Herausforderungen unserer Zeit. Zu den im Wesentlichen anthropogen bedingten Ursachen gehören der Klimawandel, die Umweltverschmutzung, die Zerstörung und Ausbeutung von Habitaten sowie die Einführung nicht-heimischer Arten. Insbesondere aquatische Ökosysteme unterliegen durch den permanenten Anstieg nicht-heimischer und vor allem invasiver Arten einem Wandel, welcher weitreichende Folgen mit sich bringt. Dabei stellt der Biodiversitätsverlust nur den Endpunkt einer biologischen Invasion dar. Dazwischen wirken sich Faktoren wie beispielsweise Konkurrenz-, Prädationsdruck oder die Übertragung von Krankheitserregern wie z.B. Parasiten auf den Rückgang der Arten aus, wobei ganze Lebensgemeinschaften bzw. Nahrungsnetzstrukturen verändert werden können. Als integraler Bestandteil eines jeden Ökosystems spielen Parasiten bei Invasionsprozessen eine entscheidende Rolle. Durch ihre oftmals komplexen Lebenszyklen reagieren sie empfindlich auf Faunenveränderungen ihrer Wirte und rufen dabei verschiedene Effekte bzw. Muster bei heimischen und nicht-heimischen Arten hervor und können dadurch Invasionen begünstigen. Insbesondere Fische übernehmen aufgrund ihrer vielseitigen Bedeutung im Nahrungsnetz eine Schlüsselfunktion als Wirte diverser Parasitenarten und sind deshalb ausgezeichnete Untersuchungsobjekte, um durch nicht-heimische Arten verursachte Veränderungen in Nahrungsnetzstrukturen oder Parasitenfaunen aquatischer Ökosysteme aufzudecken.

Vor diesem Hintergrund wurde die vorliegende kumulative Dissertation angefertigt, welche auf drei (ISI-) Einzelpublikationen basiert. Die Arbeit beschäftigte sich schwerpunktmäßig mit der Parasitendiversität und Nahrungsökologie zweier eingeschleppter Fischarten in stark anthropogen beeinflussten deutschen Fließgewässern. Dabei handelte es sich um die Schwarzmundgrundel *Neogobius melanostomus* aus den Hauptschifffahrtswegen Rhein und Main (**I**, **II**) sowie dem Zebrabuntbarsch *Amatitlania nigrofasciata* aus dem durch Industrieabwässer thermisch belasteten Gillbach (**III**). Unter Verwendung morphologischer und molekularbiologischer Methoden wurde die Rolle der genannten Neozoen bei der Übertragung und Verbreitung von sowohl heimischen als auch nicht-heimischen Parasitenarten analysiert. Dies erfolgte unter Berücksichtigung nahrungsökologischer sowie räumlich-zeitlicher Aspekte, um Veränderungen in der Parasitenfauna aufzudecken. Dabei sollten die parasitologischen Risiken und Konsequenzen,

welche durch das Einschleppen nicht-heimischer Fischarten auftreten, aufgezeigt werden, um übergeordnet die Folgenabschätzung auf dem Gebiet der Invasionsbiologie zu verbessern.

Die hauptsächlich durch das Ballastwasser der Schiffe verbreitete invasive Grundelart *N. melanostomus* ist derzeit die im Rhein-Main System abundanteste Fischart und gilt mittlerweile als fester Bestandteil heimischer Nahrungsketten. Wie in Studie I ermittelt, ernährt sie sich weitestgehend von nicht-heimischen Invertebraten wie dem Amphipoden *D. villosus*. Dieser dient, wie zuvor schon von Emde et al. (2012) nachgewiesen, als neuer erster ZW für *Pomphorhynchus* sp. Hinsichtlich der Nahrungsökologie konnten für *N. melanostomus* sowohl räumliche als auch zeitliche Unterschiede festgestellt werden, wie etwa die verstärkte Aufnahme von Insektenlarven im Frühsommer (zeitlich), oder das im Gegensatz zum Rhein breitere Nahrungsspektrum im Main (räumlich). Auch die Parasitierung war räumlich-zeitlich verschieden, was eher auf die Abundanz potentieller EW, als auf eine unterschiedliche Ernährung zurückzuführen war. Mit *Pomphorhynchus* sp. (Acanthocephala), *R. acus* (Nematoda) und Glochidien (zeitweise parasitisch lebenden Larvenstadien aus der Familie der Unionidae), konnten zunächst nur drei heimische Parasitenarten in *N. melanostomus* nachgewiesen werden. Eine Einschleppung gebietsfremder Parasitenarten erfolgte nicht. Dies, sowie die wenig diverse Parasitenfauna, unterstützt somit die Enemy-Release-Hypothese und könnte zusammen mit der opportunistischen Ernährungsweise ein weiterer Faktor für die starke Verbreitung sowie die anhaltend hohen Individuenzahlen dieser Grundelart im Rhein-Main System sein.

Erst mit Hilfe der durchgeföhrten Studie II, bei der frische, nicht gefrorene Schwarzmundgrundeln untersucht wurden, konnte mit *Anguillicoloides crassus* eine vierte Parasitenart isoliert werden, welche im Gegensatz zu den drei zuvor nachgewiesenen Arten sogar als invasiv bekannt ist. Durch die Aufdeckung einer in zahlreichen Studien zuvor übersehene Art von Hyperparasitismus, konnten erstmalig hohe Befallszahlen von *A. crassus* in *N. melanostomus* dokumentiert werden. Dabei wandern die Nematodenlarven offenbar zielgerichtet in die größeren und widerstandsfähigeren Acanthocephalenzysten ein, um dem Einfluss des Immunsystems der Grundeln zu entgehen und somit ihren nötigen EW, den Aal, mit höherer Wahrscheinlichkeit zu erreichen. Anhaltend hohe Befallszahlen der Aale mit

Zusammenfassung

A. crassus deuten darauf hin, dass *Neogobius melanostomus* ein entscheidender Überträger von *A. crassus* auf den Europäischen Aal ist.

Für den von Hobby-Aquarianern im Gillbach ausgesetzten und über Jahrzehnte hinweg etablierten Zebrabuntbarsch *A. nigrofasciata* konnte in Studie III eine opportunistische Ernährungsweise festgestellt werden, welche eng mit der nachgewiesenen Parasitenfauna verknüpft war und sich zwischen den Probenahmestellen unterschied. Die heimische Wasserassel *Asellus aquaticus* wurde an einem Probeort vermehrt gefressen, wodurch sich der mittelamerikanische Buntbarsch zu 100% mit dem heimischen Acanthocephalen *A. anguillae* infizierte. Durch die Funktion als ZW und EW ist innerhalb des Verbreitungsgebietes des Buntbarsches mit einem verstärkten Spillback-Effekt auf heimische Fischarten wie Barbe (*Barbus barbus*) und Döbel (*Squalius cephalus*) zu rechnen. Zusätzlich wurden mit *A. crassus*, *B.acheilognathi* und *C. cotti* drei nicht-heimische Parasitenarten nachgewiesen, von denen die beiden zuletzt genannten Arten höchstwahrscheinlich durch das Aussetzen von Aquarienfischen in den Gillbach gelangten. *Acanthocephalus anguillae*, *A. crassus* und *C. cotti* wurden erstmalig in *A. nigrofasciata* nachgewiesen. Der durch seine hohe Virulenz in der Aquaristik bekannte *C. cotti* trat mit hohen Befallszahlen (bis P = 80%) im Buntbarsch auf und wird bereits auf die heimische Fischfauna übertragen (z.B. auf *Gobio gobio* und *Squalius cephalus*).

Studienübergreifend (I, III) wies das Nahrungsspektrum beider Fischarten gemessen an der relativen Bedeutsamkeit verschiedener Beuteorganismen (IRI), sowohl räumliche (zwischen den jeweils untersuchten Standorten), als auch zeitliche (monatlich) Variationen auf, was die Anpassungsfähigkeit bzw. die optimale Nutzung zur Verfügung stehender Ressourcen von invasiven (wie *N. melanostomus* im Rhein und Main) bzw. erfolgreich etablierten Arten (wie *A. nigrofasciata* im Gillbach) verdeutlicht und deren Verbreitung begünstigt. Ebenso wurden Unterschiede in der Parasitierung nachgewiesen, was die Notwendigkeit räumlicher und zeitlicher Analysen zur Erfassung der vollständigen Parasitenfauna einer invasiven Art, inklusive aller Variationen der Befallszahlen, unterstreicht. Beide untersuchten Fischarten tragen zudem höchstwahrscheinlich bedeutend zur Verbreitung von heimischen und nicht-heimischen Parasiten bei.

Die stetig steigende Anzahl biologischer Invasionen führt zu immer weitreichenderen Veränderungen heimischer Ökosysteme. Für den Erhalt der

Zusammenfassung

Biodiversität sowie einhergehender Ökosystemfunktionen rückt auch die Forschung über Neobiota immer mehr in den Mittelpunkt. In diesem Zusammenhang gewinnen auch Pathogene wie Parasiten immer mehr an Bedeutung, welche durch gebietsfremde Arten eingeschleppt werden und die bestehende Biodiversität gefährden können. Die Ergebnisse der hier durchgeführten Studien haben gezeigt, dass die Verknüpfung von parasitologischen und nahrungsökologischen Untersuchungen Einblicke in die hoch dynamischen Prozesse der Invasionsbiologie geben können, was ein Vorantreiben der Forschung und Folgenabschätzungen auf diesem Gebiet ermöglicht.

5 Literaturverzeichnis

- Aarestrup K, Okland F, Hansen MM, et al. (2009) Oceanic spawning migration of the European Eel (*Anguilla anguilla*). *Science* 325:1660–1660. doi: 10.1126/science.1178120
- Anderson RM, May RM (1979) Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature* 280:361–367. doi: 10.1038/280361a0
- Arthur JR, Albert E (1993) Use of parasites for separating stocks of Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the Canadian Northwest Atlantic. *Can J Fish Aquat Sci* 50:2175–2181. doi: 10.1139/f93-243
- Baglinière J-L, Maisse G (1999) Biology and ecology of the brown sea trout. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 286 Seiten.
- Bernauer D (2006) Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquat Invasions* 1:55–71. doi: 10.3391/ai.2006.1.2.2
- Beverley-Burton M, Pippy JHC (1977) Morphometric variations among larval *Anisakis simplex* (Nematoda: Ascaridoidea) from fishes of the North Atlantic and their use as biological indicators of host stocks. *Environ Biol Fishes* 2:309–314. doi: 10.1007/BF00005998
- Bij de Vaate A, Jazdzewski K, Ketelaars HA, et al. (2002) Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Can J Fish Aquat Sci* 59:1159–1174. doi: 10.1139/f02-098
- Birnbaum C (2011) NOBANIS – Invasive alien species fact sheet – *Dreissena polymorpha*, www.nobanis.org. Download 5 Dez 2015: 12 Seiten.
- Boehmer HJ, Heger T, Trepl L (2001) Fallstudien zu gebietsfremden Arten in Deutschland-Case studies on Aliens Species in Germany: *Robinia pseudoacacia*, *Reynoutria japonica*, *Senecio inaequidens*, *Dreissena polymorpha*, *Ondatra zibethicus*, *Mustela vison*. Texte des Umweltbundesamtes: 126 Seiten.
- Borcherding J, Dolina M, Heermann L, et al. (2013) Feeding and niche differentiation in three invasive gobies in the Lower Rhine, Germany. *Limnol - Ecol Manag Inland Waters* 43:49–58. doi: 10.1016/j.limno.2012.08.003
- Brandner J, Auerswald K, Cerwenka AF, et al. (2013a) Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia* 703:113–131. doi: 10.1007/s10750-012-1349-9
- Brandner J, Cerwenka AF, Schliewen UK, Geist J (2013b) Bigger is better: characteristics of round gobies forming an invasion front in the Danube River. *PLoS ONE* 8:e73036. doi: 10.1371/journal.pone.0073036
- Busch MW, Kuhn T, Münster J, Klimpel S (2012) Marine crustaceans as potential hosts and vectors for metazoan parasites. In: Mehlhorn H (Hrsg.) *Arthropods as vectors of emerging diseases*. Springer, Berlin, Heidelberg: 329–360.

- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited. *J Parasitol* 83:575–583. doi: 10.2307/3284227
- Bzoma S, Meissner W (2005) Some results of long-term counts of waterbirds wintering in the western part of the Gulf of Gdańsk (Poland), with special emphasis on the increase in the number of cormorants (*Phalacrocorax carbo*). *Acta Zool Litu* 15:105–108.
- Campbell RA, Haedrich RL, Munroe TA (1980) Parasitism and ecological relationships among deep-sea benthic fishes. *Mar Biol* 57:301–313. doi: 10.1007/BF00387573
- Carlsson NO, Sarnelle O, Strayer DL (2009) Native predators and exotic prey – an acquired taste? *Front Ecol Environ* 7:525–532. doi: 10.1890/080093
- Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261:78–82.
- Carman SM, Janssen J, Jude DJ, Berg MB (2006) Diel interactions between prey behaviour and feeding in an invasive fish, the round goby, in a North American river. *Freshw Biol* 51:742–755. doi: 10.1111/j.1365-2427.2006.01527.x
- Chucholl C (2013) Invaders for sale: trade and determinants of introduction of ornamental freshwater crayfish. *Biol Invasions* 15:125–141. doi: 10.1007/s10530-012-0273-2
- Clark PF, Rainbow PS, Robbins RS, et al. (1998) The alien Chinese Mitten Crab, *Eriocheir sinensis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura), in the Thames Catchment. *J Mar Biol Assoc U K* 78:1215–1221. doi: 10.1017/S002531540004443X
- Cohen AE, Dugan LE, Hendrickson DA, et al. (2014) Population of variable platyfish (*Xiphophorus variatus*) established in Waller Creek, Travis County, Texas. *Southwest Nat* 59:413–419. doi: 10.1894/MP-10.1
- Cone DK, Marcogliese DJ, Watt WD (1993) Metazoan parasite communities of yellow eels (*Anguilla rostrata*) in acidic and limed rivers of Nova Scotia. *Can J Zool* 71:177–184. doi: 10.1139/z93-024
- Corkum LD, Sapota MR, Skora KE (2004) The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biol Invasions* 6:173–181. doi: 10.1023/B:BINV.0000022136.43502.db
- Deacon AE, Ramnarine IW, Magurran AE (2011) How reproductive ecology contributes to the spread of a globally invasive fish. *PLoS ONE* 6:e24416. doi: 10.1371/journal.pone.0024416
- Dick JTA, Platvoet D (2000) Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. *Proc R Soc B Biol Sci* 267:977–983. doi: 10.1098/rspb.2000.1099

- Dick JT., Platvoet D, Kelly DW (2002) Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). *Can J Fish Aquat Sci* 59:1078–1084. doi: 10.1139/f02-074
- Dobson AP, Hudson PJ (1986) Parasites, disease and the structure of ecological communities. *Trends Ecol Evol* 1:11–15. doi: 10.1016/0169-5347(86)90060-1
- Doody JS, Green B, Rhind D, et al. (2009) Population-level declines in Australian predators caused by an invasive species. *Anim Conserv* 12:46–53. doi: 10.1111/j.1469-1795.2008.00219.x
- Douda K, Lopes-Lima M, Hinzmann M, et al. (2013) Biotic homogenization as a threat to native affiliate species: fish introductions dilute freshwater mussel's host resources. *Divers Distrib* 19:933–942. doi: 10.1111/ddi.12044
- Dubois N, Magnan P, Marcogliese DJ (1996) Effects of the introduction of white sucker, *Catostomus commersoni*, on the parasite fauna of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Can J Zool* 74:1304–1312. doi: 10.1139/z96-146
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, et al. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev* 81:163. doi: 10.1017/S1464793105006950
- Eggers TO (2006) Auswirkungen anthropogener Strukturen auf die Makrozoobenthoszönose von Schifffahrtsstraßen - Vergleich einer freifließenden Wasserstraße (Mittlere Elbe) mit einem Schifffahrtskanal (Mittellandkanal) und ihre Bedeutung für Neozoen. Fakultät für Lebenswissenschaften der Technischen Universität Carolo-Wilhelmina zu Braunschweig: 184 Seiten.
- Emde S, Klimpel S (2015) *Anguillicola crassus*. In: Mehlhorn H (Hrsg.) Encyclopedia of Parasitology. Springer, Berlin, Heidelberg: 4 Seiten.
- Emde S, Rueckert S, Palm HW, Klimpel S (2012) Invasive Ponto-Caspian amphipods and fish increase the distribution range of the acanthocephalan *Pomphorhynchus tereticollis* in the River Rhine. *PLoS ONE* 7:e53218. doi: 10.1371/journal.pone.0053218
- Francová K, Ondračková M, Polačík M, Jurajda P (2011) Parasite fauna of native and non-native populations of *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Gobiidae) in the longitudinal profile of the Danube River: Parasite fauna of native and non-native populations of *Neogobius melanostomus*. *J Appl Ichthyol* 27:879–886. doi: 10.1111/j.1439-0426.2010.01582.x
- Freyhof J (2003) Immigration and potential impacts of invasive freshwater fishes in Germany. *Berichte IGB* 17:51–58.
- Froese R, Pauly D (2015) FishBase. In: World Wide Web Electron. Publ., www.fishbase.org. Download 13 Apr 2015.
- Galil BS, Nehring S, Panov V (2007) Waterways as invasion highways—Impact of climate change and globalization. In: Biological invasions. Springer, Berlin, Heidelberg: 59–74.

- George-Nascimento M (1987) Ecological helminthology of wildlife animal hosts from South America: a literature review and a search for patterns in marine food webs. *Rev Chil Hist Nat* 60:181–202.
- Gey AB (1998) Synopsis der Parasitenfauna des Waschbären (*Procyon lotor*) unter Berücksichtigung von Befunden aus Hessen. Justus Liebig-Universität Gießen: 203 Seiten.
- Gollasch S, Nehring S (2006) National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquat Invasions* 1:245–269. doi: 10.3391/ai.2006.1.4.8
- Haas G, Brunke M, Streit B (2002) Fast turnover in dominance of exotic species in the Rhine River determines biodiversity and ecosystem function: an affair between amphipods and mussels. In: *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Springer, Niederlande: 426–432.
- Haenen OLM, Lehmann J, Engelsma MY, et al. (2010) The health status of European silver eels, *Anguilla anguilla*, in the Dutch River Rhine watershed and Lake IJsselmeer. *Aquaculture* 309:15–24. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.08.026
- Halmetoja A, Valtonen ET, Koskenniemi E (2000) Perch (*Perca fluviatilis* L.) parasites reflect ecosystem conditions: a comparison of a natural lake and two acidic reservoirs in Finland. *Int J Parasitol* 30:1437–1444. doi: 10.1016/S0020-7519(00)00115-6
- Heger T, Jeschke JM (2014) The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. *Oikos* 123:741–750. doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.01263.x
- Hiepe T, Aspöck H (2006) Allgemeine Parasitologie: mit den Grundzügen der Immunbiologie, Diagnostik und Bekämpfung; 34 Tabellen. Georg Thieme Verlag, Stuttgart: 502 Seiten.
- Higgins RP, Thiel H (1988) Introduction to the Study of meiofauna. Smithsonian Institution Press: 496 Seiten.
- Hill J, Cichra C (2005) Eradication of a reproducing population of convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum* (cichlidae) in north-central Florida. *Fla Sci* 68:65–74.
- Höfer S, Staas S (1998) Bericht zur fischereibiologischen Untersuchung des Gillbaches im Bereich Bergheim-Auenheim. Zoologisches Institut der Universität zu Köln, Abt. Allgemeine Ökologie und Limnologie, Köln: 14 Seiten.
- Holdich DM, Tolba MR (1981) The effect of temperature and water quality on the in vitro development and survival of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) eggs. *Hydrobiologia* 78:227–236. doi: 10.1007/BF00008519
- Holljesiefken A (2007) Die rechtliche Regulierung invasiver gebietsfremder Arten in Deutschland: Bestandsaufnahme und Bewertung. Springer, Berlin: 389 Seiten.
- Holtfreter MC, Moné H, Müller-Stöver I, et al. (2014) *Schistosoma haematobium* infections acquired in Corsica, France, August 2013. *Euro Surveill* 19:20821.

- Hussner A, Lösch R (2005) Alien aquatic plants in a thermally abnormal river and their assembly to neophyte-dominated macrophyte stands (River Erft, Northrhine-Westphalia). *Limnol - Ecol Manag Inland Waters* 35:18–30. doi: 10.1016/j.limno.2005.01.001
- Huyse T, Vanhove MP, Mombaerts M, et al. (2015) Parasite introduction with an invasive goby in Belgium: double trouble? *Parasitol Res* 114:2789–2793. doi: 10.1007/s00436-015-4544-6
- ICES (2012) Report of the Joint EIFAAC/ICES Working Group on Eels (WGEEL), 3–9 September 2012, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2012ACOM 18:824.
- IKSR (2015) Internationale Kommission zum Schutz des Rheins. www.iksr.org. Download 30 Dec 2015.
- Jakubas D (2004) The response of the grey heron to a rapid increase of the round goby. *Waterbirds* 27:304–307. doi: 10.1675/1524-4695(2004)027[0304:TROTGH]2.0.CO;2
- Jeschke JM, Strayer DL (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:7198–7202. doi: 10.1073/pnas.0501271102
- Jones KE, Patel NG, Levy MA, et al. (2008) Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 451:990–993. doi: 10.1038/nature06536
- Jourdan J, Miesen FW, Zimmer C, et al. (2014) On the natural history of an introduced population of guppies (*Poecilia reticulata* Peters, 1859) in Germany. *BiolInvasions Rec* 3:175–184. doi: 10.3391/bir.2014.3.3.07
- Jude DJ, Reider RH, Smith GR (1992) Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Can J Fish Aquat Sci* 49:416–421. doi: 10.1139/f92-047
- Kalchhauser I, Mutzner P, Hirsch PE, et al. (2013) Arrival of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) and bighead goby *Ponticola kessleri* (Günther, 1861) in the High Rhine (Switzerland). *BiolInvasions Rec* 2:79–83. Doi: 10.3391/bir.2013.2.1.14
- Karesh WB, Dobson A, Lloyd-Smith JO, et al. (2012) Ecology of zoonoses: natural and unnatural histories. *The Lancet* 380:1936–1945. doi: 10.1016/S0140-6736(12)61678-X
- Kats LB, Ferrer RP (2003) Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Divers Distrib* 9:99–110. doi: 10.1046/j.1472-4642.2003.00013.x
- Kazacos KR (2001) *Baylisascaris procyonis* and related species. *Parasit Dis Wild Mamm* 2:301–341.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* 17:164–170. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02499-0

- Keller RP, Drake JM, Drew MB, Lodge DM (2011) Linking environmental conditions and ship movements to estimate invasive species transport across the global shipping network. *Divers Distrib* 17:93–102. doi: 10.1111/j.1472-4642.2010.00696.x
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, et al. (2009a) Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology* 90:2047–2056. doi: 10.1890/08-1085.1
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, et al. (2009b) Has the introduction of brown trout altered disease patterns in native New Zealand fish? *Freshw Biol* 54:1805–1818. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02228.x
- Kempkes M (2010) Die Guppys: Gesamtausgabe, Band 1 und 2. Wolf, VerlagsKG: 800 Seiten.
- Kirk RS (2003) The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. *Fish Manag Ecol* 10:385–394. doi: 10.1111/j.1365-2400.2003.00355.x
- Klimpel S, Seehagen A, Palm HW (2003) Metazoan parasites and feeding behaviour of four small-sized fish species from the central North Sea. *Parasitol Res* 91:290–297. doi: 10.1007/s00436-003-0957-8
- Klotz W, Miesen FW, Hüllen S, et al. (2013) Two Asian fresh water shrimp species found in a thermally polluted stream system in North Rhine-Westphalia, Germany. *Aquat Invasions* 8:333–339. doi: 10.3391/ai.2013.8.3.09
- Knudsen R, Curtis MA, Kristoffersen R (2004) Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts. *J Parasitol* 90:1–7. doi: 10.1645/GE-3184
- Køie M (1991) Swimbladder nematodes (*Anguillicola* spp.) and gill monogeneans (*Pseudodactylogyrus* spp.) parasitic on the European eel (*Anguilla anguilla*). *J Cons ICES J Mar Sci* 47:391–398. doi: 10.1093/icesjms/47.3.391
- Kopp K, Jokela J (2007) Resistant invaders can convey benefits to native species. *Oikos* 116:295–301. doi: 10.1111/j.2006.0030-1299.15290.x
- Korhonen AI, Lagerspetz KYH (1996) Heat shock response and thermal acclimation in *Asellus aquaticus*. *J Therm Biol* 21:49–56. doi: 10.1016/0306-4565(95)00020-8
- Kornis MS, Mercado-Silva N, Vander Zanden MJ (2012) Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *J Fish Biol* 80:235–285. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.03157.x
- Korte E (2002) Die fischökologische Situation des Untermains bei Frankfurt am Main. Bericht im Auftrag des Umweltamtes der Stadt Frankfurt am Main: 48 Seiten.
- Korte E, Schneider J, Kalbhenn U, Bock G (2015) Rheinfischfauna 2012/2013. IKSR Rhein-Messprogramm Biologie 2012/2013 - Qualitätskomponente Fische. Land Hessen, Regierungspräsidium Darmstadt, Riedstadt, Frankfurt am Main, Koblenz: 83 Seiten.

- Körting W (1975) Larval development of *Bothriocephalus* sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) from carp (*Cyprinus carpio* L.) in Germany. J Fish Biol 7:727–733.
- Koskivaara M, Valtonen ET (1992) Dactylogyrus (Monogenea) communities on the gills of roach in three lakes in Central Finland. Parasitology 104:263–272. doi: 10.1017/S0031182000061709
- Kvach Y (2005) A comparative analysis of helminth faunas and infection parameters of ten species of gobiid fishes [Actinopterygii: Gobiidae] from the North-Western Black Sea. Acta Ichthyol Piscat 35:103-110.
- Kvach Y (2004) The far eastern nematode *Anguillicoloides crassus*-new parasite of the invasive round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. Vestn Zool 38:38.
- Kvach Y, Boldyrev V, Lohner R, Stepien CA (2015) The parasite community of gobiid fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the Lower Volga River region. Biologia (Bratisl) 70:948–957.
- Kvach Y, Kornyychuk Y, Mierzejewska K, et al. (2014) Parasitization of invasive gobiods in the eastern part of the Central trans-European corridor of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. Parasitol Res 113:1605–1624. doi: 10.1007/s00436-014-3791-2
- Kvach Y, Skóra KE (2007) Metazoa parasites of the invasive round goby *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*) (Pallas) (Gobiidae: Osteichthyes) in the Gulf of Gdańsk, Baltic Sea, Poland: a comparison with the Black Sea. Parasitol Res 100:767–774. doi: 10.1007/s00436-006-0311-z
- Kvach Y, Stepien CA (2008) Metazoan parasites of introduced round and tubenose gobies in the Great Lakes: support for the “enemy release hypothesis.” J Great Lakes Res 34:23–35.
- Kvach Y, Winkler HM (2011) The colonization of the invasive round goby *Neogobius melanostomus* by parasites in new localities in the southwestern Baltic Sea. Parasitol Res 109:769–780. doi: 10.1007/s00436-011-2321-8
- Lackschewitz D, Reise K, Buschbaum C, et al. (2015) Neobiota in deutschen Küstengewässern: eingeschleppte und kryptogene Tier- und Pflanzenarten an der deutschen Nord- und Ostseeküste, Datenstand: Juli 2014. LLUR, Flensburg: 216 Seiten.
- Lafferty KD (1997) Environmental parasitology: What can parasites tell us about human impacts on the environment? Parasitol Today 13:251–255. doi: 10.1016/S0169-4758(97)01072-7
- Landsberg JH, Blakesley BA, Reese RO, et al. (1998) Parasites of fish as indicators of environmental stress. Environ Monit Assess 51:211–232. doi: 10.1023/A:1005991420265

- Lefebvre F, Fazio G, Crivelli AJ (2012) *Anguillicoloides crassus*. In: Woo PTK, Buchmann K (eds) Fish parasites: Pathobiology and Protection. CABI, Wallingford, UK, 310–326.
- Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S (2013) Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Springer Science & Business Media, Dordrecht: 592 Seiten.
- Leprieur F, Beauchard O, Blanchet S, et al. (2008) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. PLoS Biol 6:e28. doi: 10.1371/journal.pbio.0060028
- Leuven RSEW, van der Velde G, Baijens I, et al. (2009) The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. Biol Invasions 11:1989–2008. doi: 10.1007/s10530-009-9491-7
- Levsen A (2001) Transmission ecology and larval behaviour of *Camallanus cotti* (Nematoda, Camallanidae) under aquarium conditions. Aquar Sci Conserv 3:301–311. doi: 10.1023/A:1013137801600
- LFV Bayern (2015) Invasive Grundeln in Bayern-Bestandsaufnahme und derzeitiger Kenntnisstand, 2nd edn. Landesfischereiverband Bayern e.V: 72 Seiten.
- Locke SA, Bulté G, Marcogliese DJ, Forbes MR (2014) Altered trophic pathway and parasitism in a native predator (*Lepomis gibbosus*) feeding on introduced prey (*Dreissena polymorpha*). Oecologia 175:315–324.
- Lucius R, Loos-Frank B (2008) Biologie von Parasiten. Springer, Berlin, Heidelberg: 553 Seiten.
- Lucius R, Loos-Frank B (1997) Parasitologie: Grundlagen für Biologen, Mediziner und Veterinärmediziner. Spektrum Akademischer Verlag, Berlin, Heidelberg: 369 Seiten.
- Lurgi M, López BC, Montoya JM (2012) Novel communities from climate change. Philos Trans R Soc B Biol Sci 367:2913–2922. doi: 10.1098/rstb.2012.0238
- Machida Y, Akiyama YB (2013) Impacts of invasive crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera laevis* and *M. togakushiensis*) in Japan. Hydrobiologia 720:145–151. doi: 10.1007/s10750-013-1665-8
- Mackenzie K (2002) Parasites as biological tags in population studies of marine organisms: an update. Parasitology 124:153–163. doi: 10.1017/S0031182002001518
- Marcogliese DJ (2005) Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health? Int J Parasitol 35:705–716. doi: 10.1016/j.ijpara.2005.01.015
- Marcogliese DJ (2004) Parasites: Small players with crucial roles in the ecological theater. EcoHealth 1:151–164. doi: 10.1007/s10393-004-0028-3

- Marcogliese DJ, Cone DK (1997) Food webs: a plea for parasites. *Trends Ecol Evol* 12:320–325. doi: 10.1016/S0169-5347(97)01080-X
- Marcogliese DJ, Scholz T (1999) Recent visitations by eels to Sable Island, Canada, confirmed by parasites. *J Fish Biol* 54:685–687. doi: 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00646.x
- Martin CW, Valentine MM, Valentine JF (2010a) Competitive interactions between invasive Nile Tilapia and native fish: The potential for altered trophic exchange and modification of food webs. *PLoS ONE* 5:e14395. doi: 10.1371/journal.pone.0014395
- Martin P, Dorn NJ, Kawai T, et al. (2010b) The enigmatic Marmorkrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). *Contrib Zool* 79:107–118.
- May RM, Anderson RM (1979) Population biology of infectious diseases: Part II. *Nature* 280:455–461.
- McCallum H, Dobson A (1995) Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. *Trends Ecol Evol* 10:190–194. doi: 10.1016/S0169-5347(00)89050-3
- Mehlhorn H (2012) Die Parasiten des Menschen: Erkrankungen erkennen, bekämpfen und vorbeugen. Springer-Verlag, Berlin: 334 Seiten.
- Mehlhorn H, Piekarski G (2002) Grundriss der Parasitenkunde: Parasiten des Menschen und der Nutztiere. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg: 516 Seiten.
- Meyer AH, Schmidt BR, Grossenbacher K (1998) Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 265:523–528. doi: 10.1098/rspb.1998.0326
- Mierzejewska K, Martyniak A, Kakareko T, et al. (2011) *Gyrodactylus proterorhini* Ergens, 1967 (Monogenoidea, Gyrodactylidae) in gobiids from the Vistula River—the first record of the parasite in Poland. *Parasitol Res* 108:1147–1151. doi: 10.1007/s00436-010-2175-5
- Minchin D (2008) Species Factsheet - *Anguillicola crassus*. In: DAISIE Deliv. Alien Invasive Species Invent. Eur. www.europe-aliens.org/speciesTheWorst.do. Download 10 Jun 2015.
- Minchin D, Gollasch S (2002) Vectors — How Exotics Get Around. In: Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S (Hrsg.) *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Springer, Netherlands: 183–192.
- Möller H (1978) The effects of salinity and temperature on the development and survival of fish parasites. *J Fish Biol* 12:311–323. doi: 10.1111/j.1095-8649.1978.tb04176.x
- Möller H (1984) Daten zur Biologie der Elbefische, Kiel: 217 Seiten.

- Molzen BU (2006) Die Auswirkung des Befalls mit Plerocercoiden des Hechtbandwurms (*Triaenophorus nodulosus* (P.)) auf den Flussbarsch (*Perca fluviatilis* L.) im Bodensee-Obersee. Ludwig-Maximilians-Universität München
- Moravec F (2013) Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Academia, Prag: 601 Seiten.
- Münster J, Klimpel S, Fock HO, et al. (2015) Parasites as biological tags to track an ontogenetic shift in the feeding behaviour of *Gadus morhua* off West and East Greenland. Parasitol Res 114:2723–2733. doi: 10.1007/s00436-015-4479-y
- Nehring S (2010) Schwarze Liste invasiver Arten: Kriteriensystem und Schwarze Listen invasiver Fische für Deutschland und für Österreich: Ergebnisse aus dem F+E-Vorhaben FKZ 806 82 330. Bundesamt für Naturschutz, Bonn: 185 Seiten.
- Nehring S (2011) NEOZOA (Makrozoobenthos) in den deutschen Gewässern - Eine Einführung - AeT Umweltplanung Koblenz. www.neozoa.de. Download 14 Dec 2015.
- Nentwig W (2010) Invasive Arten, Haupt, Bern: 128 Seiten.
- Nentwig W (2007) Biological Invasions. Springer-Verlag, Berlin; Heidelberg: 444 Seiten.
- Nentwig W, Bacher S, Brandl R (2007) Ökologie kompakt. Springer-Verlag, Berlin; Heidelberg.
- Neumann W (1985) Schwimmblasenparasit *Anguillicola* bei Aalen. Fisch Teichwirt 11:322.
- Ogutu-Ohwayo R (1990) The decline of the native fishes of lakes Victoria and Kyoga (East Africa) and the impact of introduced species, especially the Nile perch, *Lates niloticus*, and the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. Environ Biol Fishes 27:81–96. doi: 10.1007/BF00001938
- Oidtmann B, Hoffmann RW (1998) Die Krebspest. Stapfia 58, Oberösterreichisches Landesmuseum: 187-196.
- Ondračková M, Dávidová M, Blažek R, et al. (2009) The interaction between an introduced fish host and local parasite fauna: *Neogobius kessleri* in the middle Danube River. Parasitol Res 105:201–208. doi: 10.1007/s00436-009-1384-2
- Ondračková M, Dávidová M, Pečínková M, et al. (2005) Metazoan parasites of *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube. J Appl Ichthyol 21:345–349. doi: 10.1111/j.1439-0426.2005.00682.x
- Ondračková M, Francová K, Dávidová M, et al. (2010) Condition status and parasite infection of *Neogobius kessleri* and *N. melanostomus* (Gobiidae) in their native and non-native area of distribution of the Danube River. Ecol Res 25:857–866. doi: 10.1007/s11284-010-0716-0

- Overstreet R (1997) Parasitological Data As Monitors of Environmental Health. *Parasitologia* 39:169–175.
- Padilla DK, Williams SL (2004) Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Front Ecol Environ* 2:131–138. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0131:BBWAAO]2.0.CO;2
- Palstra AP, Heppner DFM, van Ginneken VJT, et al. (2007) Swimming performance of silver eels is severely impaired by the swim-bladder parasite *Anguillilicola crassus*. *J Exp Mar Biol Ecol* 352:244–256. doi: 10.1016/j.jembe.2007.08.003
- Panov VE, Alexandrov B, Arbačiauskas K, et al. (2009) Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integr Environ Assess Manag* 5:110–126. doi: 10.1897/IEAM_2008-034.1
- Paolucci EM, MacIsaac HJ, Ricciardi A (2013) Origin matters: alien consumers inflict greater damage on prey populations than do native consumers. *Divers Distrib* 19:988–995. doi: 10.1111/ddi.12073
- Parker GA, Chubb JC, Ball MA, Roberts GN (2003) Evolution of complex life cycles in helminth parasites. *Nature* 425:480–484. doi: 10.1038/nature02012
- Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM (2011) Introduced brown trout alter native acanthocephalan infections in native fish: trout alter native host-parasite dynamics. *J Anim Ecol* 80:990–998. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01834.x
- Petutschnig J, Honsig-Erlenburg W, Pekny R (2008) Zum aktuellen Flusskrebs- und Fischvorkommen des Warmbaches in Villach. Carinth II, 95–102.
- Piazzini S, Lori E, Favilli L, et al. (2010) A tropical fish community in thermal waters of southern Tuscany. *Biol Invasions* 12:2959–2965. doi: 10.1007/s10530-010-9695-x
- Platvoet D, Van Der Velde G, Dick JT, Li S (2009) [Flexible omnivory in *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894)(Amphipoda)—Amphipod Pilot Species Project (AMPIS) Report 5, Flexible omnivory in *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894)(Amphipoda)—Amphipod Pilot Species Project (AMPIS) Report 5]. *Crustaceana* 82:703–720. doi: 10.1163/156854009X423201
- Poulin R, Morand S (2000) The Diversity of Parasites. *Q Rev Biol* 75:277–293.
- Prenter J, MacNeil C, Dick JT., Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. *Trends Ecol Evol* 19:385–390. doi: 10.1016/j.tree.2004.05.002
- Prior KM, Powell THQ, Joseph AL, Hellmann JJ (2015) Insights from community ecology into the role of enemy release in causing invasion success: the importance of native enemy effects. *Biol Invasions* 17:1283–1297. doi: 10.1007/s10530-014-0800-4

- Rabitsch W, Milasowszky N, Nehring S, et al. (2013) The times are changing: temporal shifts in patterns of fish invasions in central European fresh waters. *J Fish Biol* 82:17–33. doi: 10.1111/j.1095-8649.2012.03457.x
- Rakauskas V, Bacevičius E, Pūtys Ž, et al. (2008) Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), a recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania. *Acta Zool Litu* 18:180–190. doi: 10.2478/v10043-008-0030-z
- Rauque CA, Viozzi GP, Semenás LG (2003) Component population study of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno, Argentina. *Folia Parasitol, Praha* 50:72–78.
- Reise K, Olenin S, Thieltges DW (2006) Are aliens threatening European aquatic coastal ecosystems? *Helgol Mar Res* 60:77–83. doi: 10.1007/s10152-006-0024-9
- Rewicz T, Grabowski M, MacNeil C, Bacela-Spychalska K (2014) The profile of a “perfect” invader—the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus*. In: *Aquatic Invasions. Regional Euro-Asian Biological Invasions Centre (REABIC)*, 267–288.
- Ricciardi A, Rasmussen JB (1998) Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Can J Fish Aquat Sci* 55:1759–1765. doi: 10.1139/cjfas-55-7-1759
- Ricciardi A, Whoriskey FG, Rasmussen JB (1996) Impact of the (*Dreissena*) invasion on native unionid bivalves in the upper St. Lawrence River. *Can J Fish Aquat Sci* 53:1434–1444. doi: 10.1139/f96-068
- Rixon CAM, Duggan IC, Bergeron NMN, et al. (2005) Invasion risks posed by the aquarium trade and live fish markets on the Laurentian Great Lakes. *Biodivers Conserv* 14:1365–1381. doi: 10.1007/s10531-004-9663-9
- Roche KF, Janač M, Jurajda P (2013) A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor – geopolitical change as a driver for invasion. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 01. doi: 10.1051/kmae/2013066
- Rohde K (2005) Marine parasitology. CSIRO ; CABI, Collingwood, Vic. : Wallingford, UK: 565 Seiten.
- Ruiz-Caruso R, Matheson Jr. RE, Roberts Jr. DE, Whitfield PE (2006) The western Pacific red lionfish, *Pterois volitans* (Scorpaenidae), in Florida: Evidence for reproduction and parasitism in the first exotic marine fish established in state waters. *Biol Conserv* 128:384–390. doi: 10.1016/j.biocon.2005.10.012
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, et al. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287:1770–1774. doi: 10.1126/science.287.5459.1770
- Salo P, Korpimäki E, Banks PB, et al. (2007) Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proc R Soc B Biol Sci* 274:1237–1243. doi: 10.1098/rspb.2006.0444

- Simberloff D, Von Holle B (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1:21–32.
- Skora KE, Rzeznik J (2001) Observations on diet composition of *Neogobius melanostomus* Pallas 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea). *J Gt Lakes Res* 27:290–299.
- Skóra KE, Stolarski J (1993) New fish species in the Gulf of Gdansk, *Neogobius* sp. [cf. *Neogobius melanostomus* (Pallas 1811)]. *Bull Sea Fish Inst* 1:83–84.
- Storey AW, Edward DHD, Gazey P (1991) Surber and kick sampling: a comparison for the assessment of macroinvertebrate community structure in streams of south-western Australia. *Hydrobiologia* 211:111–121.
- Strauss A, White A, Boots M (2012) Invading with biological weapons: the importance of disease-mediated invasions. *Funct Ecol* 26:1249–1261. doi: 10.1111/1365-2435.12011
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecol Lett* 15:1199–1210. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x
- Strayer DL, Dudgeon D (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J North Am Benthol Soc* 29:344–358. doi: 10.1899/08-171.1
- Stumpp M (1975) Untersuchungen zur Morphologie und Biologie von *Camallanus cottii* (Fujita, 1927). *Z Für Parasitenkd* 46:277–290. doi: 10.1007/BF00418521
- Sures B, Knopf K (2004) Parasites as a threat to freshwater eels? *Science* 304:209–211. doi: 10.1126/science.304.5668.209
- Sures B, Siddall R, Taraschewski H (1999) Parasites as Accumulation Indicators of Heavy Metal Pollution. *Parasitol Today* 15:16–21. doi: 10.1016/S0169-4758(98)01358-1
- Sures B, Taraschewski H (1995) Cadmium concentrations in two adult acanthocephalans, *Pomphorhynchus laevis* and *Acanthocephalus lucii*, as compared with their fish hosts and cadmium and lead levels in larvae of *A. lucii* as compared with their crustacean host. *Parasitol Res* 81:494–497. doi: 10.1007/BF00931792
- Székely C (1994) Paratenic hosts for the parasitic nematode *Anguillicola crassus* in Lake Balaton, Hungary. *Dis Aquat Organ* 18:11–20. doi: 10.3354/dao018011
- Székely C, Pazooki J, Molnár K, others (1996) Host reaction in paratenic fish hosts against 3rd stage larvae of *Anguillicola crassus*. *Dis Aquat Organ* 26:173–180.
- Taeubert J-E, Gum B, Geist J (2012) Host-specificity of the endangered thick-shelled river mussel (*Unio crassus*, Philipsson 1788) and implications for conservation. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 22:36–46.

- Telfer S, Bown KJ, Sekules R, et al. (2005) Disruption of a host-parasite system following the introduction of an exotic host species. *Parasitology* 130:661–668. doi: 10.1017/S0031182005007250
- Tittizer T, Schöll F, Banning M, et al. (2000) Aquatische Neozoen im Makrozoobenthos der Binnenwasserstraßen Deutschland. *Lauterbornia* 1–72.
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, et al. (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421:628–630. doi:10.1038/nature01346
- Tremblay ME (2012) An effect of the invasive Round Goby (*Neogobius melanostomus*) on the recruitment of unionid mussel Species at Risk (Bivalvia: Unionidae). Guelph, Ontario, Canada: 94 Seiten.
- Trujillo-Jiménez P (1998) Trophic spectrum of the cichlids *Cichlasoma (Parapetenia) istlanum* and *Cichlasoma (Arconcentrus) nigrofasciatum* in the Amacuzac River, Morelos, Mexico. *J Freshw Ecol* 13:465–473. doi: 10.1080/02705060.1998.9663643
- Vanderploeg HA, Nalepa TF, Jude DJ, et al. (2002) Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 59:1209–1228. doi: 10.1139/f02-087
- van der Velde G (2007) Quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in the Main River (Germany). *Aquat Invasions* 2:261–264. doi: 10.3391/ai.2007.2.3.11
- van Ginneken V, Ballieux B, Willemze R, et al. (2005) Hematology patterns of migrating European eels and the role of EVEX virus. *Comp Biochem Physiol Part C Toxicol Pharmacol* 140:97–102. doi: 10.1016/j.cca.2005.01.011
- Vincent AG, Font WF (2003) Seasonal and yearly population dynamics of two exotic helminths, *Camallanus cotti* (Nematoda) and *Bothriocephalus acheilognathi* (Cestoda), parasitizing exotic fishes in Waianae Stream, O'ahu, Hawaii. *J Parasitol* 89:756–760. doi: 10.1645/GE-90R
- Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277:494–499. doi: 10.1126/science.277.5325.494
- Walther G-R, Post E, Convey P, et al. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416:389–395. doi: 10.1038/416389a
- Wetzel RG (2001) Limnology: Lake and River Ecosystems. Academic Press, California, London: 1023 Seiten.
- WHO (2015) World Malaria Report 2015. www.who.int. Download 13 Nov 2015.
- WHO (2014) Plague – Madagascar. Disease outbreak news 21 November 2014, www.who.int. Download 14 Nov 2015.

- Wielgoss S, Taraschewski H, Meyer A, Wirth T (2008) Population structure of the parasitic nematode *Anguillicola crassus*, an invader of declining North Atlantic eel stocks. *Mol Ecol* 17:3478–3495. doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03855.x
- Williams HH, MacKenzie K, McCarthy AM (1992) Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet, and phylogenetics of fish. *Rev Fish Biol Fish* 2:144–176. doi: 10.1007/BF00042882
- Williams JW, Jackson ST (2007) Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Front Ecol Environ* 5:475–482. doi.org/10.1890/070037
- Williamson M (1996) Biological invasions. Springer Science & Business Media: 244 Seiten.
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661–1666. doi: 10.2307/2265769
- Witte F, Goldschmidt T, Wanink J, et al. (1992) The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environ Biol Fishes* 34:1–28. doi: 10.1007/BF00004782
- Würtz J, Taraschewski H, Pelster B (1996) Changes in gas composition in the swimbladder of the European eel (*Anguilla anguilla*) infected with *Anguillicola crassus* (Nematoda). *Parasitology* 112:233–238. doi: 10.1017/S003118200008481X
- Wu S, Wang G, Gao D, et al. (2007) Occurrence of *Camallanus cotti* in greatly diverse fish species from Danjiangkou Reservoir in central China. *Parasitol Res* 101:467–471. doi: 10.1007/s00436-007-0472-4
- Zander CD (1998) Parasit-Wirt-Beziehungen: Einführung in die ökologische Parasitologie. Springer-Verlag, Berlin; Heidelberg: 184 Seiten.
- Zander CD, Strohbach U, Groenewold S (1993) The importance of gobies (Gobiidae, Teleostei) as hosts and transmitters of parasites in the SW Baltic. *Helgoländer Meeresunters* 47:81–111. doi: 10.1007/BF02366186

6 Anhang

Anhang 1:

Erklärung zu Autorenanteilen

Publikation: Getting what is served? Feeding ecology influencing parasite-host interactions in invasive round goby *Neogobius melanostomus*

Anhang 2:

Erklärung zu Autorenanteilen

Publikation: Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a “Trojan horse” strategy?

Anhang 3:

Erklärung zu Autorenanteilen

Publikation: Cooling water of power plant creates “hot spots” for tropical fishes and parasites

Anhang 4:

Lebenslauf

Anhang 1

Erklärung zu den Autorenanteilen

an der Publikation:

Getting what is served? Feeding ecology influencing parasite-host interactions in invasive round goby *Neogobius melanostomus*

Status: Accepted

Name der Zeitschrift: PLoS ONE

Beteiligte Autoren Sebastian Emde (Promovierender), Judith Kochmann (JK) Thomas Kuhn (TK), Martin Plath (MP), Sven Klimpel (SK)

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

(1) zu Entwicklung und Planung

Promovierender: 60%

Co-Autor SK: 40%

(2) zur Durchführung der einzelnen Untersuchungen und Experimente

Promovierender: Parasitologische (100%), nahrungsökol. (100%) und molekularbiol. Analyse (30%)
Co-Autor TK: Molekularbiol. Analyse (70%)

(3) zur Erstellung der Datensammlung und Abbildungen

Promovierender: Datensammlung (90%), Abbildungen (80%), Tabellen (80%)
Co-Autor JK: Datensammlung (10%), Abbildungen (20%), Tabellen (20%)

(4) zur Analyse und Interpretation der Daten

Promovierender: Artdiagnostik (90%), Statistik (30%), Sequenzanalyse (30%), Interpretation (60%)
Co-Autor JK: Statistik (30%), Interpretation (20%)
Co-Autor TK: Artdiagnostik (10%), Sequenzanalyse (70%)
Co-Autor MP: Statistik (40%), Interpretation (10%)
Co-Autor SK: Interpretation (10%)

(5) zum Verfassen des Manuskripts

Promovierender: 50%

Co-Autor JK: 10%

Co-Autor TK: 5%

Co-Autor MP: 5%

Co-Autor SK: 30%

Datum/Ort: _____

Unterschrift Promovend: _____

Zustimmende Bestätigungen der oben genannten Angaben

Unterschrift Betreuer: _____ Datum/Ort: _____

Ggfs. Unterschrift *corresponding author* JK: _____ Datum/Ort: _____



Getting What Is Served? Feeding Ecology Influencing Parasite-Host Interactions in Invasive Round Goby *Neogobius melanostomus*

Sebastian Emde¹, Judith Kochmann^{2*}, Thomas Kuhn¹, Martin Plath³, Sven Klimpel^{1,2}

1 Institute for Ecology, Evolution and Diversity, Goethe-University, Frankfurt am Main, Hesse, Germany, **2** Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung, Biodiversity and Climate Research Centre, Frankfurt am Main, Hesse, Germany, **3** College of Animal Science and Technology, Northwest Agriculture & Forestry University, Yangling, Shaanxi Province, P. R. China

Abstract

Freshwater ecosystems are increasingly impacted by alien invasive species which have the potential to alter various ecological interactions like predator-prey and host-parasite relationships. Here, we simultaneously examined predator-prey interactions and parasitization patterns of the highly invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) in the rivers Rhine and Main in Germany. A total of 350 *N. melanostomus* were sampled between June and October 2011. Gut content analysis revealed a broad prey spectrum, partly reflecting temporal and local differences in prey availability. For the major food type (amphipods), species compositions were determined. Amphipod fauna consisted entirely of non-native species and was dominated by *Dikerogammarus villosus* in the Main and *Echinogammarus trichiatus* in the Rhine. However, the availability of amphipod species in the field did not reflect their relative abundance in gut contents of *N. melanostomus*. Only two metazoan parasites, the nematode *Raphidascaris acus* and the acanthocephalan *Pomphorhynchus* sp., were isolated from *N. melanostomus* in all months, whereas unionid glochidia were only detected in June and October in fish from the Main. To analyse infection pathways, we examined 17,356 amphipods and found *Pomphorhynchus* sp. larvae only in *D. villosus* in the river Rhine at a prevalence of 0.15%. *Dikerogammarus villosus* represented the most important amphipod prey for *N. melanostomus* in both rivers but parasite intensities differed between rivers, suggesting that final hosts (large predatory fishes) may influence host-parasite dynamics of *N. melanostomus* in its introduced range.

Citation: Emde S, Kochmann J, Kuhn T, Plath M, Klimpel S (2014) Getting What Is Served? Feeding Ecology Influencing Parasite-Host Interactions in Invasive Round Goby *Neogobius melanostomus*. PLoS ONE 9(10): e109971. doi:10.1371/journal.pone.0109971

Editor: Raul Narciso C. Guedes, Federal University of Viçosa, Brazil

Received May 12, 2014; **Accepted** September 6, 2014; **Published** October 22, 2014

Copyright: © 2014 Emde et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability: The authors confirm that all data underlying the findings are fully available without restriction. All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

Funding: The present study was financially supported by the research funding programme "LOEWE –Landes-Offensive zur Entwicklung Wissenschaftlich-ökonomischer Exzellenz" of Hesse's Ministry of Higher Education, Research, and the Arts. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

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

* Email: judith.kochmann@senckenberg.de

Introduction

Biological invasions have increased exponentially in recent years due to human activities, especially shipping, along with the adverse effects of environmental changes such as global warming [1–3]. Although brackish waters have the highest risk for species introductions, freshwater ecosystems are also strongly affected, especially by the introduction of non-indigenous fishes [4,5]. Once established in their new environment, invasive non-indigenous species can have tremendous effects on local populations of indigenous species, e.g., through competitive [6], predator-prey [7–9], or host-parasite interactions [10,11], all of which have the potential to result in altered ecosystem functioning (see review by Strayer [12]).

To date, several studies in aquatic ecosystems have considered the question of how invasive predators can affect native prey populations [13–15], or how invasive prey populations can alter indigenous prey communities [16,17], and whether or not non-indigenous prey species become integrated into the prey spectrum of indigenous predators [18]. Furthermore, studies have started to

concentrate on parasitization patterns of native and invasive species, and several different scenarios are possible: (i) invasive hosts may lose their original parasite load ('enemy release hypothesis'), providing invasive species with an initial benefit in their novel range [10,19,20]. (ii) Introduced hosts may carry new parasite species (parasite spill-over), which may adversely affect native host species [21]. (iii) Invasive hosts may serve as intermediate hosts or vectors for local parasites or diseases (parasite spillback) [21]. (iv) Finally, shift and/or loss of local parasite species would be predicted if the invader is replacing local host species but cannot function as intermediate or definitive host in the parasite life cycles (dilution effect) [22,23]. Few studies, however, have simultaneously considered predator-prey interactions and parasitization patterns of different trophic levels in ecosystems that are heavily influenced by invasive species [24–26]. This is surprising, given that many parasites with indirect life-cycles rely on the ingestion of their intermediate hosts by further (intermediate or final) host species to successfully complete their life cycles [27,28]. Biological invasions could provide large numbers of host specimens within a very short time-span (e.g.

[29]) that could affect parasite transmission patterns in entire fish communities.

The round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) is a frequent invader of brackish and freshwater habitats worldwide, reaching enormous population densities and causing changes of food web dynamics at different trophic levels, e.g., in the North American Great Lakes [30] and in large European rivers, e.g. the Danube [29]. Round gobies nowadays make up app. 80% of fish catches in the Rhine [31], and so an alteration of ecological interactions is also expected for the Rhine. For example, it is known that round gobies act as competitors of spawning or foraging sites with native species [30]. Feeding patterns of *N. melanostomus* vary in different distribution areas. While dreissenid mussels play an important role in the feeding ecology of *N. melanostomus* in the Great Lakes and in the Baltic Sea [32,33], amphipods seem to be their main forage in German rivers [24,25,31]. In the Rhine, the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) has been described as dominating communities of macroinvertebrates and as an important prey species of *N. melanostomus* [24,25,31,34,35]. Both species, *D. villosus* and *N. melanostomus* function as intermediate hosts for different parasites (e.g., *Pomphorhynchus* spp. and *Raphidascaris* spp.) and may be responsible for the spread of these parasites, which could increasingly affect native vertebrate and invertebrate hosts as well [24,36].

Studies on *N. melanostomus* that combine the analysis of their feeding habits with parasitological analyses are rare and have focused on the Danube [25,29] and Rhine [24,31]. To analyse the role of different amphipod species for metazoan fish parasite transmission as well as temporal variation of diet compositions in invasive *N. melanostomus*, samples from the rivers Main and Rhine were compared in this study. We hypothesized that (a) *N. melanostomus* will mainly feed on amphipods throughout the course of our repeated monthly sampling and in both rivers, and accordingly, (b) the availability of amphipod species in a given river will reflect their relative contribution to gut contents of *N. melanostomus*. Moreover, we expected that (c) monthly infestation rates of amphipods with parasite species and monthly feeding rates of amphipods by *N. melanostomus* should reflect parasite infestation rates in *N. melanostomus*. Finally, a detailed description of parasite fauna for two sampling locations in the rivers Main and Rhine was intended to complement current parasite diversity estimates of *N. melanostomus* in its introduced range.

Materials and Methods

Sampling

A total of $n = 350$ *N. melanostomus* were collected from June to October 2011 in the rivers Rhine ($49^{\circ}51'54.7''N$ $8^{\circ}21'40.2''E$) and Main ($50^{\circ}04'48.9''N$ $8^{\circ}31'19.6''E$) in Germany. Both sites were similar in habitat structure with rip-rap embanked shorelines (technolithal) that led into bottom substrate of sand and gravel. In contrast to the Rhine, the river bank of the Main had little more vegetation with roots partly reaching into the water.

35 *N. melanostomus* specimens per site were caught randomly on top of and around rip-raps (depths of ~40–200 cm) during one day at the end of each month (between ~9 am–2 pm) using a hook and line technique. Since standardized angling is known to yield an equilibrated sex ratio and homogenously distributed, relatively large-sized specimens in *N. melanostomus* [37], a fishing rod equipped with an anti-tangle bottom rig consisting of a special sinker (Tiroler Hözl, 80 g) was used to avoid entanglement between rip-rap interstices. A small, round hook (Owner, barb special, size 14, FRL-044) was baited with 1–3 fly maggots. All

hooked fish were used for subsequent examination in the laboratory without any size or sex selection. Each fish was carefully hooked off with a special hook removal tool and was humanely killed inside a plastic bag in order to avoid losing gut contents or parasites. To prevent further digestion or migration of parasites to other organs, fishes were kept separately in plastic bags in a cooling box filled with ice and stored afterwards at $-20^{\circ}C$ for later examination.

Amphipods were also collected monthly at the same sampling sites turning around large stones and using the ‘kick-sampling’ method after Storey et al. [38]. A small fishing net (15×20 cm, mesh size ~1 mm) was used to catch as many amphipods as possible within 30 minutes along a 10 m stretch at a depth of up to 50 cm. Amphipods were kept together with organic material and some stones in plastic bags. Entire samples were frozen at $-20^{\circ}C$ and later separated from sediment to identify amphipods to species level.

Parasitological examination and feeding ecology of *N. melanostomus*

Gobies were measured for total length (cm) and weight (g), condition factors (CF) were calculated according to Schäperclaus [39]. These measures are key parameters in studies on fish biology and were reported in (Text S1, Table S1) to facilitate comparisons with other studies.

Fish were then examined for their metazoan parasite fauna and stomach content using a stereomicroscope (Olympus SZ 61, magnification x 6.7–45). At first, skin, fins and gills were inspected for ectoparasites. Afterwards, the body cavity was opened to separate the inner organs. Body cavity, rinsed with 0.9% NaCl, gastrointestinal tract, gonads, kidney, liver, mesenteries, spleen and eyes were dissected and examined for endoparasites. Isolated parasites were freed from host tissue and preserved in 70% ethanol (with 4% glycerol) for morphological identification. To this end, glycerine preparations were made according to Riemann [40]. Determination under a microscope (Leitz Dialux 22, magnification x 15.75–630) was aided by original descriptions and descriptions of Golvan [41] and Špakulová et al. [42] for acanthocephalans, and Moravec [43] for nematodes. Subsamples were stored in 100% ethanol for genetic analysis (see Text S2).

Since gobies have no clearly separated stomach and a very short gut, the entire gastrointestinal tract was carefully cut lengthwise with a small pair of scissors. The weights of full and empty stomachs and the weights of each food item were recorded to the nearest 0.001 g after pat-drying on absorbent paper. Very small, as well as almost digested and defragmented parts of one prey group that could not be identified to species level were referred to as ‘not determined’ (indet.) and weighted as a pooled subsample. Only specimens that could clearly be identified, e.g. using assignable parts like eyes or telson, were identified and counted. Other components, mainly mucus and sand, but also undeterminable items were neglected. Prey organisms were sorted and identified to the lowest possible taxon and grouped into the following categories: amphipods, molluscs, insects and ‘others’ (plants, vertebrates, Acari). Isolated food organisms and parasites were preserved in 70% ethanol (with 4% glycerol) for morphological identification.

Amphipods were identified to species-level following Eggers & Martens [44,45] and preserved in 70% ethanol. For parasitological examination, all amphipods were dissected and carefully screened under a stereomicroscope. Isolated parasites were stored in 100% ethanol. From each monthly sampling, fifty amphipods of each species were randomly taken to determine sex, body size and weight using an ocular micrometer and a micro-balance. Size was

measured from the anterior rostrum to the base of the telson while animals were stretched in a straight position [46]. Data are reported in (Text S3, Figure S1).

Statistical analyses

We first tested if the relative abundance of amphipods on site (covariate, arcsine(square root)-transformed percentages relative to the highest monthly abundance value observed for the respective site) determines the proportion of amphipods in *N. melanostomus* gut contents (monthly mean values were treated as the dependent variable) using analysis of covariance (ANCOVA using SPSS vs. 22), in which ‘site’ was a fixed factor. A Chi² goodness-of-fit test (using R; R Development Core Team [47]) was then applied to test whether amphipod species compositions as encountered on site are reflected in gut contents.

Gut content analyses comprised calculations of the numerical percentage of prey (N%), the weight percentage of prey (W%), and the frequency of occurrence of prey (F%) [48,49]. On the basis of these three indices, the index of relative importance (IRI) of different food items was calculated [50]. Differences in gut content assemblage structure between months and rivers were also assessed using two-factorial permutation ANOVA (PERMANOVA; 999 permutations) on Bray-Curtis dissimilarities of 4th-root transformed weights (mg) of the different species in each fish gut using the PRIMER v6 and PERMANOVA+ add-on package (PRIMER-e, Plymouth, UK). The SIMPER procedure [51] was used for post hoc identification of the source of variation.

Parasitological analyses comprised calculations of standard parameters: the prevalence (P), mean intensity (mI), intensity (I) and mean abundance (mA) for each parasite species according to Bush et al. [52]. High mean intensities of *Pomphorhynchus* sp. infections were found (see results), and previous studies suggested transmission pathways into *N. melanostomus* via amphipods, especially *D. villosus* [24]. Therefore, we used a repeated-measures General Linear Model (rmGLM using SPSS vs. 22) to test if mean intensities of *Pomphorhynchus* sp. in round gobies (dependent variable) differed between sexes (rm) and sites (fixed factor), and if the proportion of amphipods in the gut contents (arcsine(square root)-transformed numerical percentages, covariate) had an effect. The nematode *R. acus* was also relatively abundant in fish samples, but we restricted our analysis to non-parametric Wilcoxon signed-rank test (using SPSS vs. 22) to test whether differences in infection rates existed between the two rivers.

Results

Amphipod communities

717 to 3,758 amphipods were collected during the monthly samplings, with a total of $n = 9,820$ in the Rhine and $n = 7,536$ in the Main (see Table S2). Five invasive but no native amphipod species were found in both rivers, namely *D. villosus*, *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932), *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899), *Chelicorophium curvispinum* (Sars, 1895) and *Chelicorophium robustum* (Sars, 1895). *Cryptorchestia cavimana* (Heller, 1865) occurred only in samples from the Main. *Dikerogammarus villosus* was dominating in all samples from the Main (total $n = 5,346$; 69%), except for September (Figure 1). In contrast, *E. trichiatus* was the dominant species in all samples from the Rhine (total $n = 8,463$; 86%; Figure 1). In both rivers a more balanced sex ratio was found for *D. villosus* (males:females, Rhine: 1:1.03; Main: 1:1.29) than for *E. trichiatus* (Rhine: 1:2.36; Main: 1:3.10).

General feeding ecology of *N. melanostomus*

18 (Rhine) and 16 (Main) different prey items were identified in *N. melanostomus* guts (Table S3, Table S4). The index of relative importance (IRI) found amphipods to be the main diet component of *N. melanostomus*, with an overall contribution of 71% in the Rhine and 46% in the Main (Figure 2). In the Rhine, amphipods contributed with at least 30% in each monthly sample (Figure 2). The second most important group was molluscs, which contributed with 7–38% to the overall gut content. The widespread and common species *Bithynia tentaculata*, *Potamopyrgus antipodarum* and *P. antipodarum f. carinata* were distinguishable, but, due to a high degree of fragmentation, were combined into ‘Gastropoda indet.’. Insects were rarely consumed, except for July where the IRI for Chironomidae rose to 2,288.83 (Table S3) when very little gut content was found overall. In the Main, highest proportions of amphipods (over 80%) occurred in September and October (Figure 2). Insects were consumed more often than in the Rhine, especially in June (79%) and August (36%). Fish diet was based on molluscs with 50% and 45% in July and August, respectively. Fishes, plants and Acari were rarely consumed in both rivers.

Gut content assemblage structure showed strong fluctuations between months and rivers. They differed significantly between June and July and June and August in the Rhine, whereas June and August were different from all other months in the Main (PERMANOVA: pseudo- $F = 8.64$, $df = 4$, $p = 0.001$ for the interaction ‘river × month’; for post hoc results see Table 1). Amphipods mostly accounted for the highest average dissimilarity between different monthly samples in the Rhine, whereas amphipods and insects accounted for the highest average dissimilarity between months in the Main (SIMPER procedure).

Amphipod prey preference of *N. melanostomus*

Few individuals of *C. curvispinum* were found in *N. melanostomus* guts, and the dominating amphipod species was *D. villosus*, especially in the Main, but to a lesser degree also in the Rhine. This was reflected in the ANCOVA, which detected a significant interaction between ‘site’ and ‘relative abundance of amphipods on site’ (Table 2).

Dikerogammarus villosus was disproportionately frequent in gut contents given its availability relative to that of other amphipod species on site (Chi² goodness-of-fit tests, $p < 0.001$; except for the July sampling in the Main when *D. villosus* overall was highly abundant in the field; Figure 1). Therefore, an additional ANCOVA with similar model structure was run using percentages of *D. villosus* in the gut content of *N. melanostomus* as the dependent variable (Table 3). Whereas a decrease (not increase) of numerical percentages of *D. villosus* in the gut content of *N. melanostomus* with increasing availability of *D. villosus* on site was found in the Main (driving a significant main effect of the covariate; Table 3), this pattern was not observed in the river Rhine (see significant interaction effect in Table 3; Figure 3).

Fish parasites: species identity and general biology

In total, three metazoan parasite species, two in the Rhine and three in the Main, could be isolated from *N. melanostomus*. The following taxa were identified morphologically: *Pomphorhynchus* sp., *Raphidascaris acus*, and Glochidia indet. (Table 4). As noted by Špakulová et al. [42] and Emde et al. [24], morphological identification of species within the acanthocephalan genus *Pomphorhynchus* can be difficult. Therefore, molecular barcoding was conducted on a subset of $n = 3$ specimens that were morphologically identified as *P. tereticollis*. Sequence data for ITS-1/5.8S/ITS-2 (Genbank accession numbers KJ756498–KJ756500) were almost identical (99.0% similarity, e-value: 0.00)

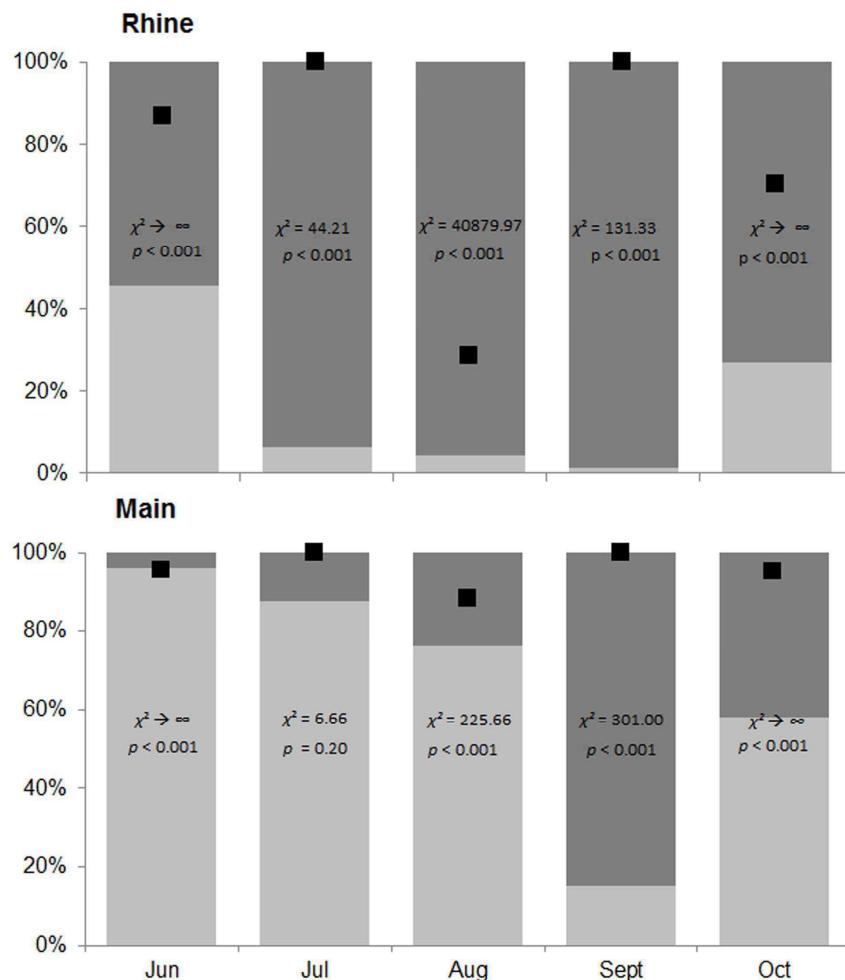


Figure 1. Dominant amphipod species. Fraction of the two dominant amphipod species (*D. villosus*=light grey, *E. trichiatus*=dark grey) in samples collected at our two study sites and numerical percentages of *D. villosus* in gut contents of *N. melanostomus* (black squares). Chi² goodness-of-fit tests were used to compare the availability of different amphipod species on site (expected values) with observed compositions in gut contents. For total numbers of individuals and amphipod species see Table S2.

doi:10.1371/journal.pone.0109971.g001

to a sequence from *P. laevis* isolated from the cyprinid *Leuciscus cephalus* from the Czech Republic (Genbank accession number AY135415), suggesting that all acanthocephalan individuals in this study may belong to the same species. Due to a mismatch between the morphological identification characteristics and genetic information, acanthocephalan specimens were referred to as *Pomphorhynchus* sp. in this study.

All parasites were larval stages (Table 4). *Pomphorhynchus* sp. occurred only in the cystacanth stage. In the Rhine 91% of specimens were encysted in the mesenteries and liver and 9% were living freely in the body cavity. A similar pattern was found in the Main with 96% encysted in mesenteries and liver and 4% freely in the body cavity. The body cavity also harboured encysted *R. acus*, which occurred predominantly as L₂-larvae (91% in the Main, 88% in the Rhine), and L₃-larvae.

Fish parasites: faunal composition

The most prevalent metazoan parasite type was *Pomphorhynchus* sp. with 100% prevalence in August and September in fish caught in the Rhine (Table 4). Maximum intensity reached 118 specimens per fish. Highest prevalence of *Pomphorhynchus* sp.

in the Main was recorded in June with 74.3%. Mean intensity of *Pomphorhynchus* sp. was an order of magnitude larger in fishes sampled from the Rhine (maximum mI = 34.6) than from the Main (maximum mI = 3.48) and always greater in female than in male *N. melanostomus* (rmGLM, significant interaction of 'sex × site'; Table 5; Figure 4). The nematode *R. acus* occurred with significantly lower prevalence in the Rhine (min. 28.57%, max. 57.14%) than in the Main (74.29% and 91.43%; Wilcoxon signed-rank test, $z = -2.023$, $p = 0.043$; Table 4). A maximum intensity of specimens of *R. acus* per fish was detected. Undetermined glochidia, i.e., parasitic larvae of unionid bivalves were detected on fish gills only in June ($P = 54.3\%$) and October ($P = 38.1\%$) in the Main.

Parasites retrieved from amphipods

Pomphorhynchus sp. was the only parasite species that could be detected in amphipod samples. Two individuals were retrieved from *D. villosus* in the Rhine; the first was detected in samples from August (157 amphipods screened, $P = 0.64\%$), the second in samples from October (671 amphipods screened, $P = 0.15\%$). Overall, *Pomphorhynchus* sp. occurred at a prevalence of 0.15% in

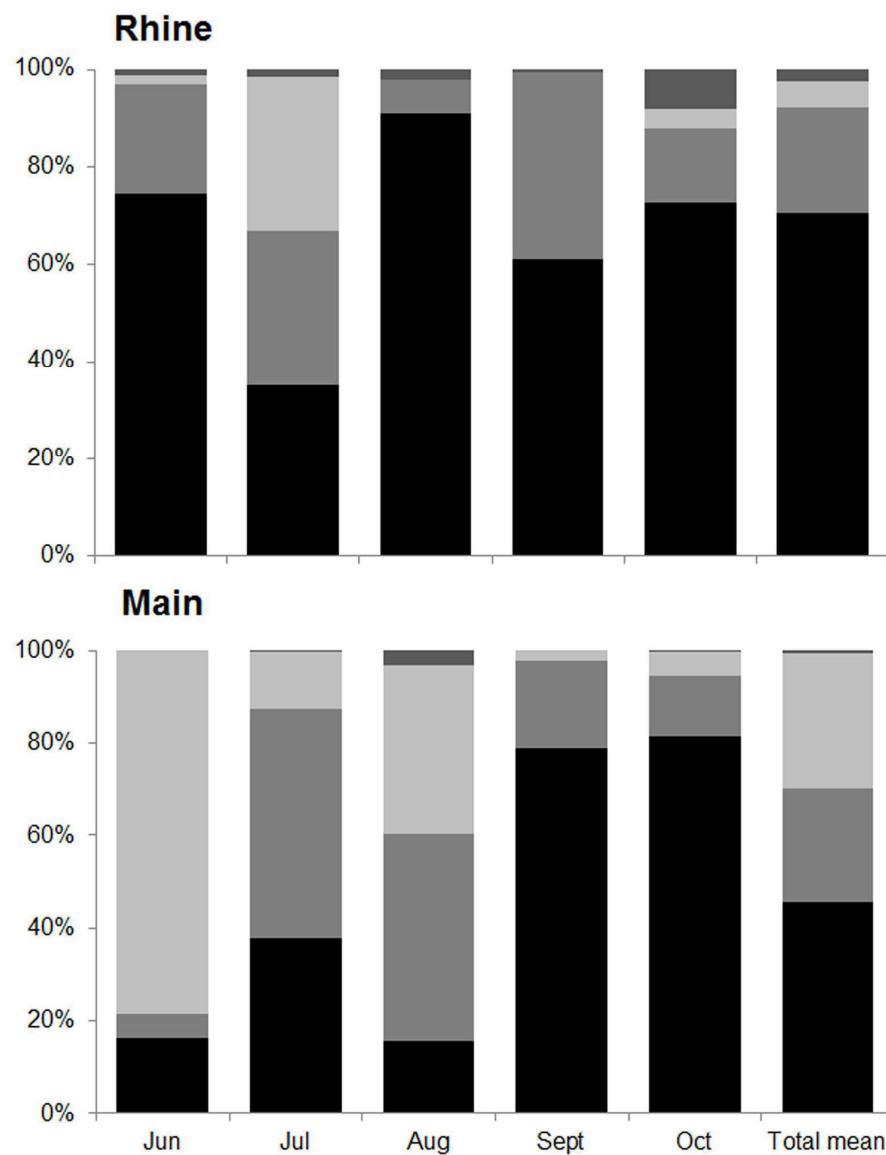


Figure 2. Gut contents of *Neogobius melanostomus*. Relative compositions (index of relative importance, IRI) of gut contents of *N. melanostomus* in two rivers from June until October 2011 as well as the total mean. Bar plot, from bottom to top: Amphipoda (black), Mollusca (medium grey), Insecta (light grey), others (dark grey).

doi:10.1371/journal.pone.0109971.g002

Table 1. PERMANOVA results (post hoc procedure).

River Rhine	t	p (perm)	River Main	T	p (perm)
Jun, Jul	2.842	0.001	Jun, Jul	5.006	0.001
Jul, Aug	3.310	0.001	Jun, Aug	3.155	0.001
			Jun, Sept	5.943	0.001
			Jun, Oct	3.758	0.001
			Jul, Aug	2.835	0.001
			Aug, Sept	4.269	0.001
			Aug, Oct	2.447	0.003

Differences in gut contents assemblage structure (based on species' weights) of *N. melanostomus* between months. Significant results (permutation $p < 0.05$) after Bonferroni correction for multiple comparisons are shown.

doi:10.1371/journal.pone.0109971.t001

Table 2. ANCOVA results – all amphipods.

	Source	df	MS	F	p	Partial Eta squared
All amphipods	Site	1	0.317	9.330	0.022	0.609
	Rel. abundance	1	0.003	0.091	0.773	0.015
	Site × rel. abundance	1	0.549	16.183	0.007	0.730
	Residuals	6	0.034			

Numerical percentages of all amphipods in the gut content of *N. melanostomus* in relation to the relative abundance of amphipods on site. Significant effects are in bold.

doi:10.1371/journal.pone.0109971.t002

D. villosus in the river Rhine (two out of 1,350 specimens). The total number of *D. villosus* was four times larger in the Main than in the Rhine (i.e., $n = 5,346$), still, no parasites were detected. Low overall abundance precluded an analysis of potential temporal fluctuation in parasite infections of amphipods. Numerical percentages of amphipods in fish gut contents did not predict mean intensities of acanthocephalan parasites in *N. melanostomus* (Table 5).

Discussion

Feeding ecology of *N. melanostomus*

Co-evolved trophic relationships can facilitate biological invasions, as exemplified by communities of coexisting invasive *N. melanostomus*, dreissenid mussels and *E. ischnus* in the North American Great Lakes [53,54]. Presence of co-evolved prey, however, appears not to be a prerequisite for *N. melanostomus* in German rivers, since *N. melanostomus* was characterized by an opportunistic and broad feeding strategy [see also 30,31]. Opportunistic feeding might also provide a plausible explanation for why we detected no positive correlation between the abundance of *D. villosus* in the field (generally a preferred type among amphipod prey) and their proportional contribution to gut contents. This was obvious especially during early summer, when prey species other than amphipods became more relevant (higher index of relative importance), especially in the Main, where insects and molluscs became the main food sources. Similarly, the importance of amphipod prey (*D. villosus* and others) for *N. melanostomus* in the Danube increased from early to late summer while the importance of chironomid larvae decreased [25]. Ingested insects in our present study were mostly nematoceran larvae, which are generally abundant in slow-flowing waterways like the Main. Non-biting midges (Chironomidae) no longer dominate the invertebrate community of the navigable main

channel of the upper Rhine [55], which may explain why insects, overall, were barely ingested. While *N. melanostomus* is commonly regarded as a predator of fish eggs and fry (e.g. [56]), these were only rarely retrieved from gut contents.

An ontogenetic size dependent diet shift from amphipods and insects to a diet dominated mainly by molluscs is known for round gobies (e.g. [25]), however, fish lengths where shifts seem to occur vary substantially between study regions and most likely depend on availability and abundance of prey organisms [57,58] as well as on time since invasion [29]. In our present study, the genus *Dreissena* seems to play a subordinate role compared to the Great Lakes and the Baltic Sea, which may be attributable to more readily available food sources, like insect larvae and amphipods. Generally, a tendency of increasing absolute numbers with increasing fish size was observed for *D. villosus* and nematocerans. In this context, Emde et al. [24] already demonstrated a size-dependent increase in acanthocephalan infections, which was inter alia explained by a correlation between goby and amphipod (*D. villosus*) prey body size, as it seems likely that the development of acanthocephalan larvae might only grow in amphipods above a certain size threshold. Thus, smaller gobies, feeding on smaller *D. villosus*, are less infected by acanthocephalans.

All amphipods found during monthly sampling were non-indigenous species from the Ponto-Caspian region (i.e., Black and Caspian Seas), corroborating studies in several European watersheds [24,44,59]. The most common non-indigenous amphipod species were *D. villosus* und *E. trichiatus*. *Dikerogammarus villosus* was dominant in samples from the Main, whereas *E. trichiatus* was dominant in Rhine samples, suggesting that faunal compositions of invasive amphipods may be more stable temporally and to a lesser degree spatially within the Rhine drainage (see also [24,60]). *Dikerogammarus villosus* was detected six years earlier than *E. trichiatus* in the Rhine and is known for its strong predation on other gammarids [7,61]. However, the total number

Table 3. ANCOVA results – *D. villosus*.

	Source	df	MS	F	p	Partial Eta squared
<i>D. villosus</i>	Site	1	0.155	31.261	0.001	0.839
	Rel. abundance	1	0.053	10.644	0.017	0.640
	Site × rel. abundance	1	0.127	25.487	0.002	0.809
	Residuals	6	0.005			

Numerical percentages of *D. villosus* in the gut content of *N. melanostomus* in relation to the relative abundance of *D. villosus* on site. Significant effects are in bold.

doi:10.1371/journal.pone.0109971.t003

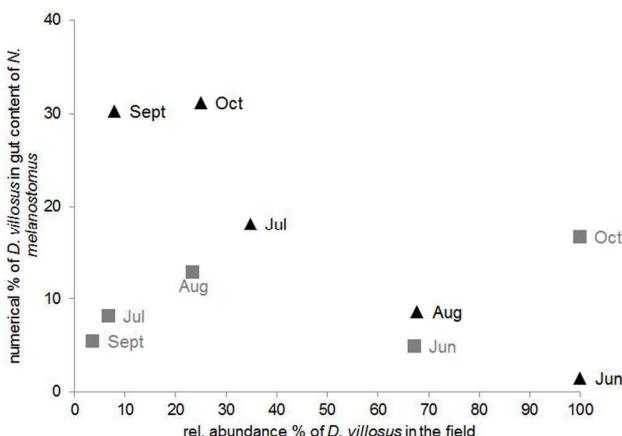


Figure 3. *Dikerogammarus villosus* in fish guts and in the field. Numerical percentage of *D. villosus* in gut contents of *N. melanostomus* in relation to the relative abundance of *D. villosus* at the Main (black) and Rhine (grey) between June and October 2011.
doi:10.1371/journal.pone.0109971.g003

of individuals caught in the Rhine was an order of magnitude lower than that of *E. trichiatius*. Whether higher predation on *D. villosus* by *N. melanostomus* in the Rhine compared to the Main could explain this pattern remains uncertain, since no fish densities at both sites were recorded herein.

Regardless of the high numbers of *E. trichiatius* in the Rhine, *N. melanostomus* primarily fed on *D. villosus*. How can this pattern be explained? Sih and Christensen [62] argued that variation in prey behaviour is more likely to affect the direction of predator-prey interactions than active prey choice of predators. Qualitatively, we noted that *E. trichiatius* at our study sites occurred closer to riverbanks, while *D. villosus* were found in both shallow and deeper waters, and so *E. trichiatius* could avoid fish predation in shallower habitats or by hiding between rip-rap interstices. Spatial niche segregation between *E. trichiatius* and *D. villosus* was previously observed in the Netherlands where the former seems to occur on soft substrates whereas the latter is most abundant on hard substrates [63]. Thus, different microhabitat use or different activity patterns in *D. villosus* are likely explanations for their dominance among amphipod prey in *N. melanostomus*.

Parasites can manipulate the predator avoidance of freshwater amphipods, rendering them more vulnerable to their fish predators (for *Gammarus pulex* see [64,65]). Whether infections by *Pomphorhynchus* sp. affect the predator avoidance of *D. villosus* is currently not known, but if infected individuals were indeed more prone to predation, this would provide a striking explanation for our finding that gobies were highly infected by *Pomphorhynchus* sp., yet infectious stages were barely found in their amphipod prey (i.e., *D. villosus*), and were even completely absent in the Main. It seems reasonable to argue that infected *D. villosus* were ingested at an accelerated rate compared to uninfected specimens. Generally, infection rates of invertebrate intermediate hosts, especially crustaceans, tend to be low, often ranging between 0.01 and 0.1% prevalence [23,28]. A possible reason for the higher infestation rates of *D. villosus* in the Rhine might be the presence of more final hosts (like common barbel *Barbus barbus* and European chub *Squalius cephalus*, however this assumption is not based on quantitative data but on personal observations only (S. Emde, personal observation).

Pomphorhynchus sp. is known to include a variety of different first intermediate hosts in its life cycle, such as *D. villosus* [24], *G. pulex* [64] and *C. curvispinum* [65]. *Gammarus pulex* seems to be

completely displaced by invasive species in the Rhine and Main [24] and was not part of the gobies' diet at both sampling sites. Following a massive decrease since 1995, *C. curvispinum* currently also plays a negligible role in the gobies' diet [65]. In the light of the decrease of other amphipod species and the observed dominance of *D. villosus* in the gobies' diet, we suggest that *D. villosus* currently represents the most relevant intermediate host for *Pomphorhynchus* sp. Still, future studies could investigate additional invertebrate groups and might uncover additional first intermediate hosts for the opportunistic parasites of the genus *Pomphorhynchus*.

Parasite fauna of *N. melanostomus*

More than 94 parasites of *N. melanostomus* have been recorded worldwide [66], and in its introduced range in Europe, 35 metazoan parasite species have been detected so far (e.g., [66–69]). *Neogobius melanostomus* usually carries more than ten different parasite species per population in its native range [70]. Herein, only three parasite species could be detected in 350 round gobies examined, suggesting that the diversity of *N. melanostomus* parasites in the Rhine did not change over the past four years ([24], S. Emde personal observation). In other regions, the parasite fauna of invasive *N. melanostomus* increased rapidly, e.g., in the Gulf of Dansk, where numbers rose from 4 to 12 parasite species within two years [68]. Only 6 to 10 years have passed since round gobies were first recorded in German inland waterways, while the first report of round gobies at our sampling sites was in 2007 [71,72]. Our results support the 'enemy release hypothesis' [19], and release from natural parasites could be one reason promoting the fast spread of round gobies worldwide. This advantage over indigenous fishes, however, will likely be lost if the diversity of the parasite fauna of *N. melanostomus* increases with time [73]. Whether or not such an increase of parasite diversity will occur in the future requires further monitoring.

All parasites detected in *N. melanostomus* were larval stages, and so we tentatively argue that currently no native parasite species is able to use *N. melanostomus* as its final but only as a paratenic host. A higher parasitization of *N. melanostomus* was observed in the Rhine, where fishes were also smaller and had a lower condition factor than in the Main (Text S1, Table S1). A high parasite load can lead to decreased growth in their fish hosts [74], however, infection studies in controlled environments would be needed to further address this hypothesis.

Pomphorhynchus sp. (Acanthocephala) and *Raphidascaris acus* (Nematoda) have been detected before in *N. melanostomus* caught in the Rhine, with similar infection rates for *Pomphorhynchus* sp. [24]. Latest data of the Danube River also described high abundances of this parasite but detected highest abundances in more recently invaded areas [29]. Similarly high prevalences of *R. acus* as found in our current study (up to 91.43%) are known from studies in other sections of the Rhine (56%) [75] and the Danube ($P = 57\%$) [67]. Generally, differences in infection rates (prevalence/intensities) among studies could be related to the presence/absence as well as abundance of the parasites' final hosts. For adult *R. acus* the European pike (*Esox lucius*) and brown trout (*Salmo trutta fario*) are known as principal final hosts [43], whereas it is barbel (*Barbus barbus*) and chub (*Squalius cephalus*) for *Pomphorhynchus* sp. [24]. However, *N. melanostomus* seems to represent a new, additional intermediate host for these parasites and thus, bridges the trophic level towards new potential, predatory final hosts. Other potential definitive hosts in the rivers Rhine and Main are trout (*Salmo trutta*) and catfish (*Silurus glanis*) for *Pomphorhynchus* [76,77] and the European eel (*Anguilla anguilla*), European perch (*Perca fluviatilis*) and pike-

Table 4. Parasitological parameters for the parasite fauna of *N. melanostomus*.

	P (%)						I _{min} –I _{max} /Mi						mA					
	Jun	Jul	Aug	Sept	Oct	Jun	Jul	Aug	Sept	Oct	Jun	Jul	Aug	Sept	Oct	Jun	Jul	Aug
<i>Rhine</i>																		
Nematoda																		
<i>Raphidascaris acus</i> (Cyst, L) in body cavity/mesentery/liver	50.00	28.57	57.14	55.56	34.29	1–6/2.44	1–5/2.10	1–18/3.80	1–17/3.67	1–7/10.25	1.22	0.60	2.17	1.89	3.51			
Acanthocephala																		
<i>Pomphorhynchus</i> sp. (L) in body cavity/mesentery/liver	86.11	71.43	100	100	74.29	1–118/22.65	1–35/9.04	1–101/24.26	2–95/32.71	1–20/8.46	19.50	6.46	24.26	32.71	6.29			
Total	100	77.14	100	100	88.57	1–118/20.72	1–39/9.15	1–105/26.43	2–95/34.60	1–23/11.06	20.72	7.06	26.43	34.60	9.80			
<i>Main</i>																		
Nematoda																		
<i>Raphidascaris acus</i> (Cyst, L) in body cavity/mesentery/liver	74.29	85.71	82.86	88.57	91.43	1–20/3.85	1–29/6.17	1–24/6.55	1–9/3.39	1–15/5.63	2.86	5.29	5.43	3.00	5.14			
Acanthocephala																		
<i>Pomphorhynchus</i> sp. (L) in body cavity/mesentery/liver	74.29	60.00	37.14	37.14	25.71	1–16/2.77	1–15/3.48	1–6/2.62	1–9/3.00	1–16/3.22	2.06	2.09	0.97	1.11	0.83			
Bivalvia																		
<i>Glochidia</i> indet. (L) in gills	54.29	—	—	—	38.10	1–8/3.68	—	—	—	1–23/9.88	2.00	—	—	—	3.76			
Total	97.14	85.71	82.86	94.29	94.29	1–30/7.12	1–44/8.60	1–29/7.72	1–17/4.36	1–35/8.73	6.91	7.37	6.40	4.11	8.23			
Wilcoxon signed-rank test																		
<i>Raphidascaris acus</i>																$Z = -2.023 \ p = 0.043$ (Rhine/Main)	$Z = -2.023 \ p = 0.043$ (Rhine/Main)	
<i>Pomphorhynchus</i> sp.																$Z = -2.023 \ p = 0.042$ (Rhine/Main)	$Z = -2.023 \ p = 0.043$ (Rhine/Main)	

I = Intensity, L = larvae, mA = mean abundance, mi = mean intensity and P = prevalence.

doi:10.1371/journal.pone.0109971.t004

Table 5. Repeated-measures GLM results.

	Source	df	MS	F	p	Partial Eta squared
Within-subjects effects	Sex	1	35.935	3.689	0.096	0.345
	Sex × amphipods in gut	1	3.973	0.408	0.543	0.055
	Sex × site	1	129.212	13.263	0.008	0.655
Between-subjects effects	Residuals (Sex)	7	9.742			
	Intercept	1	510.007	3.202	0.117	0.314
	Amphipods in gut	1	46.853	0.294	0.604	0.040
	Site	1	1459.710	9.164	0.019	0.567
	Residuals	7	159.282			

Repeated-measures GLM on mean intensities of *Pomphorhynchus* sp. in round gobies in relation to fish sex, numerical percentages of amphipods (*D. villosus* and Amphipoda indet.) in the gut content and site. Significant effects are in bold.
doi:10.1371/journal.pone.0109971.t005

perch (*Sander lucioperca*) for *R. acus* [78]. Infection studies need to show whether the female parasite attains gravidity in the potential definitive host or whether these predatory fishes may

only act as para-definitive hosts in which the parasite matures but is unable to produce eggs [78]. If they do not act as definitive hosts, the large number of parasite larvae in *N. melanostomus* will

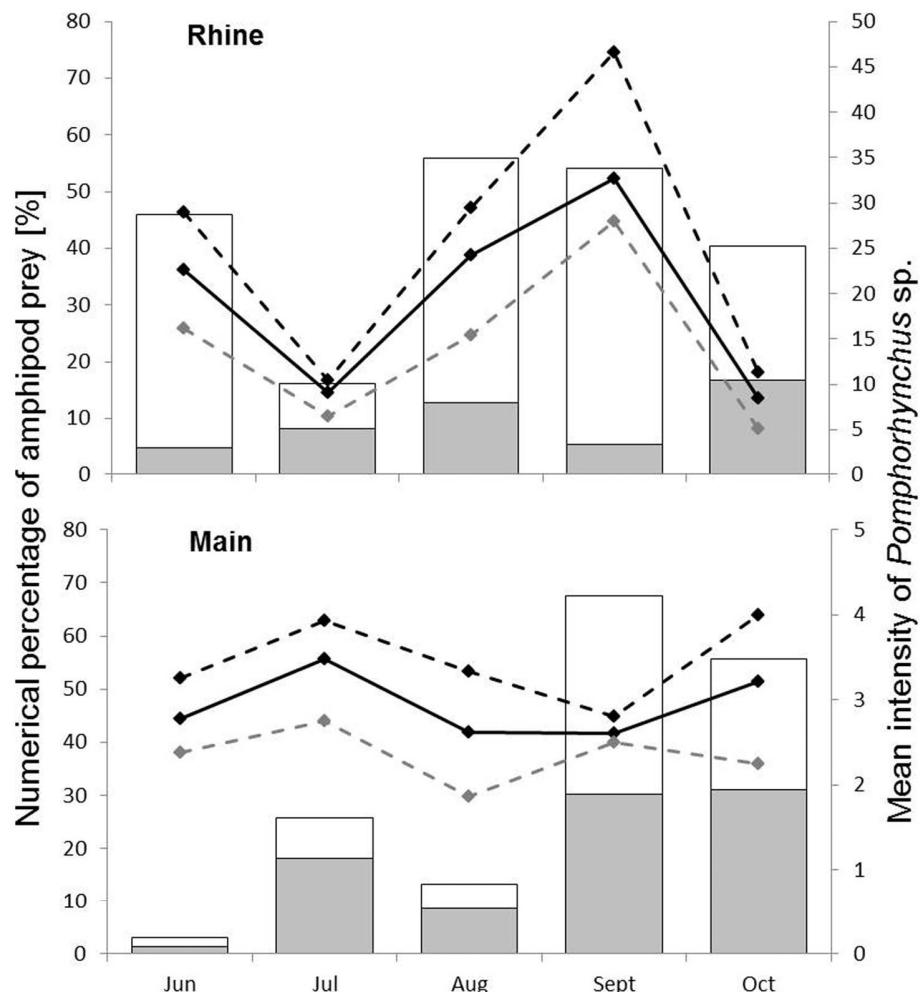


Figure 4. Amphipod prey and infections with *Pomphorhynchus* sp. Relationship between numerical percentages of *D. villosus* (grey) and Amphipoda indet. (white) in the gut content of *N. melanostomus* and mean intensities (ml, black line) of *Pomphorhynchus* sp. in male (grey dashed line) and female (black dashed line) *N. melanostomus*. For numbers of individuals please refer to Table S3 and Table S4.
doi:10.1371/journal.pone.0109971.g004

be transmitted to these predatory fishes, however, not be able to complete their life cycle. This would lead to a dilution effect, resulting in a continued loss of infection within the system as has been described for different parasite-host communities before [79,80] and would therefore be an alternative plausible explanation for the lower infection rates in the Main than in the Rhine.

Parasitic larval stages (Glochidia) of freshwater mussels of the family Unionidae were found in samples from the river Main, which confirms a former report of *N. melanostomus* serving as a host for unionid glochidia in the Danube [67]. Glochidia could be detected only during some months, because river mussels (*Unio* sp.) spawn in early summer and swan mussels (*Anodonta* sp.) in late summer, and glochidia attach to fish gills for only a few weeks [81]. Although unionid mussels are known to occur in the Rhine [82], no glochidia were detected on the gills of *N. melanostomus*, which could suggest an abundance-correlated effect. Alternatively, *N. melanostomus* might be a bad host for unionids [83]. Authors infected gobies with Glochidia of which 98% were lost within 16 days. Based on that study, our findings of Glochidia attached to gills of *N. melanostomus* could therefore be a finding that was the result of a very recent infection.

We initially hypothesized monthly infestation rates of *D. villosus* with *Pomphorhynchus* sp. potentially reflecting infestation rates in *N. melanostomus*. Due to overall low abundances of *Pomphorhynchus* sp. in *D. villosus* a statistical analysis in this direction was not possible. We also tested whether the numerical percentage of *D. villosus* in gut contents predicts mean intensities of *Pomphorhynchus* sp. but found no such effect. The timing of the parasite's life cycle, however, has not yet been examined, and so our analysis (that was based on monthly sampling) may not have been appropriate to capture such potential effect.

Sex-related differences in parasite infections are common and can be ascribed to sex-specific behavioural, physiological or morphological differences [84,85]. In this study, mean intensity of *Pomphorhynchus* sp. was significantly higher in females than males in the Rhine, supporting the finding of Brandner et al. [29] from the Danube River. No significant sex differences were observed in the Main, but *Pomphorhynchus* sp. mean intensities were low in the Main overall. Males can allocate much less time to feeding than females (for poeciliid fishes see [86,87]) lowering their risk to take up parasites from food. Indeed, Charlebois et al. [88] found *N. melanostomus* males to cease feeding during brood care, while females producing eggs should have increased energy demands.

Our study confirmed that *D. villosus* functions as the main amphipod prey species for *N. melanostomus* in German rivers, however, parasite intensities in *N. melanostomus* differed between sampling locations of Rhine and Main independently of amphipod abundances. We suggest that a characterization of new final fish hosts, especially for *Pomphorhynchus* sp., at the sites investigated herein could provide important new insight into the ecological causes of variation in parasitization patterns of *N. melanostomus* in its introduced range.

Supporting Information

Figure S1 Box-plots of total length and total weight of two amphipod species.

References

- Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78–82.
- Walther G-R, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, et al. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Leprieur F, Beauchard O, Blanchet S, Oberdorff T, Brosse S (2008) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *Plos Biol* 6: e28.
- Vitule JRS, Freire CA, Simberloff D (2009) Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish Fish* 10: 98–108.

(TIF)

Table S1 Biological parameters of *Neogobius melanostomus*.

(DOCX)

Table S2 Amphipod fauna.

(DOCX)

Table S3 Gut contents and parameters of *Neogobius melanostomus* for the river Rhine.

(DOC)

Table S4 Gut contents and parameters of *Neogobius melanostomus* for the river Main.

(DOC)

Text S1 Size measurements and condition factors of *N. melanostomus*.

(DOCX)

Text S2 Genetic identification of parasites.

(DOCX)

Text S3 Size measurements of *D. villosus* and *E. trichiatus*.

(DOCX)

Acknowledgments

We thank J. Schneider (Office for fish ecological studies – BFS, Frankfurt), S. Gallus and S. Schierz (Goethe University, Frankfurt) for their support with data assessment. We further wish to thank C. Kochler (Dezernat V 51.1 Landwirtschaft-Landschaftspflege-Fischerei, Regierungspräsidium Darmstadt) for providing a fishing license to catch gobies. We are grateful to D. Green who helped with statistics. Finally, we thank the reviewers of this article for their helpful suggestions. The authors declare no conflict of interest.

Ethics Statement

Approval of our present study by a review board institution or ethics committee was not necessary because all fish were caught by a person (S. Emde) holding a valid local fishing license (No. 06258) for the river Main, issued by the 'Höchster Fischereigenossenschaft', 65830 Kriftel, Germany. For the river Rhine a special permit (F4/Di-Zi) was issued by the 'Hessische Landesgesellschaft mbH', 34121 Kassel, Germany. No living animals were used. In Germany, the fishing license permits the holder to capture and sacrifice the fish, which can be used not only for consumption but also for research purposes. All fish were stunned by a blow on the head and expertly killed immediately by cervical dislocation and a cardiac stab according to the German Animal Protection Law (§ 4) and the ordinance of slaughter and killing of animals (*Tierschlachtverordnung* § 13). Because of public accessibility no permissions were required to enter the sampling sites.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: SE SK. Performed the experiments: SE TK. Analyzed the data: SE JK MP SK. Contributed reagents/materials/analysis tools: SK MP. Contributed to the writing of the manuscript: SE JK TK MP SK.

5. Ricciardi A, MacIsaac HJ (2011) Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems. In: Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton (Ed. Richardson D. M.), 211–224, Blackwell Publishing.
6. Martin CW, Valentine MM, Valentine JF (2010) Competitive interactions between invasive Nile Tilapia and native fish: the potential for altered trophic exchange and modification of food webs. Plos One 5: e14395. doi:10.1371/journal.pone.0014395.
7. Dick JTA, Platvoet D (2000) Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. P Roy Soc Lond B Bio 267: 977–983.
8. Salo P, Korpimaki E, Banks PB, Nordstrom M, Dickman CR (2007) Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. P Roy Soc B-Biol Sci 274: 1237–1243.
9. Paolucci EM, MacIsaac HJ, Ricciardi A (2013) Origin matters: alien consumers inflict greater damage on prey populations than do native consumers. Divers and Distrib 19: 988–995.
10. Prenter J, MacNeil C, Dick JTA, Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. Trends Ecol Evol 19: 385–390.
11. Douda K, Lopes-Lima M, Hinzmann M, Machado J, Varandas S, et al. (2013) Biotic homogenization as a threat to native affiliate species: fish introductions dilute freshwater mussel's host resources. Divers Distrib 19: 933–943.
12. Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. Ecol Lett 15: 1199–1210.
13. Witte F, Goldschmidt T, Wanink J, van Oijen M, Goudswaard K, et al. (1992) The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. Environ Biol Fish 34: 1–28.
14. Kats LB, Ferrer RP (2003) Alien predators and amphibian declines: Review of two decades of science and the transition to conservation. Divers and Distrib 9: 99–110.
15. Machida Y, Akiyama YB (2013) Impacts of invasive crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera laevis* and *M. togakushimensis*) in Japan. Hydrobiologia 720: 145–151.
16. Ricciardi A, Whoriskey FG, Rasmussen JB (1996) Impact of *Dreissena polymorpha* on native unionid bivalves in the upper St. Lawrence River. Can J Fish Aquat Sci 53: 1434–1444.
17. Dick JTA, Platvoet D, Kelly DW (2002) Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). Can J Fish Aquat Sci 59: 1078–1084.
18. Carlsson NOI, Sarnelle O, Strayer DL (2009) Native predators and exotic prey – an acquired taste? Front Ecol Environ 7: 525–532.
19. Crawley MJ (1987) What makes a community invasible? In: Colonization, succession, and stability (Eds. Gray A.J., Crawley M.J., Edwards P.J.) 429–453, Blackwell, Oxford.
20. Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM (2003) Introduced species and their missing parasites. Nature 421: 628–630.
21. Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM (2009) Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? Ecology 90: 2047–2056.
22. Kopp K, Jokela J (2007) Resistant invaders can convey benefits to native species. Oikos 116: 295–301.
23. Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM (2011) Introduced brown trout alternative acanthocephalan infections in native fish. J Anim Ecol 80: 990–998.
24. Emde S, Rueckert S, Palm HW, Klimpel S (2012) Invasive Ponto-Caspian amphipods and fish increase the distribution range of the acanthocephalan *Pomphorhynchus tereticollis* in the river Rhine. Plos One 7: e53218 doi:10.1371/journal.pone.0053218.
25. Brandner J, Auerswald K, Cerwenka AF, Schliewen UK, Geist J (2013) Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. Hydrobiologia 703: 113–131.
26. Locke SA, Bulté G, Marcogliese DJ, Forbes MR (2014) Altered trophic pathway and parasitism in a native predator (*Lepomis gibbosus*) feeding on introduced prey (*Dreissena polymorpha*). Oecologia 175: 315–24.
27. Rohde K (2005) Marine parasitology. CSIRO Publishing.
28. Busch MW, Kuhn T, Münster J, Klimpel S (2012) Marine crustaceans as potential hosts and vectors for metazoan parasites. In: Arthropods as vectors of emerging diseases (Ed. H. Mehlhorn), 329–360, Parasitol Res Monographs 3, Springer, Berlin Heidelberg.
29. Brandner J, Cerwenka AF, Schliewen UK, Geist J (2013) Bigger is better: Characteristics of round gobies forming an invasion front in the Danube River. PLOS ONE 8(9): e73036.
30. Kornis MS, Mercado-Silva N, van der Zanden MJ (2012) Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. J Fish Biol 80: 235–285.
31. Borcherding J, Dolina M, Heermann L, Knutzen P, Krüger S, et al. (2013) Feeding and niche differentiation in three invasive gobies in the Lower Rhine, Germany. Limnologica 43: 49–58.
32. Skóra KE, Rzeznik J (2001) Observations on diet composition of *Neogobius melanostomus* Pallas 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdańsk (Baltic Sea). J Great Lakes Res 27: 290–299.
33. Rakauskas V, Bacevičius E, Pūtys Ž, Ložys L, Arbačiauskas K (2008) Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), a recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania. Acta Zoologica Lituanica 18, 3: 180–190.
34. Haas G, Brunke M, Streit B (2002) Fast turnover in dominance of exotic species in the Rhine river determines biodiversity and ecosystem function: an affair between amphipods and mussels. In: Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts, and management (eds. Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S), 426–432, Dordrecht.
35. Bernauer D, Jansen W (2006) Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. Aquatic Invasions 1, 2: 55–71. Available: http://aquaticinvasions.net/2006/AI_2006_1_2_Bernauer_Jansen.pdf. Accessed 2012 June 5.
36. Ondráčková M, Francová K, Dávidová M, Poláček M, Jurajda P (2010) Condition status and parasite infection of *Neogobius kessleri* and *N. melanostomus* (Gobiidae) in their native and non-native area of distribution of the Danube River. Ecol Res 25: 857–866.
37. Brandner J, Pander J, Mueller M, Cerwenka AF, Geist J (2013) Effects of sampling techniques on population assessment of invasive round goby *Neogobius melanostomus*. J Fish Biol 82: 2063–2079.
38. Storey AW, Edward DHD, Gazey P (1991) Surber and kick sampling: a comparison for the assessment of macroinvertebrate community structure in streams of south-western Australia. Hydrobiologia 211: 111–121.
39. Schäperlaus W (1991) Fish Diseases. Volume 1. (Ed. Kothekear V.S.), Akademie-Verlag, Berlin.
40. Riemann F (1988) Introduction to the study of meiofauna. Higgins RP und Thiel H (Eds.). Smithsonian Institution Press: 293–301.
41. Golvan YJ (1969) Systematique des acanthocephales (Acanthocephala, Rudolphi 1801). L'ordre des Palaeacanthocephala Meyer 1931. La superfamille des Echinorhynchoidea (Cobbold 1876) Golvan et Houin, 1963. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A, Zoologie Band 57, Paris: 373 p.
42. Špakulová M, Perrot-Minnot M-J, Neuhaus B (2011) Resurrection of *Pomphorhynchus tereticollis* (Rudolphi, 1809) (Acanthocephala: Pomphorhynchidae) based on new morphological and molecular data. Helminthologia 48, 3: 268–277.
43. Moravec F (1994) Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Academy of Sciences of the Czech Republic, Academia.
44. Eggers TO, Martens A (2001) Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. Lauterbornia 42: 1–68.
45. Eggers TO, Martens A (2004) Ergänzungen und Korrekturen zum "Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands". Lauterbornia 50: 1–13.
46. Quigley MA, Lang GA (1989) Measurement of amphipod body length using a digitizer. Hydrobiologia 171: 255–258.
47. R Development Core Team (2010) R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
48. Hyslop EJ (1980) Stomach content analysis - a review of methods and their application. J Fish Biol 17: 411–429.
49. Amundsen PA, Gabler HM, Stalder FJ (1996) A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. J Fish Biol 48: 607–614.
50. Pinkas L, Oliphant MD, Iverson ILK (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian waters. Calif Fish Game 57: 1–105.
51. Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Aust J Ecol 18: 117–143.
52. Bush O, Lafferty AD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis, et al. revisited. J Parasitol 83: 575–583.
53. McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends Ecol Evol 14: 450–453.
54. Vanderploeg HA, Nalepa TF, Jude DJ, Mills EL, Holeck KT, et al. (2002) Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes. Can J Fish Aquat Sci 59: 1209–1228.
55. IKSR (2002) Das Makrozoobenthos des Rheins 2000, Internationale Kommission zum Schutz des Rheins (IKSR), Bericht Nr. 128-d.doc; Koblenz.
56. Corkum LD, Sapota MR, Skora KE (2004) The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. Biol Invasions 6: 173–181.
57. Karlson AML, Almqvist G, Skóra KE, Appelberg M (2007) Indications of competition between non-indigenous round goby and native flounder in the Baltic Sea. ICES J Mar Sci 64: 479–486.
58. Campbell LM, Thacker R, Barton D, Muir DCG, Greenwood D, et al. (2009) Re-engineering the eastern Lake Erie littoral food web: the trophic function of non-indigenous Ponto-Caspian species. J Great Lakes Res 35: 224–231.
59. Grabowski M, Jaźdżewski K, Konopacka A (2007) Alien Crustacea in Polish waters. Aquatic Invasions 2: 25–38.
60. Chen W, Bierbach D, Plath M, Streit B, Klaus S (2012) Distribution of amphipod communities in the Middle to Upper Rhine and five tributaries. BioInvasions Rec 1: 263–271.
61. Podraza P, Ehler T, Roos P (2001) Erstnachweis von *Echinogammarus trichiatius* (Crustacea: Amphipoda) im Rhein, Lauterbornia: 41: 129–133.
62. Sih A, Christensen B (2001) Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? Anim Behav 61: 379–390.
63. Boets P, Lock K, Tempelman D, van Haaren T, Platvoet D, et al. (2012) First occurrence of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus trichiatius* (Martynov, 1932) (Crustacea: Gammaridae) in Belgium. BioInvasions Rec 1: 115–120.

64. Baldauf SA, Thünken T, Frommen JG, Bakker TC, Heupel O, et al. (2007) Infection with an acanthocephalan manipulates an amphipod's reaction to a fish predator's odours. *Int J Parasitol* 37: 61–65.
65. Van Riel MC, Van der Velde G, and Bij de Vaate A (2003) *Pomphorhynchus* spec. (Acanthocephala) uses the invasive amphipod *Chelicorophium curvispinum* (G.O. Sars, 1895) as an intermediate host in the river Rhine. *Crustaceana* 7: 241–246.
66. Kvach J, Stepien CA (2008) Metazoan parasites of introduced Round and Tubenose Gobies in the Great Lakes: Support for the “Enemy Release Hypothesis”. *J Great Lakes Res* 34: 23–35.
67. Ondráčková M, Dávidová M, Pečínková M, Blažek R, Gelnar M, et al. (2005) Metazoan parasites of *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube. *J Appl Ichthyol* 21: 345–349.
68. Kvach J, Skóra KE (2007) Metazoa parasites of the invasive round goby *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*) (Pallas) (Gobiidae: Os-teichthyes) in the Gulf of Gdańsk, Baltic Sea, Poland: a comparison with the Black Sea. *Parasitol Res* 100: 767–774.
69. Francová K, Ondráčková M, Poláčik M, Jurajda P (2011) Parasite fauna of native and non-native populations of *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Gobiidae) in the longitudinal profile of the Danube River. *J Appl Ichthyol* 27: 879–886.
70. Kvach Y (2005) A comparative analysis of helminth faunas and infection of ten species of gobid fishes (Actinopterigii: Gobiidae) from the North-Western Black Sea. *Acta Ichthyol Piscat* 35: 103–110.
71. Borchering J, Staas S, Krüger S, Ondráčková M, Šlapansky L, et al. (2011) Non-native Gobiid species in the lower River Rhine (Germany): recent range extensions and densities. A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor – geopolitical change as a driver for invasion. *J Appl Ichthyol* 27: 153–155.
72. Roche KF, Janač M, Jurajda P (2013) A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor – geopolitical change as a driver for invasion. *Knowl Manag Aquat Ec* 41: 01.
73. Gendron AD, Marcogliese DJ, Thomas M (2012) Invasive species are less parasitized than native competitors, but for how long? The case of the round goby in the Great Lakes-St. Lawrence Basin. *Biol Invasions* 14: 367–384.
74. Woo PTK, Buchmann K (2012). Fish Parasites. Pathobiology and Protection. CABI.
75. Nachev M, Ondráčková M, Severin S, Ercan F, Sures B (2010) The impact of invasive gobies on the local parasite fauna of the family percidae and the gudgeon (*Gobio gobio*) in the Rhine River. In: Tagungsband der Deutschen Gesellschaft für Protozoologie und Parasitologie 2010.
76. Hine PM, Kennedy CR (1974) Observations on the distribution, specificity and pathogenicity of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* (Müller). *J Fish Biol* 6: 521–535.
77. Dezfuli BS, Castaldelli G, Bo T, Lorenzoni M, Giari L (2011) Intestinal immune response of *Silurus glanis* and *Barbus barbus* naturally infected with *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). *Parasite Immunol* 33: 116–123.
78. Moravec F (2013) Parasitic Nematodes of Freshwater fishes of Europe. Academia Praha, 264–284.
79. Kopp K, Jokela J (2007) Resistant invaders can convey benefits to native species. *Oikos* 116: 295–301.
80. Telfer S, Bown KJ, Sekules R, Begon M, Hayden T, et al. (2005) Disruption of a host-parasite system following the introduction of an exotic host species. *Parasitology* 130: 661–668.
81. Brodniewicz I (1968) On glochidia of the genera *Unio* and *Anodonta* from the quaternary fresh-water sediments of Poland. *Acta Palaeontol Pol XIII*: 619–631.
82. Zieritz A, Gum B, Kuehn R, Geist J (2012) Identifying freshwater mussels (Unionoida) and parasitic glochidia larvae from host fish gills: a molecular key to the North and Central European species. *Ecol Evol* 2: 740–750.
83. Taubert JE, Gum B, Geist J (2012) Host-specificity of the endangered thick-shelled river mussel (*Unio crassus*, Philipsson 1788) and implications for conservation. *Aquat Conserv* 22: 36–46.
84. Poulin R. (1996) Helminth growth in vertebrate hosts: Does host sex matter? *Int J Parasitol*, 2: 1311–1315.
85. Robinson SA, Forbes MR, Hebert CE, McLaughlin JD (2010) Male biased parasitism in cormorants and relationships with foraging ecology on Lake Erie, Canada. *Waterbirds*, 33: 307–313.
86. Koehler A, Hildenbrand P, Schleucher E, Riesch R, Arias-Rodriguez L, et al. (2011) Effects of male sexual harassment on female time budgets, feeding behavior, and metabolic rates in a tropical livebearing fish (*Poecilia mexicana*). *Behav Ecol Sociobiol* 65: 1513–1523.
87. Scharnweber K, Plath M, Tobler M (2011) Trophic niche segregation between the sexes in two species of livebearing fishes (Poeciliidae). *Bull Fish Biol* 13: 11–20.
88. Charlebois PM, Marsden JE, Goettel RG, Wolfe RK, Jude DJ, et al. (1997) The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas): a review of European and North American literature. Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois Natural History Survey. INHS Special Publication No.20.

Anhang 2

Erklärung zu den Autorenanteilen

an der Publikation:

Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a “Trojan horse” strategy?

Status: Accepted

Name der Zeitschrift: Parasites and Vectors

Beteiligte Autoren: Sebastian Emde (Promovierender), Sonja Rückert (SR), Judith Kochmann (JK)
Klaus Knopf (KK), Bernd Sures (BS), Sven Klimpel (SK)

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

(1) zu Entwicklung und Planung

Promovierender: 60%

Co-Autor SK: 40%

(2) zur Durchführung der einzelnen Untersuchungen und Experimente

Promovierender: Parasitologische Analyse (100%)

(3) zur Erstellung der Datensammlung und Abbildungen

Promovierender: Datensammlung (100%), Abbildungen (100%), Tabellen (100%)

(4) zur Analyse und Interpretation der Daten

Promovierender: Artdiagnostik (100%), Statistik (100%), Interpretation (75%)

Co-Autor SK: Interpretation (25%)

(5) zum Verfassen des Manuskripts

Promovierender: 50%

Co-Autor SR: 5%

Co-Autor JK: 5%

Co-Autor KK: 3%

Co-Autor BS: 2%

Co-Autor SK: 35%

Datum/Ort: _____

Unterschrift Promovend: _____

Zustimmende Bestätigungen der oben genannten Angaben

Unterschrift Betreuer: _____ Datum/Ort: _____

Ggfs. Unterschrift *corresponding author*: _____ Datum/Ort: _____



RESEARCH

Open Access

Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a “Trojan horse” strategy?

Sebastian Emde¹, Sonja Rueckert², Judith Kochmann¹, Klaus Knopf³, Bernd Sures⁴ and Sven Kliment^{1*}

Abstract

Background: The invasive eel parasite *Anguillicoloides crassus* (syn. *Anguillicola crassus*) is considered one of the major causes for the decline of the European eel (*Anguilla anguilla*) panmictic population. It impairs the swim bladder function and reduces swimming performance of its host. The life cycle of this parasite involves different intermediate and paratenic hosts. Despite an efficient immune system of the paratenic fish hosts acting against infections with *A. crassus*, levels of parasitized eels remain high in European river systems. Recently, the round goby *Neogobius melanostomus* (Gobiidae) has become dominant in many rivers in Europe and is still spreading at a rapid pace. This highly invasive species might potentially act as an important, so far neglected paratenic fish host for *A. crassus*.

Methods: Based on own observations and earlier single sightings of *A. crassus* in *N. melanostomus*, 60 fresh individuals of *N. melanostomus* were caught in the Rhine River and examined to assess the infection levels with metazoan parasites, especially *A. crassus*. Glycerin preparations were used for parasite identification.

Results: The parasite most frequently found in *N. melanostomus* was the acanthocephalan *Pomphorhynchus* sp. (subadult stage) which occurred mainly encysted in the mesenteries and liver. Every third gobiid ($P = 31.7\%$) was infected by *A. crassus* larvae (L3) which exclusively occurred inside the acanthocephalan cysts. No intact or degenerated larvae of *A. crassus* were detected elsewhere in the goby, neither in the body cavity and mesenteries nor in other organs. Affected cysts contained the acanthocephalan larvae and 1–12 ($ml = 3$) living *A. crassus* larvae. Additionally, encysted larvae of the nematode *Raphidascaris acus* were detected in the gobies, but only in the body cavity and not inside the acanthocephalan cysts.

Conclusions: Based on our observations, we suggest that *A. crassus* might actively bypass the immune response of *N. melanostomus* by invading the cysts of acanthocephalan parasites of the genus *Pomphorhynchus* using them as “Trojan horses”. Providing that eels prey on the highly abundant round goby and that the latter transfers viable infective larvae of *A. crassus*, the new paratenic host might have a strong impact on the epidemiology of *A. crassus*.

Keywords: *Anguillicoloides crassus*, Invasive species, *Neogobius melanostomus*, Life cycle strategy, Parasite infection, Intermediate host, Hyperparasitism

Background

The European eel (*Anguilla anguilla*) has high economic value since it is considered a culinary delicacy in many European and Asian countries. However, the IUCN Red List of threatened species classifies it as a critically endangered species due to its dramatic decline in recruitment since the early 1980's. The spawning stock biomass

is estimated to range from 2% to 12% of its former size. The recruitment of glass eels has dropped to only 5% of the mean values throughout the distribution area and less than 1% for the North Sea recorded from 1960 to 1979 and recovery is highly unlikely. Since the end of the 1970's the eel catch size in Europe has thus decreased by more than 75% e.g. [1].

Strong anthropogenic pressures exerted by fishing, pollutant levels, increasing habitat loss through engineering work on watercourses, as well as so-called turbine losses at hydro-electric power stations are causing many populations to decline [1]. However, biological causes, such as

* Correspondence: kliment@bio.uni-frankfurt.de

¹Goethe-University (GU), Institute for Ecology, Evolution and Diversity; Biodiversity and Climate Research Centre (BiK-F), Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung (SGN), Max-von-Laue-Str. 13, D-60438 Frankfurt/ M, Germany
Full list of author information is available at the end of the article

increased predation pressure by fish-eating birds (particularly cormorants), diseases caused by viruses (e.g. *Herpesvirus anguillae*) as well as debilitating anguillicolosis caused by the invasive parasite *Anguillicoloides crassus* (Figure 1a; syn. *Anguillicola crassus*) found in the swim bladder function [4] and reduced swimming performance [5]. This can have fatal consequences during the 5000 km spawning migration when eels undertake daily vertical migrations between depths of 200 and 1000 m [6].

A. crassus has been listed as one of the 100 'worst' exotic species in Europe [7] fulfilling the most stringent criteria of invasiveness [8-10], i.e. its human-driven expansion far beyond its native home range, as well as being abundant, well established and critically harmful in its new environment. Probably introduced with eels imported from Taiwan [11,12], *A. crassus* has successfully invaded Europe and the European eel. First records of *A. crassus* in Europe date back to 1982 in North-West Germany [13]. It can now be found in the eel stocks in almost all of Europe [14]. Both, experimental and field studies indicate that the European eel is more susceptible to *A. crassus* than the Japanese eel [15-18]. Obviously, the immune

system of the co-evolved natural host, the Japanese eel, is more effective against the larvae of the nematode. The Japanese eel is also capable of eliminating the parasite after vaccination [19] or under high infection pressure [18], but this has not been observed in European eels.

Adult, ovoviparous *A. crassus* are localized exclusively in the swim bladder of its final host, the eel, where it feeds on blood and reproduces. Embryonated eggs (containing the second larval stage, the first one already developed in the uterus) as well as hatched second-stage larvae (L2) leave the eel via the *ductus pneumaticus* of the swim bladder and the intestinal tract. The nematode uses different invertebrates (especially planktonic crustaceans) as obligate first intermediate hosts for the development of its third-stage larvae (L3), which is infective for the eel (e.g. so far, 23 different crustacean species, mostly copepods could be identified as first intermediate hosts) [20]. Additionally, 50 paratenic hosts such as several insect and amphibian species as well as at least 37 fish species can be incorporated in the life cycle [14,20]. The paratenic hosts accumulate large numbers of parasites, either freely in the body cavity, or in and on organs such as the gonads, intestinal wall and swim bladder [21,22], and thus, bridge the trophic levels between larger piscivorous eels and copepods. Smaller eels get

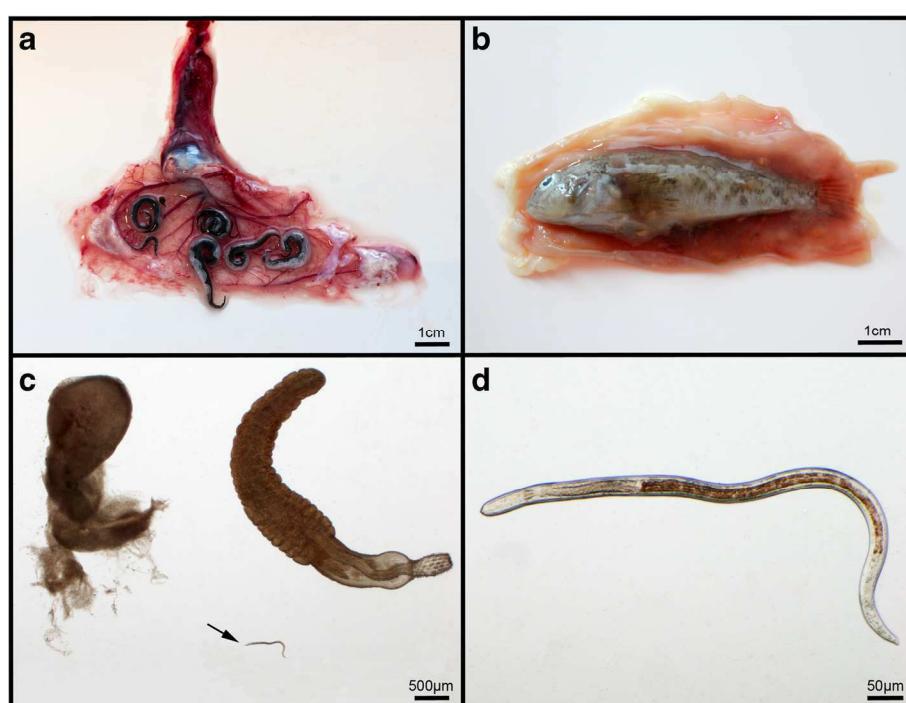


Figure 1 Hosts and parasites. **a** Opened up swim bladder of the European eel *Anguilla anguilla* showing a common number of adult blood sucking *Anguillicoloides crassus*, which can cause heavy infections and might hamper the 5000 km catadromous spawning migration to the Sargasso Sea; **b** The invasive round goby *Neogobius melanostomus* as prey organism in an opened up eel stomach; **c** Opened up acanthocephalan cyst (upper left) of *Pomphorhynchus* sp. (right), a highly abundant parasite of the goby, and third-stage larvae of *A. crassus*, isolated from the cyst (arrow); **d** Higher magnification of the L3 larvae of *A. crassus*.

infected predominantly by feeding on parasitized crustacean intermediate hosts, whereas larger eels, preying mostly on fish, ingest infective larvae with paratenic fish hosts. Within paratenic hosts the third-stage larvae of *A. crassus* elicit a cellular immune response which can lead to the encapsulation and killing of the worm [22]. Even larvae that are still viable, but encapsulated, loose their infectivity to the eel [23]. The intensity and efficiency of the host response against *A. crassus* differs greatly between fish species, which is an important factor determining the suitability of a fish species as paratenic host. In general, physoclist fish species appear to be more suitable paratenic hosts than physostome species [21,24].

One of the worst invasive fish species in Europe is the round goby *Neogobius melanostomus*, which originates from the Ponto-Caspian region (Black and Caspian Sea) and now often shares habitats (e.g. river Rhine and Main) with the European eel [25,26]. During a study which focused on trophic interactions and parasite fauna of *N. melanostomus*, cysts of acanthocephalans were isolated from freshly captured fish specimens and kept separately (Emde unpublished). After approx. two hours, individuals of nematodes were accidentally observed outside the acanthocephalan cysts. These were unambiguously identified as third-stage larvae of *A. crassus* by using morphological features according to the descriptions of Moravec [27] (Figure 1d). Main characteristics are 1) the small terminal spike at the tail tip and 2) the rounded cephalic end (mouth), which provides two small lateral, anteriorly directed sclerotized teeth. Both are followed by a sclerotized apparatus at the posterior end, slightly visible as bifurcate in the lateral view (Figure 1d). Based on these first observations of *A. crassus* inside the acanthocephalan cysts as well as knowledge of former single findings of *A. crassus* in *N. melanostomus* [28,29] a sampling of *N. melanostomus* was undertaken in June 2013 at the Rhine River, Hesse, Germany. The aim was to collect quantitative data on prevalence and intensities of *A. crassus* that would allow reliable confirmation of the so far overlooked hyper-parasitic behaviour.

Methods

A total of 60 fresh individuals of *N. melanostomus* were sampled at the Rhine River ($49^{\circ}51'54.7''N$ $8^{\circ}21'40.2''E$) using a fishing rod. Infection levels with metazoan parasites, especially with *A. crassus*, were assessed using a stereomicroscope. Skin, fins and gills were inspected for ectoparasites. Afterwards, body cavity as well as inner organs like gastrointestinal tract, gonads, kidney, liver, mesenteries, spleen and eyes were dissected and examined for endoparasites. Beside the nematode *Raphidascaris acus*, many acanthocephalan cysts (*Pomphorhynchus* sp.) were found in the liver and mesenteries of the organs in the body cavity and stored separately in the cavities of a multi-well

culture plate filled with physiological NaCl solution (0.9%). All acanthocephalan cysts were carefully observed and dissected (outer wall, wall and inside of cyst) to check for the larvae of *A. crassus*. Afterwards, all parasites were stored in 70% ethanol. For parasite identification glycerin preparations were made according to Riemann [30]. A microscope was used to examine and document the parasites. The nematodes were determined with descriptions of Moravec [27]. The parasitological terminology including prevalence (P), intensity (I), mean intensity (ml) and mean abundance (mA) followed Bush et al. [31].

Results and discussion

The parasite most frequently found in *N. melanostomus* was the acanthocephalan *Pomphorhynchus* sp. (P = 88.3%, ml = 13.5) (Table 1). Subadult *Pomphorhynchus* sp. (Figure 1c), of which 95% were encysted, were located in the mesenteries and liver. These results are consistent with those obtained four years earlier from gobies sampled 262 km downstream [32]. *Neogobius melanostomus* become infected with *Pomphorhynchus* sp. by preying on parasitized amphipods which act as obligate first intermediate hosts. Whether *N. melanostomus* is used as a suitable paratenic host or simply represents a dead end for the life cycle of *Pomphorhynchus* sp. remains unclear [32]. Apart from acanthocephalan cysts, encysted nematode larvae of *Raphidascaris acus* were detected in the body cavity and liver of *N. melanostomus* (P = 36.7%, ml = 3.2) (Table 1). This nematode is a widespread parasite, probably using *N. melanostomus* as intermediate host to finally reach its final host such as pike (*Esox lucius*) and trout (*Salmo trutta*) via predation [32,33]. However, a successful transmission of *Pomphorhynchus* and *Raphidascaris* from *N. melanostomus* to their final hosts remains to be explored.

Neogobius melanostomus has been extensively studied for parasite fauna e.g. [32,34,35] and a few records of the nematode's larvae in *N. melanostomus*, and *N. kessleri*, another Ponto-Caspian gobiid, exist for the Danube River [28,36]. Due to the low infection levels (P = 2% - 20% and mA = 0.02 - 0.26) they have been interpreted as accidental infections by these authors. Kvach [29] also

Table 1 Parasite fauna of *Neogobius melanostomus* from Rhine River

Parasite species	Stage	Site	P [%]	I	ml	mA
Nematoda						
<i>Raphidascaris acus</i>	larv.	BC	36.7	1-12	3.2	1.2
<i>Anguillicoloides crassus</i>	larv.	AC	31.7	1-12	3.0	1.0
Acanthocephala						
<i>Pomphorhynchus</i> sp.	larv.	L/Mes	88.3	1-69	13.5	12.0

AC = acanthocephalan cyst, BC = body cavity, I = Intensity, larv. = larvae, L = liver, mA = mean abundance, Mes = mesentery, ml = mean intensity and P = prevalence.

detected *A. crassus* as a rare parasite of *N. melanostomus* from the Baltic Sea ($P = 6.6\%$ and $mA = 0.1$), where L3 have been found encysted on the internal organs. However, *A. crassus* larvae were never found at high prevalence, neither in the body cavity nor in or on the organs. In this study, every third gobiid ($P = 31.7\%$) was infected by third-stage larvae of *A. crassus* (Table 1) which in turn were infesting some of the acanthocephalan cysts (Figure 1c). Affected cysts contained the acanthocephalan larvae, and in addition 1–12 ($mI = 3$) living *A. crassus* larvae. This rather high prevalence disproves the assumption that Ponto-Caspian gobies play no significant role in the life cycle of *A. crassus*.

Drastic alterations in biodiversity and faunal composition are currently taking place in the largest European rivers, effectively leading to a species turnover of crustaceans and fish [37,38]. Gobiid fish species such as *N. melanostomus* are effective invaders in Central Europe. They originate from the Ponto-Caspian Basin and have spread very quickly to the Rhine River via the Main-Danube Canal connecting the Danube and Rhine Rivers [32,39]. Today, invasive Ponto-Caspian gobiids share river habitats of the North Sea catchment area with the European eel. Our investigations revealed that *A. crassus* larvae occur abundantly in *N. melanostomus*, which could serve as a paratenic host. Although hitherto there are no quantitative stomach analyses that prove *N. melanostomus* as prey of the European eel, individuals of *N. melanostomus* are commonly found in stomachs of eels >1 kg fresh weight (Franz Schwab professional fisherman, personal communication and own observation) (Figure 1b). Furthermore, both fish species share the same habitat, and the broad and piscivorous diet of the European eel suggests that it will adopt or might have already adopted the highly abundant *N. melanostomus* as an important new prey item.

Although further studies are clearly needed to better understand transmission pathways of *A. crassus*, we believe that the high infection rates including high prevalence and intensity of viable *A. crassus* larvae inside acanthocephalan cysts would enhance chances to reach the definitive host, the eel. Thus, *N. melanostomus* would function as a paratenic host where *A. crassus* effectively avoids the direct consequences of the goby's immune response for a longer time by utilizing the acanthocephalan cysts as "Trojan horses". This phenomenon could also be described as 'facultative hyperparasitism'. Hyperparasitism involving acanthocephalans was found in the cockroach *Periplaneta americana* infected by the acanthocephalan *Moniliformis moniliformis* [40]. The author described that larvae of the cestode *Hymenolepis diminuta* are able to penetrate the acanthocephalan cysts and utilize its protective function in order to develop. It was argued that *P. americana* might show some kind of immune-

depression which supports the infectiousness of the cestode that would not survive under normal conditions. Hyperparasitism of eel parasites was described by Freeman and Shinn [41] and Aguilar et al. [42] before; they observed protozoan parasites (myxosporeans) infecting metazoan parasites, such as monogeneans and digeneans. Interestingly, Moravec et al. [43] reported a case in young eels (8–16 cm), with some third-stage larvae of *A. crassus* found inside the cuticle of adult nematodes. This phenomenon was attributed to a very limited space of the swim bladder in the small-sized eels. However, it seems unlikely that nematode larvae observed here ended up inside the acanthocephalan cysts due to restricted space inside the gobies as *A. crassus* larvae were exclusively found inside the cysts of the acanthocephalan and never free or separately encapsulated in the body cavity, mesenteries or other tissue. We therefore suggest that the larvae are moving in a more purposive and directed manner. If this strategy could also be proven for other potentially paratenic fish hosts which are similarly infected with encapsulated *Pomphorhynchus* sp. individuals such as the ruffe (*Gymnocephalus cernua*), it would help to explain the occasionally high *A. crassus* infestation rates in the European eel population.

Conclusions

This study provides first evidence for a possible new strategy of the larval nematode parasite *A. crassus* to escape the host's defence by using acanthocephalan cysts as a hiding place. We hope to trigger new research activities into this kind of hyperparasitic behaviour, in order to confirm the infectivity of the larvae (L3) from these cysts and further test our assumptions that *N. melanostomus* represents a good portion of the diet of eels, but also that the immune-evasion strategy of *A. crassus* can also be found in other fish species.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Authors' contributions

Research concept and design: SE, SK; Collection and analysis of data: SE; Writing the article SE, SK, SR; Critical revision and final approval of the article: JK, KK, BS. All authors read and approved the final manuscript.

Acknowledgements

The present study was financially supported by the research funding programme "LOEWE - Landes-Offensive zur Entwicklung Wissenschaftlich-ökonomischer Exzellenz" of Hesse's Ministry of Higher, Education, Research, and the Arts and by the SAW (Senate Competition Committee) grant (SAW-2014-SGN-3) of the Leibniz Association.

Author details

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

²School of Life, Sport and Social Sciences, Edinburgh Napier University, Edinburgh EH11 4BN, UK. ³Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland

Fisheries, Ecophysiology and Aquaculture, Müggelseedamm 310, D-132587 Berlin, Germany. ⁴Faculty of Biology, Department of Aquatic Ecology, University Duisburg-Essen, Universitätsstr. 5, D-45141 Essen, Germany.

Received: 16 June 2014 Accepted: 27 October 2014

Published online: 18 November 2014

References

- ICES: Report of the joint EIFAAC/ICES working group on Eels (WGEEL). *Int Council Expl Sea ICES CM 2012/ACOM 2012*, 18:824.
- Van Ginneken V, Ballieu B, Willemze R, Coldenhoff K, Lentjes E, Antonissen E, Haenen O, van den Thillart G: Hematology patterns of migrating European eels and the role of EVEX virus. *Comp Biochem Physiol, Part C* 2005, 140:97–102.
- Sures B, Knopf K: Parasites as a threat to freshwater eels? *Science* 2004, 304:208–209.
- Würz J, Taraschewski H, Pelster B: Changes in gas composition in the swimbladder of the European eel (*Anguilla anguilla*) infected with *Anguillicola crassus* (Nematoda). *Parasitology* 1996, 112:233–238.
- Palstra A, Heppener D, Van Ginneken V, Székely C, van den Thillart G: Swimming performance of silver eels is severely impaired by the swim-bladder parasite *Anguillicola crassus*. *J Exp Mar Biol Ecol* 2007, 352:244–256.
- Arestrop K, Økland F, Hansen MM, Righton D, Gargan P, Castonguay M, Bernatchez L, Howey P, Sparholt H, Pedersen ML, McKinley RS: Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science* 2009, 325:1660.
- Minchin D: Species factsheet - *Anguillicola crassus*. DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories Europe), 2008 [http://www.europe-alien.org/speciesTheWorst.do]
- Davis MA, Thompson K: Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion biology. *Bull Ecol Soc Am* 2000, 81:226–230.
- Colautti RI, MacIsaac HJ: A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity Distrib* 2004, 10:135–141.
- ISSG: IUCN/SSC Invasive Species Specialist Group [http://www.issg.org] (Accessed Oct. 2013).
- Køie M: Swim-bladder nematodes (*Anguillicola* spp.) and the gill monogeneans (*Pseudodactylogyrus* spp.) parasitic on the European eel (*Anguilla anguilla*). *J Cons int Explor Mer* 1991, 47:391–398.
- Wielgoss S, Taraschewski H, Meyer A, Wirth T: Population structure of the parasitic nematode *Anguillicola crassus*, an invader of declining North Atlantic eel stocks. *Mol Ecol* 2008, 17:3478–3495.
- Neumann W: Schwimmblasenparasit *Anguillicola* bei Aalen. *Fisch Teichwirt* 1985, 11:322.
- Kirk RS: The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. *Fisheries Manag Ecol* 2003, 10:385–394.
- Knopf K, Mahnke M: Differences in susceptibility of the European eel (*Anguilla anguilla*) and the Japanese eel (*Anguilla japonica*) to the swim-bladder nematode *Anguillicola crassus*. *Parasitology* 2004, 129:491–496.
- Knopf K: The swimbladder nematode *Anguillicola crassus* in the European eel *Anguilla anguilla* and the Japanese eel *Anguilla japonica*: differences in susceptibility and immunity between a recently colonized host and the original host. *J Helminthol* 2006, 80:129–136.
- Münsterle M, Taraschewski H, Klar B, Chang CW, Shiao JC, Shen KN, He JT, Lin SH, Tzeng WN: Occurrence of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) in Japanese eels *Anguilla japonica* from a river and an aquaculture unit in SW Taiwan. *Dis Aquat Org* 2006, 71:101–108.
- Heitlinger E, Laetsch D, Weclawski U, Han YS, Taraschewski H: Massive encapsulation of larval *Anguillicoloides crassus* in the intestinal wall of Japanese eels. *Parasite Vector* 2009, 2:48.
- Knopf K, Lucius R: Vaccination of eels (*Anguilla japonica* and *Anguilla anguilla*) against *Anguillicola crassus* with irradiated L3. *Parasitology* 2008, 135:633–640.
- Lefebvre F, Fazio G, Crivelli AJ: *Anguillicoloides crassus*. In *Fish parasites: Pathobiology and Protection*. Edited by Woo PTK, Buchmann K, Wallingford, UK: CAB; 2012:310–326.
- Székely C: Paratenic hosts for the parasitic nematode *Anguillicola crassus* in Lake Balaton, Hungary. *Dis Aquat Org* 1994, 18:11–20.
- Székely C, Pazooki J, Molnár K: Host reaction in paratenic fish hosts against 3rd stage larvae of *Anguillicola crassus*. *Dis Aquat Org* 1996, 26:173–180.
- Székely C: Experimental studies on the infectivity of *Anguillicola crassus* third-stage larvae (Nematoda) from paratenic hosts. *Folia Parasitol* 1996, 43:305–311.
- Thomas K, Ollevier F: Paratenic hosts of the swimbladder nematode *Anguillicola crassus*. *Dis Aquat Org* 1992, 13:165–174.
- Froese R, Pauly D: *FishBase*. World Wide Web electronic publication. Version 8/2014. http://www.fishbase.org
- Roche KF, Janač M, Jurajda P: A review of Gobiid expansion along the Danube-Rhine corridor—geopolitical change as a driver for invasion. *Knowl Manag Aquat Ec* 2013, 411:01.
- Moravec F: *Parasitic Nematodes of Freshwater fishes of Europe*. Czech Republic: Academia Praha; 2013.
- Francová K, Ondráčková M, Poláček M, Jurajda P: Parasite fauna of native and non-native populations of *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Gobiidae) in the longitudinal profile of the Danube River. *J Appl Ichthyol* 2011, 27:879–886.
- Kvach Y: The far eastern nematode *Anguillicola crassus* - new parasite of the invasive round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. *Vestn Zool* 2004, 38:38.
- Riemann F: *Nematoda*. In *Introduction to the Study of Meiofauna*. Edited by Higgins RP, Thiel H. Washington, DC: Smithsonian Institution Press; 1988:293–301.
- Bush O, Lafferty AD, Lotz JM, Shostak AW: Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol* 1997, 83:575–583.
- Emde S, Rueckert S, Palm HW, Klimpel S: Invasive Ponto-Caspian amphipods and fish increase the distribution range of the acanthocephalan *Pomphorhynchus tereticollis* in the river Rhine. *Plos One* 2012, 7:1–9.
- Ondráčová M, Dávidová M, Pečinková M, Blažek R, Gelnar M, Valová Z, Černý J, Jurajda P: Metazoan parasites of *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube. *J Appl Ichthyol* 2005, 21:345–349.
- Rakauskas V, Bacevičius E, Pūtys Ž, Ložys L, Arbačiauskas K: Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), a recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania. *Acta Zool Lituanica* 2008, 18:180–190.
- Molnár K: Some remarks on parasitic infections of the invasive *Neogobius* spp. (Pisces) in the Hungarian reaches of the Danube River, with a description of *Goussia székelyi* sp. n. (Apicomplexa: Eimeriidae). *J Appl Ichthyol* 2006, 22:395–400.
- Ondráčková M, Dávidová M, Blažek R, Gelnar M, Jurajda P: The interaction between an introduced fish host and local parasite fauna: *Neogobius kessleri* in the middle Danube River. *Parasitol Res* 2009, 105:201–208.
- Haas G, Brunke M, Streit B: Fast Turnover in Dominance of Exotic Species in the Rhine River Determines Biodiversity and Ecosystem Function: An Affair Between Amphipods and Mussels. In *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts, and Management*. Edited by Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers; 2002:426–432.
- Bernauer D, Jansen W: Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquat Inv* 2006, 1:55–71.
- Panov VE, Alexandrov B, Arbačiauskas K, Binimelis R, Copp GH, Grabowski M, Lucy F, Leuven RSEW, Nehring S, Paunović M, Semenchenko V, Son MO: Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: From concepts to environmental indicators. *Integr Environ Assess Manag* 2009, 5:110–126.
- Taraschewski H: Host-parasite interactions in Acanthocephala: a morphological approach. *Adv Parasit* 2000, 46:1–179.
- Freeman MA, Shinn AP: Myxosporean hyperparasites of gill monogeneans are basal to the Multivalvulaida. *Parasite Vector* 2011, 4:220.
- Aguilar A, Aragort W, Alvarez MF, Leiro JM, Sanmartín M: Hyperparasitism by *Myxidium giardiae* Cépède 1906 (Myxozoa: Myxosporea) in *Pseudodactylogyrus bini* (Kikuchi, 1929) Gussev, 1965 (Monogenea: Dactylogyridae), a parasite of the European eel *Anguilla anguilla* L. *Bull Eur Assn Fish P* 2004, 24:287–292.
- Moravec F, Di Cave D, Orecchia P, Paggi L: Experimental observations on the development of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) in its definitive host, *Anguilla anguilla* (Pisces). *Folia Parasit* 1994, 41(Suppl 2):138–148.

doi:10.1186/s13071-014-0504-8

Cite this article as: Emde et al.: Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts – a 'Trojan horse' strategy? *Parasites & Vectors* 2014 7:504.

Anhang 3

Erklärung zu den Autorenanteilen

an der Publikation:

Cooling water of power plant creates “hot spots” for tropical fishes and parasites

Status: Accepted

Name der Zeitschrift: Parasitology Research

Beteiligte Autoren: Sebastian Emde (Promovierender), Judith Kochmann (JK) Thomas Kuhn (TK), Dorian D. Dörge (DDD) Martin Plath (MP), Friedrich-Wilhelm Miesen (FWM) Sven Klimpel (SK)

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

(1) zu Entwicklung und Planung

Promovierender: 60%

Co-Autor SK: 40%

(2) zur Durchführung der einzelnen Untersuchungen und Experimente

Promovierender: Parasitologische (100%), nahrungsökol. (100%) und molekularbiol. Analyse (30%)

Co-Autor TK: Molekularbiol. Analyse (70%)

(3) zur Erstellung der Datensammlung und Abbildungen

Promovierender: Datensammlung (100%), Abbildungen (70%), Tabellen (100%)

Co-Autor DDD: Abbildungen (30%)

(4) zur Analyse und Interpretation der Daten

Promovierender: Artdiagnostik (90%), Statistik (50%), Sequenzanalyse (30%), Interpretation (80%)

Co-Autor JK: Statistik (30%)

Co-Autor TK: Artdiagnostik (10%), Sequenzanalyse (70%)

Co-Autor MP: Statistik (20%)

Co-Autor SK: Interpretation (20%)

(5) zum Verfassen des Manuskripts

Promovierender: 50%

Co-Autor JK: 10%

Co-Autor TK: 5%

Co-Autor MP: 5%

Co-Autor FWM: 5%

Co-Autor SK: 30%

Datum/Ort: _____

Unterschrift Promovend: _____

Zustimmende Bestätigungen der oben genannten Angaben

Unterschrift Betreuer: _____ Datum/Ort: _____

Ggfs. Unterschrift *corresponding author*: _____ Datum/Ort: _____

Cooling water of power plant creates “hot spots” for tropical fishes and parasites

Sebastian Emde¹ · Judith Kochmann¹ · Thomas Kuhn¹ · Dorian D. Dörge¹ · Martin Plath² · Friedrich W. Miesen³ · Sven Klimpel¹

Received: 21 August 2015 / Accepted: 2 September 2015 / Published online: 16 September 2015
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

Abstract Thermally altered water bodies can function as “hot spots” where non-native species are establishing self-sustaining populations beyond their tropical and subtropical native regions. Whereas many tropical fish species have been found in these habitats, the introduction of non-native parasites often remains undetected. Here, $n=77$ convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) were sampled by electro-fishing at two sites from a thermally altered stream in Germany and examined for parasite fauna and feeding ecology. Stomach content analysis suggests an opportunistic feeding strategy of *A. nigrofasciata*: while plant material dominated the diet at the warm water inlet (~30 °C), relative contributions of insects, plants, and crustaceans were balanced 3 km downstream (~27 °C). The most abundant non-native parasite species was the tropical nematode *Camallanus cotti* with $P=11.90\%$ and $P=80.00\%$ at the inlet and further downstream, respectively. Additionally, nematode larvae of *Anguillicoloides crassus* and one specimen of the subtropical species *Bothriocephalus acheilognathi* were isolated. *A. nigrofasciata* was also highly infected with the native parasite *Acanthocephalus anguillae*,

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s00436-015-4724-4) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Sebastian Emde
sebastian.emde@senckenberg.de

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

² College of Animal Science and Technology, Northwest A&F University, Yangling 712100, People's Republic of China

³ Sektion Ichthyologie, Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany

which could be linked to high numbers of the parasite’s intermediate host *Asellus aquaticus*. The aim of this study was to highlight the risk and consequences of the release and establishment of ornamental fish species for the introduction and spread of non-indigenous metazoan parasites using the convict cichlid as a model species. Furthermore, the spread of non-native parasites into adjacent fish communities needs to be addressed in the future as first evidence of *Camallanus cotti* in native fish species was also found.

Keywords Thermal alteration · Invasive species · Tropical fish · *Camallanus cotti* · *Amatitlania nigrofasciata* · *Acanthocephalus anguillae*

Introduction

Despite freshwater covering only 1 % of the earth’s surface, freshwater ecosystems harbor over 10 % of present-day biodiversity (Strayer and Dudgeon 2010). Today, they rank among the most threatened ecosystems due to global environmental change regarding precipitation, runoff patterns and climate, and local human-induced disturbance which includes over-exploitation, water pollution, habitat degradation, and fragmentation, as well as small-scale changes in hydrologic and thermal regimes (for review, see Dudgeon et al. 2006). Additionally, and sometimes even facilitated by those changes, invasive non-native species can cause substantial ecological and economic damage to freshwater ecosystems due to their negative effects on local populations of indigenous species (Paolucci et al. 2013) and ecosystem functioning (Strayer 2012).

Most freshwater invasions can be attributed to fish stocking with non-native species, and canal constructions enabling species to migrate actively, or to spread passively via ballast water

or adhering to ship hulls (Gollasch and Nehring 2006). However, imports for commercial pet trading and the subsequent escape of species from culture facilities or deliberate release by aquarists also contribute to the introduction of (tropical) non-native species (vertebrates, invertebrates, algae, and plants). A total of 115 freshwater fish species have been introduced through the aquarium trade (Padilla and Williams 2004) worldwide, whereas in Germany, five out of 15 non-native fish species that are considered to have established self-sustaining populations originate from the animal trade (Rabitsch et al. 2013).

Not all introduced species are able to establish and sustain a viable population: in other words, there are more introductions than successful invasions (Williamson and Fitter 1996; Jeschke and Strayer 2005). Although identifying the causes for failed population establishments can be challenging, it seems reasonable to expect temperature to function as a major constraint for many tropical or subtropical fish species that have been introduced to temperate regions. However, in some cases, establishment and subsequent invasions are successful, as in the case of species with broad thermal tolerances such as the mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Deacon et al. 2011). Another scenario involves habitat patches with locally elevated temperatures that allow species adapted to warmer temperature regimes to persist, especially during winter. Aquatic habitats with elevated temperatures are commonly found downstream of geothermal springs but also in thermally altered streams where a continuous warm water influx from power plants or mining drainages creates comparatively constant thermal conditions.

While it has been suggested that the expansion of tropical and subtropical non-native species, e.g., South American guppies (*Poecilia reticulata*), into adjacent not artificially heated streams is unlikely (Deacon et al. 2011; Jourdan et al. 2014), the risk imposed by non-native (especially tropical) fish species for distributing non-native pathogens has been neglected so far. Introduced species can serve as intermediate hosts or vectors for local parasites or diseases (“parasite spillback”) but may also carry novel parasite types, which could adversely affect native host species (“parasite spillover”) (Prenter et al. 2004; Kelly et al. 2009; Emde et al. 2012). Upon introduction, non-native pathogens could establish in thermally heated streams and spread outside their original introduction sites, e.g., during hot summers and might survive in mild winters. Furthermore, increasing mean annual temperatures, a possible future scenario in the face of climate change, can affect parasite–host interactions and could therefore accelerate the spread of non-native as well as native parasites. For instance, a higher abundance of native parasites in three-spine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) has been attributed to higher water temperatures in lakes (Karvonen et al. 2013). Another study on sticklebacks by Macnab and Barber (2012) demonstrated faster development and shorter life

cycles of tapeworms under elevated thermal conditions, accompanied by changes in the hosts’ thermal preferences. Higher temperatures can also affect parasite species more indirectly through direct effects of elevated temperatures on their intermediate hosts (Studer et al. 2010; Paull et al. 2012). As prey organisms relate to the transmission of parasites (Prenter et al. 2004; Douda et al. 2013), these shifts can also modify native host–parasite dynamics by either increasing or decreasing the parasite burden of native hosts (Paterson et al. 2011) and should therefore be considered in parasitological studies (Emde et al. 2014a). Altogether, habitats with altered temperature regimes not only face a risk of establishment of tropical, non-native species of fish, crustaceans, plants, and so forth but should also be monitored for potential changes in their parasite fauna.

Our present study exemplifies how thermally altered habitats in temperate regions can function as “hot spots” for non-native species and their parasites originating from warmer regions. The aim was to analyze the parasite fauna and feeding ecology of the tropical cichlid *Amatitlania nigrofasciata* that has established a self-sustaining population in a thermally altered stream of the Rhine drainage system in Germany. Twenty parasite species are currently known to infect the study species (Moravec 1998; Salgado-Maldonado 2008; Sandlund et al. 2010; Salgado-Maldonado 2013; Salgado-Maldonado and Rubio-Godoy 2014); however, all studies except one (Mexico) were conducted in the species’ native range. We chose two sites at a distance of 3 km for sample collection and predicted that (a) the diet composition of *A. nigrofasciata* will differ between sampling sites due to differences in food supply related to local thermal regime, and accordingly (b) variation in parasite load (prevalence and intensity) and composition should be expected, especially for parasite types transmitted via the ingestion of intermediate hosts. (c) Furthermore, a mix of native and non-native parasites was predicted due to the observed mix of native and non-native host species (fish, crustacean, molluscs). We used *A. nigrofasciata* as a model organism; however, our study was conducted to better assess the relevance of parasites for impact assessments of introduced tropical fish species in general.

Material and methods

Study site and model organism

Artificially heated waters characterize the Gillbach, a medium-sized stream (~3 m width, ~30–80 cm depth) of approx. 25 km length, located south-west of Cologne in North Rhine-Westphalia (Germany). The original headwaters of the Gillbach have been destroyed by brown coal surface mining. Thus, unlike several other thermally altered water

bodies, the Gillbach does not receive a mix of thermally altered and unpolluted water masses but almost exclusively consists of the coolant water stemming from Germany's second largest coal power plant, Niederaußem (Klotz et al. 2013). The discharges cause major thermal alteration, such that headwater regions have water temperatures around 30 °C. Elevated temperature levels are maintained over a distance of several kilometers from the power plant, with gradually decreasing temperatures from the source. Even in winter, the water temperature remains above 19 °C around the coolant water influx (Jourdan et al. 2014). The Gillbach runs into the River Erft, which itself receives additional warm water from mining operations and power plants, and temperatures rarely drop below 10 °C even during winter months (Hussner and Lösch 2005). Approximately 4 km downstream of the confluence with the Gillbach, the Erft drains into the River Rhine.

Since the mid-1970s, several invasive species established self-sustaining populations in these waters, including tropical plants (e.g., *Valisneria spiralis*), crustaceans (e.g., *Neocaridina davidi* and *Macrobrachium dayanum*), and fishes (e.g., *Amatitlania nigrofasciata*, *Oreochromis* sp., *P. reticulata*) (Höfer and Staas 1998; Kempkes 2010; Klotz et al. 2013; Jourdan et al. 2014). With the exception of *Oreochromis* sp. (tilapia), which most likely escaped from a temporarily operating aquaculture facility, deliberate releases by aquarium hobbyists are the most likely source of introductions. In addition to these species, some thermophile native fish species like European chub (*Squalius cephalus*), European barb (*Barbus barbus*), or gudgeon (*Gobio gobio*) can be found in the Gillbach, where they might be competing for resources with invasive fishes (Jourdan et al. 2014). In the upstream (warmer) regions of the stream, the most abundant fish species is the introduced cichlid *A. nigrofasciata* (Günther, 1867; a.k.a. “convict cichlid” owing to their black-and-white striped color pattern), which was previously recognized as *Archocentrus nigrofasciatus*, *Cichlasoma nigrofasciatum*, or *Cryptocentrus nigrofasciatus*. Once introduced, several cichlids are known to spread quickly into suitable habitats (Fox et al. 2007; Ishikawa and Tachihara 2008). This small (max. standard length <10 cm) benthopelagic freshwater fish is native to Central America, with a distribution along the Pacific slope between the Río Sucio (El Salvador) and the Río Suchiate (Guatemala) and along the Atlantic slope from the Río Patuca (Honduras) to the Río Jutiapa (Guatemala), where it naturally occurs at water temperatures between 20 and 36 °C (Froese and Pauly 2015). *A. nigrofasciata* is easy to breed in home aquaria and thus commonly traded as an ornamental pet fish. The species has been introduced to waters of Australia, the Hawaiian Islands, Iran, Israel, Italy, Japan, Mexico, and North America (Lever 1996; Trujillo-Jiménez 1998; Tachihara et al. 2002; Roll et al. 2007; Piazzi et al. 2010; Esmaeli et al. 2014). So far, the Gillbach seems to represent the only suitable habitat for

A. nigrofasciata in Germany, where the species established a stable population more than 15 years ago (Höfer and Staas 1998). Life history traits like rapid growth, early maturation but short life spans, multiple spawning, a long spawning period, and biparental brood care likely facilitate the population establishment of *A. nigrofasciata* in invaded areas (Ishikawa and Tachihara 2010).

Sampling

Specimens of *A. nigrofasciata* ($n=77$) were collected in 2014 by electro-fishing (IG 200-1, Hans Grassel GmbH) at two sites of the Gillbach; all cichlids encountered (including different size classes) were included in our parasitological investigation. We conducted the first sampling (S1, $n=42$) at the end of May along a stretch of 400 m, starting at the first river underpass and moving towards the warm water influx of the power plant ($50^{\circ} 59' 57.4''$ N, $6^{\circ} 39' 53.7''$ E– $50^{\circ} 59' 46.8''$ N, $6^{\circ} 39' 50.6''$ E). A second sampling (S2, $n=35$) was done in the middle of July approx. 3 km downstream ($51^{\circ} 00' 43.9''$ N, $6^{\circ} 41' 01.0''$ E– $51^{\circ} 00' 36.7''$ N, $6^{\circ} 40' 59.0''$ E). Temperature, pH value, and conductivity were measured with a mobile multisensory probe (HI 9828, Hanna Instruments) at both sites.

We immediately euthanized fish and stored them on ice inside individual plastic bags to avoid loss of gut contents or parasites. Fish were then stored in a cooling box filled with ice to prevent further digestion or migration of parasites to other organs; upon arrival in the laboratory, they were stored at -20° C for later examination of parasites and ingested food items. Cichlids possess pharyngeal teeth, and so ingested food organisms are often highly fragmented. Thus, qualitative samples of the local invertebrate fauna were collected at both sites to provide a broad overview of potential prey organisms and to ease the determination of prey items found in the cichlids' stomachs. To this end, large stones and branches were turned and invertebrates collected with a small dip net (15×20 cm, <1 mm mesh size) by applying a “kick-sampling” method (Storey et al. 1991); we also collected invertebrates from roots of trees and plants close to the riverbanks. We stored the retrieved invertebrate samples along with organic material in plastic bags inside the cooling box. Samples were frozen at -20° C and separated from sediment prior to species identification.

Parasitological examination and stomach content analyses

For each cichlid, we first determined its sex, total weight (g), and total length (cm) and later calculated the condition factors (CF) as well as hepatosomatic indices (HSI). All specimens were analyzed for their stomach content and metazoan parasite fauna using a stereomicroscope (Olympus SZ 61, $\times 6.7$ –45 magnification). We inspected all fins, gills, and the skin to

detect ectoparasites; afterwards, eyes and the body cavity were necropsied to screen inner organs (inner eye, stomach, gut, gonads, kidney, liver, mesenteries, and spleen). For morphological determination, all host tissue was removed from parasites and isolated parasites were preserved in 70 % ethanol (with 4 % glycerol). Glycerin preparations were prepared following Higgins and Thiel (1988). Parasite species were identified under a microscope (Leitz Dialux 22, $\times 15.75$ –630 magnification) aided by the descriptions provided by Golvan (1969), Stumpp (1975), Pool and Chubb (1985), and Moravec (1998, 2013). Several individuals of nematodes and acanthocephalans were stored in 100 % ethanol for genetic species identification (see Online Resource 1). Standard parasitological parameters, namely the prevalence (P), intensity (I), mean intensity (mI), and mean abundance (mA), were calculated for each parasite and sampling site according to Bush et al. (1997).

For stomach content analysis, we carefully opened the entire gastrointestinal tract and removed its entire content. After pat-drying on an absorbent paper, we sorted all prey items and counted and weighted them to the nearest 0.001 g using a Satorius Handy H120 scale. Very small fragments of food items that could not be identified due to progressed digestion and fragmentation were referred to as “not determined” (indet.) and weighted as a pooled subsample. Only clearly identifiable prey organisms—e.g., through the identification of species-specific traits on body parts like antennas, eyes, or the telson—were counted and determined; sand, detritus, and mucus were neglected. Furthermore, larval and adult stages of insect prey were distinguished and listed separately. We counted plant material as one category (“Plantae indet.”), as the high degree of fragmentation precluded an in-depth identification. Moreover, species identification would not have provided any additional insights from the parasitological point of view. We preserved isolated food items in an alcohol mixture (70 % ethanol and 4 % glycerol) for morphological determination, identified all ingested organisms to the lowest possible taxonomic level, and assigned them to the taxonomic categories Mollusca, Crustacea, Insecta, Arachnida, Myriapoda, Annelida, Pisces, and Plantae. For statistical analysis, the numerical percentage of prey (N%), the weight percentage of prey (W%), and the frequency of occurrence (F%) were calculated (Hyslop 1980; Amundsen et al. 1996). On the basis of these three indices, the index of relative importance (IRI) of respective food items was calculated (Pinkas et al. 1971), whereby a high IRI indicates a high importance in the diet of our study species.

Because of the high abundance of the aquatic isopod *Asellus aquaticus* at sampling site S2 and its high relevance in the diet of *A. nigrofasciata* (see Results), $n=468$ individuals were investigated for their parasites, as we suspected *A. aquaticus* to act as the first intermediate host for metazoan fish parasites (e.g., Brown et al. 1986; Moravec 2013).

Isopods were thawed together with other invertebrates collected at both sampling sites, separated from sediment under a stereomicroscope, and preserved in 70 % ethanol. We determined body sizes of all individuals while the body was stretched straight from the anterior rostrum to the base of the telson using an ocular micrometer. Afterwards, isopods were dissected in pieces and carefully examined for metazoan parasites. Storage, identification, and statistical analyses of parasites were done as described for parasites isolated from fish. Although sampling was targeted at the convict cichlid, eight individuals of native fish species (*S. cephalus*, $n=6$; *G. gobio*, $n=2$) were caught as bycatch at S2 and also screened for the presence of the invasive *C. cotti*.

Results

Water parameters and biological data of *A. nigrofasciata*

For sampling site S1, a temperature of 30.75 °C, pH value of 8.04, conductivity of 1,533 µS/cm, and salinity of 0.83 PSU were measured directly at the warm water inlet of the power plant. A cooler temperature (27.40 °C), a pH value of 8.37, a conductivity of 1,413 µS/cm, and a salinity of 0.77 PSU were measured at site S2. Total lengths (TL) of *A. nigrofasciata* sampled at S1 ($n=42$) ranged 4.5–12.5 cm (mean±standard error [SE], 7.8 ± 0.33 cm) and 6.4–11.5 cm (8.7 ± 0.25 cm) at S2 ($n=35$; t test: $t_{75}=1.97$, $p=0.053$; Table 1). Total weights (TW) of cichlids caught at S1 ranged 1.6–40.2 g (12.1 ± 1.58 g) and 4.7–32.4 g (14.3 ± 1.25 g) at S2 (t test: $t_{75}=1.06$, $p=0.30$). Mean condition factors (CF) were 1.80 ± 0.03 for S1 and 1.83 ± 0.02 for S2 (t test: $t_{75}=0.94$, $p=0.35$), and mean hepatosomatic indices (HSI) were 1.55 ± 0.07 for S1 and 1.66 ± 0.08 for S2 (t test: $t_{75}=1.02$, $p=0.31$). Slightly more males were sampled at S1 (males/females, 1:0.68; chi-square test: $\chi^2=1.52$, $df=1$, $p=0.22$), while S2 showed a more balanced sex ratio (1:0.94; $\chi^2=0.03$, $df=1$, $p=0.87$). Males (8.84 ± 0.32 cm TL, $n=43$) were significantly larger than females (7.42 ± 0.21 cm, $n=34$; $t_{75}=3.48$, $p=0.0008$).

Feeding ecology of *A. nigrofasciata*

Forty-two out of 45 (sampling site S1) and 34 out of 35 (S2) examined gastrointestinal tracts were filled with food components, respectively. Overall, *A. nigrofasciata* showed a broad diet composition, mostly consisting of molluscs ($n=3$ species), insects ($n=11$ species), and plants (Fig. 1). Other groups were crustaceans ($n=4$ species), arachnids ($n=1$ species), myriapods ($n=1$ species), annelids ($n=2$ species), and fish ($n=3$ species; Table 2). In total, 26 different food components were uncovered, with 12 food components found at both sites and seven unique food components per site. Considering the IRI, plants (IRI=7,603.79) represented the main food source

Table 1 Biological parameters of invasive *Amatitlania nigrofasciata*

Site	Sex/n	STL (min max)	TL (min max)	SW (min max)	TW (min max)	CF (SE)	HSI (SE)
S1	♂ + ♀/42	6.2 (3.6–9.8)	7.8 (4.5–12.3)	11.1 (1.4–37.2)	12.1 (1.6–40.2)	1.80 (0.026)	1.55 (0.071)
	♂/25	6.7 (3.6–9.8)	8.5 (4.5–12.3)	14.0 (1.4–37.2)	15.2 (1.6–40.2)	1.80 (0.041)	1.53 (0.078)
	♀/17	5.7 (3.8–7.5)	7.1 (4.6–9.5)	7.5 (1.6–16.7)	8.3 (1.6–16.9)	1.80 (0.024)	1.58 (0.134)
S2	♂ + ♀/35	6.9 (5.1–9.2)	8.7 (6.4–11.5)	13.1 (4.3–30.5)	14.3 (4.7–32.4)	1.83 (0.020)	1.66 (0.079)
	♂/18	7.5 (5.1–9.2)	9.6 (6.4–11.5)	17.2 (4.3–30.5)	18.7 (4.7–32.4)	1.83 (0.031)	1.56 (0.087)
	♀/17	6.1 (5.5–6.9)	7.7 (6.9–8.6)	8.7 (5.7–12.1)	9.6 (6.3–13.8)	1.83 (0.027)	1.76 (0.132)

Shown are means of $n=42$ individuals from sampling site S1 and $n=35$ individuals from sampling site S2

STL standard length (cm), TL total length (cm), SW slaughtering weight (g), TW total weight (g), CF condition factor, HSI hepatosomatic index

at S1, followed by insects (3,062.80) and molluscs (2,899.33). Undetermined larvae of the insect suborder Nematocera (IRI=512.42) and the gastropod species *Melanoides tuberculatus* (IRI=2,875.73) were the two prey types with the highest relative importance within their respective categories (Table 2). The latter were either swallowed as a whole or, as in most cases, only the reddish opercula were retrieved. Fish (IRI=442.96) and crustaceans (IRI=293.73) were underrepresented in the cichlids' diet at S1 and mainly consisted of cycloid scales from native chub (*S. cephalus*) and terrestrial isopods (*Oniscus asellus*).

In contrast, specimens at site S2 showed a broader diet with a similar importance of insects (IRI=3,830.98), plants (IRI=2,978.08), and crustaceans (IRI=2,395.72), followed by fish (IRI=1,666.05), annelids (IRI=359.03), molluscs (IRI=209.41), and myriapods (IRI=1.20). The highly abundant gastropod *M. tuberculatus* was absent in cichlids' stomachs at S2. Furthermore, crustaceans were more prevalent in samples from S2 than S1 and mainly consisted of *A. aquaticus*, which was lacking at S1 in both fish stomachs and qualitative field

samplings. The category fish constituted a bigger proportion of the cichlids' diet than at S1 but also consisted mainly of cycloid scales (Table 2).

Parasite fauna of *A. nigrofasciata*

Overall, five metazoan parasite species including the three phyla Acanthocephala, Cestoda, and Nematoda were identified: three species at S1 and five at S2 (Table 3 and Fig. 1). The nematode *Camallanus cotti* (Fujita, 1927; Spirurida, Camallanidae) was the predominant parasite at S1 with a prevalence ($P [\%]$) of 11.90, mI of 3.40, and mA of 0.40. Larval stages (L3/L4) were also found in the cichlids' guts (Fig. 2a d). Furthermore, nematode larvae of *Anguillicoloides crassus* (Kuwahara, Niimia, and Itagaki, 1974; Spirurida, Anguillicolidae) ($P [\%]=2.38$, mI=2.00, mA=0.05) and some unidentified nematode cysts ($P [\%]=4.76$, mI=6.50, mA=0.31) were isolated. Parasites found at site S1 also occurred at S2 but reached higher infection rates (Table 3). Especially *C. cotti* was much more abundant ($P [\%]=80.00$, mI=5.36,

Fig. 1 Graphical abstract of infection parameters and gut contents of *Amatitlania nigrofasciata*. Parasitological parameters and relative compositions (index of relative importance, IRI) of main prey groups (>1 %) of *A. nigrofasciata* at two sites of the thermally altered river Gillbach

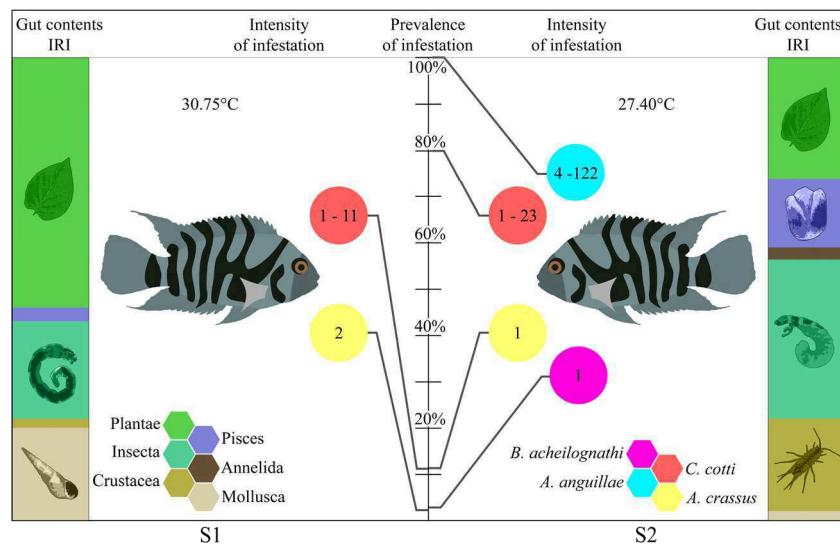


Table 2 Gut contents of *Amatitlania nigrofasciata* and calculated parameter

Prey items	n		F%		W%		N%		IRI	
	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2	S1	S2
Mollusca	174	24	66.67	23.53	3.31	1.35	40.18	7.55	2,899.33	209.41
Gastropoda indet.	—	24	—	23.53	—	1.35	—	7.55	—	209.41
Gastropoda, <i>Melanoides tuberculatus</i>	173	—	66.67	—	3.18	—	39.95	—	2,875.73	—
Gastropoda, <i>Planorbis planorbis</i>	1	—	2.38	—	0.12	—	0.23	—	0.84	—
Crustacea	35	100	30.95	52.94	1.41	13.81	8.08	31.45	293.73	2,395.72
Crustacea indet.	2	3	4.76	2.94	1.39	0.61	0.46	0.94	8.81	4.56
Copepoda indet.	2	2	2.38	5.88	0.02	0.28	0.46	0.63	1.14	5.35
Isopoda, <i>Asellus aquaticus</i>	—	90	—	41.18	—	8.72	—	28.30	—	1,524.51
Isopoda, <i>Oniscus asellus</i>	31	5	26.19	8.82	6.22	4.20	7.16	1.57	350.51	50.91
Insecta	125	83	80.95	70.59	8.97	28.17	28.87	26.10	3,062.80	3,830.98
Coleoptera indet., adult	2	2	2.38	5.88	0.02	0.28	0.46	0.63	1.14	5.35
Coleoptera larvae indet.	2	—	4.76	—	0.18	—	0.46	—	3.04	—
Diptera indet., larvae	7	5	7.14	14.71	4.20	4.99	1.62	1.57	41.56	96.51
ETP-Taxa indet., larvae	2	14	2.38	11.76	0.09	1.96	0.46	4.40	1.31	95.51
ETP-Taxa, <i>Hydropsyche</i> sp.	—	30	—	32.35	—	19.22	—	9.43	—	926.92
Formicidae indet., adult	16	4	26.19	5.88	0.83	0.37	3.70	1.26	118.42	9.59
Insecta indet., adult	15	2	28.57	5.88	2.39	0.23	3.46	0.63	167.29	5.07
Insecta indet., larvae	5	—	4.76	—	0.09	—	1.15	—	5.92	—
Nematocera indet., adult	3	—	7.14	—	0.09	—	0.69	—	5.58	—
Nematocera indet., larvae	52	25	40.48	14.71	0.65	0.61	12.01	7.86	512.42	124.53
Odonata indet., larvae	2	1	4.76	2.94	0.18	0.51	0.46	0.31	3.04	2.43
Arachnida	19	—	30.95	—	0.26	—	4.39	—	143.98	—
Acari indet., adult	19	—	30.93	—	0.26	—	4.39	—	143.98	—
Myriapoda	—	1	—	2.94	—	0.09	—	0.31	—	1.20
Chilopoda indet.	—	1	—	2.94	—	0.09	—	0.31	—	1.20
Annelida	—	7	—	17.65	—	18.14	—	2.20	—	359.03
Hirudinea indet.	—	3	—	8.82	—	5.41	—	0.94	—	56.06
Oligochaeta indet.	—	4	—	8.82	—	12.73	—	1.26	—	123.45
Pisces	43	76	33.33	50.00	3.36	9.42	9.93	23.90	442.96	1,666.05
Fish parts (bones, tissue, otoliths)	4	—	7.14	—	0.26	—	0.92	—	8.48	—
Cycloid scales	39	74	26.19	47.06	3.09	5.97	9.01	23.27	316.94	1,376.03
<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	—	2	—	2.94	—	3.45	—	0.63	—	12.00
Plantae	37	27	83.33	79.41	82.70	29.01	8.55	8.49	7,603.79	2,978.08
Plantae indet.	37	27	83.33	79.41	82.70	29.01	8.55	8.49	7,603.79	2,978.08

F frequency of occurrence, IRI index of relative importance, N numerical percentage of prey, n number of prey organisms, W weight percentage of prey

$mA=4.29$, independent samples t test: $t_{75}=4.86$, $p<0.001$). A plerocercoid stage of the cestode *Bothriocephalus acheilognathi* (Yamaguti, 1934; Eucestoda, Bothrocephalidae) was identified in the body cavity of one cichlid. The most frequent parasite at site S2 was *Acanthocephalus anguillae* (Müller, 1780; Acanthocephala, Palaeacanthocephala, Echinorhynchidae), with a prevalence of 100 % ($P [\%]=100$, $mI/mA=40.69$). Adult specimens were mainly found in the gut, and sub-adult stages were detected in the body cavity, where they were often attached to the gonads, gut, liver, mesenteries, and the wall of body cavity (Figs. 2c and 3a d). A significant

positive correlation between individual intensities of infection with *A. anguillae* and total length of fish specimens was found at S2 (Spearman rank correlation: $r=0.58$, $p=0.0002$). At S1, *A. anguillae* was absent.

Total numbers of parasites (both sites combined) were not significantly correlated with condition factors ($r=0.16$, $p=0.18$) or the hepatosomatic index ($r=0.007$, $p=0.95$) of *A. nigrofasciata*. Finally, we investigated 468 specimens of *A. aquaticus* from site S2 with total lengths between 2 and 7 mm (4.0 ± 0.04 mm). The only parasite species found in *A. aquaticus* was *A. anguillae* ($n=42$, $P [\%]=8.12$, $I=1-3$,

Table 3 Parasitological parameters for the parasite fauna of *Amatitlania nigrofasciata*

	Parasite species	Stage	Organ	P [%]	I	mI	mA
S1 (<i>n</i> =42)	Nematoda						
	<i>Camallanus cotti</i>	a/l	G	11.90	1–11	3.40	0.40
	<i>Anguillicoloides crassus</i>	l	GW/SW	2.38	2	2.00	0.05
	Cyst indet.	l	BC/L	4.76	1–9	6.50	0.31
S2 (<i>n</i> =35)	Cestoda						
	<i>Bothriocephalus acheilognathi</i>	l	BC	2.86	1	1.00	0.03
	Nematoda						
	<i>Camallanus cotti</i>	a/l	G/S	80.00	1–23	5.36	4.29
	<i>Anguillicoloides crassus</i>	l	GW	11.43	1	1.00	0.11
	Cyst indet.	l	BC/L/M/SB	2.86	36	36.00	1.03
	Acanthocephala						
	<i>Acanthocephalus anguillae</i>	a/l	BC/G/GO/L/Mes/S	100	4–122	40.69	40.69

a adult, BC body cavity, G gut, GE gut wall, GO gonads, I intensity, In intestine, l larvae, L liver, M milt, mA mean abundance, Mes mesentery, mI mean intensity, P prevalence, S stomach, SB swim bladder

Fig. 2 *Camallanus cotti* and its hosts. **a** *Amatitlania nigrofasciata*. **b** Female tails of gravid females of *C. cotti*, protruding from the anus of a cichlid. **c** Several *C. cotti* (*Cc*) and one *Acanthocephalus anguillae* (*Aa*) inside the posterior part of the gut of *A. nigrofasciata*. **d** Anterior end of *C. cotti*, gut (*G*), foregut structure with muscular esophagus (*E*), and characteristic sclerotized buccal capsule (*SBC*) with tridents (*Tr*) are clearly visible. **e** Native fish species *Gobio gobio* infected with reproductive *C. cotti*

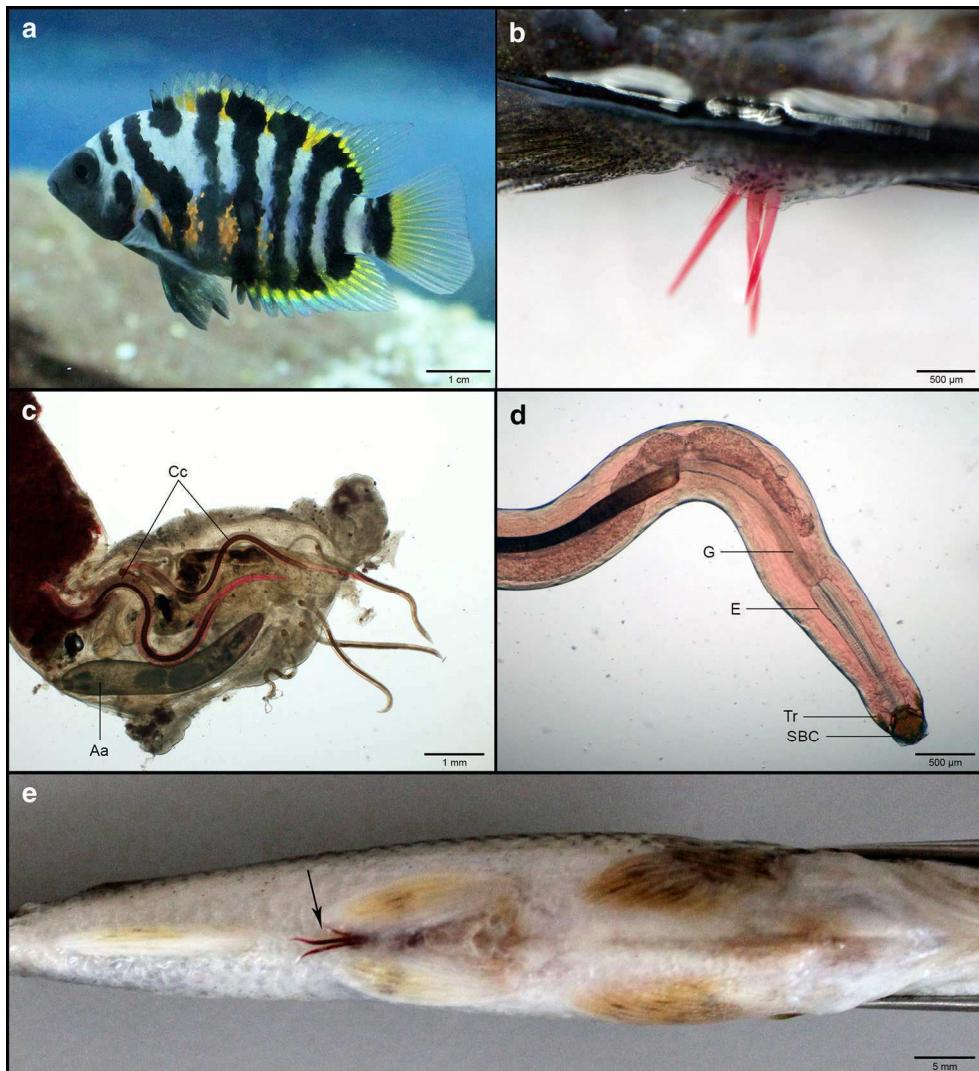
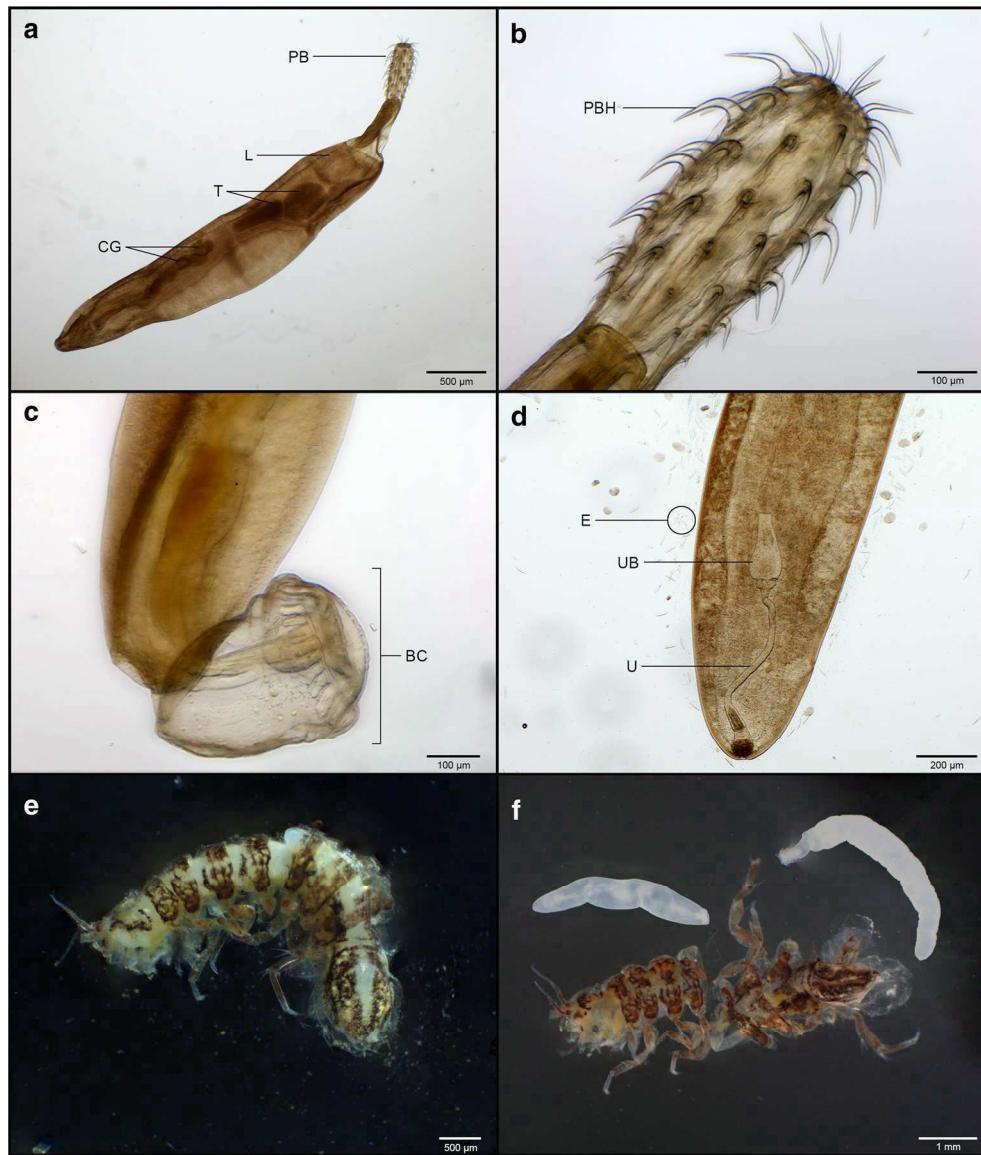


Fig. 3 *Acanthocephalus anguillae*. **a** Habitus of adult *A. anguillae* isolated from the gut of *A. nigrofasciata*. *CG* cement glands, *L* lemnisci, *PB* proboscis, *T* testes. **b** Detail of the proboscis, the anterior part of the parasite. *PBH* proboscis hooks. **c** Posterior end of a male with evaginated bursa copulatrix (*BC*). **d** Posterior end of a gravid female. *E* eggs, *U* uterus, *UB* uterine bell. **e** Two larval stages (late Acanthella, Cystacanth) of *A. anguillae* located in the body cavity of its obligate first intermediate host *Asellus aquaticus*. **f** Isolated larvae (late Acanthella)



$mI=1.11$, $mA=0.08$); infected fish specimens had a minimum length of 4 mm (5.38 ± 0.12 mm) (Fig. 3e, f). Additionally, the tropical nematode *C. cotti* was detected in native chub *S. cephalus* ($P [\%]=83.33$, $I=2-23$, $mI=6.80$, $n=6$) and gudgeon *G. gobio* ($P [\%]=100$, $I=7-11$, $mI=9.00$, $n=2$).

Discussion

Biological data and feeding ecology of *A. nigrofasciata*

A. nigrofasciata was introduced to the Gillbach more than 15 years ago and quickly established a self-sustaining population in this artificial warm water refuge. Although there was a difference in temperature of 3.35°C between the two sampling sites, biological parameters of the collected fish did not significantly differ, and maximum body sizes as well as sex-

specific size differences were comparable to other studies from introduced and native range (e.g., Noonan 1983; Ishikawa and Tachihara 2010; Froese and Pauly 2015). It seems that convict cichlids show pronounced site fidelity, probably because foraging occurs within their breeding territories, as evidenced by the different diet compositions at the two sampling sites and especially lower parasite infection intensities at site S1.

Overall, the diet composition of *A. nigrofasciata* at the Gillbach was broad and mainly comprised plants and insects, confirming earlier studies that characterized *A. nigrofasciata* as an omnivorous species (e.g., Trujillo-Jiménez 1998; Hill and Cichra 2005). Many organisms consumed by *A. nigrofasciata* at S2, such as *A. aquaticus* (Crustacea) or larvae of *Hydropsyche* sp. (Insecta, Trichoptera, Hydropsychidae), were completely absent from samples collected at the warmer inlet of S1 (Table 2). Thermal tolerance tests showed that *A. aquaticus*

can survive temperatures above 31 °C (e.g., Korhonen and Lagerspetz 1996); however, egg development decreases above 25 °C (Holdich and Tolba 1981), which could explain the high numbers of *A. aquaticus* at S2 but absence at S1.

The number of prey organisms with an aquatic lifestyle consumed by *A. nigrofasciata* in the warmer source region (S1) was low compared to S2, suggesting that foraging behavior is highly flexible, thus classifying *A. nigrofasciata* as an opportunistic feeder. The low availability of aquatic prey organisms was also corroborated by our qualitative sampling of potential prey organisms, during which only few Nematocera larvae, a large number of *M. tuberculatus*, and some introduced Asian shrimps (*N. davidi* and *M. dayanum*) were detected at S1. Surprisingly, the latter were not found in the cichlids' digestive tracts.

The higher importance of fish prey at S2 can be attributed to a higher consumption of cycloid scales, which mainly belonged to native chub (*S. cephalus*). Feeding on small fish, including cannibalism, was also observed, albeit rarely (Table 2), but fish predation is unlikely to represent a threat for the local ichthyofauna; however, the highly abundant, omnivorous convict cichlid likely acts as a (food) competitor for native fish species. For example, in the Amacuza River in Mexico, competition with introduced *A. nigrofasciata* could have contributed to a complete displacement of the socioeconomically important native species *Cichlasoma istlanum* (Trujillo-Jiménez 1998).

Parasite fauna of *A. nigrofasciata*

Twelve metazoan parasite species have been reported on *A. nigrofasciata* in its native range (see checklists by Salgado-Maldonado 2008; Sandlund et al. 2010). Within the species' present (introduced) distribution range, Mexico is the only country in which the parasite fauna of *A. nigrofasciata* has been studied, and eight parasite species have been described (see checklists and studies by Moravec 1998; Salgado-Maldonado 2013; Salgado-Maldonado and Rubio-Godoy 2014). All studies combined detected a total of 20 different parasite species of the phyla Monogenea (two), Digenea (five), Cestoda (one), Acanthocephala (two), and Nematoda (ten).

In the present study, five parasite species could be identified in *A. nigrofasciata*, including one native (*A. anguillae*) and three non-native species (*A. crassus*, *C. cotti* and *B. acheilognathi*). Furthermore, nematode cysts were found; however, their identification as well as status (native or non-native) could not be determined, as nematodes inside of the cysts were mostly completely lysed. *A. anguillae*, *A. crassus*, and *C. cotti* were detected for the first time in *A. nigrofasciata* and thus represent new host records. The non-native, tropical nematode *C. cotti* is considered a native parasite of Asia and was originally reported from Japanese freshwater fishes

(Levsen and Berland 2002). Due to extensive trade of ornamental fishes and especially the introduction of poeciliid fishes for mosquito control, *C. cotti* spread to aquarium and wild fishes across the globe, e.g., in North America (Hoffmann and Schubert 1984), Brazil (Menezes et al. 2006), Australia (Evans and Lester 2001), Europe (Mcminn 1990), and Hawaii (Vincent and Font 2003). It remains unknown whether *C. cotti* invaded the Gillbach through an initial introduction of infected guppies (*Poecilia reticulata*), as assumed for a Hawaiian river (Font and Tate 1994), or during the release of other ornamental fish species. *C. cotti* was the most abundant parasite at S1 ($P [\%]=11.9$, $I=1-11$) and had an even higher occurrence at S2 ($P [\%]=80.00$, $I=1-23$). Parasites occurred mainly as L3 larvae, L4 larvae, or adults in the rear third of the gut (Fig. 2c). Adults of this viviparous species protrude from the rectum, where they release their larvae into the water column (Fig. 2b). *C. cotti* larvae require cyclopoid copepods as intermediate hosts for development into L3 larvae, which is the infective stage for the final host (Levsen and Berland 2002). However, they are able to skip the first intermediate host and shift to a direct life cycle under aquarium culture conditions (Stumpf 1975). We suggest different infection pathways for different age classes of *A. nigrofasciata* in the Gillbach. Young cichlids could perceive the small free-swimming, wriggling larvae as prey and directly ingest them, swallow the protruding abdomen of adult parasites (containing larvae) from larger cichlids' rectum, or they feed on infected copepods. Larger individuals are also likely to contract this parasite by feeding on infected copepods, but since copepods were only rarely found in stomach contents of larger cichlids, we assume that most infections are attributable to cannibalism, during which a large number of nematodes are ingested at once. Filial cannibalism of convict cichlids is known from the literature (Lavery and Keenleyside 1990) and could explain the presence of 23 larval and adult individuals of *C. cotti* found in one fish stomach, supposedly obtained from two young cichlids which were present as the only food item in the stomach. Alternatively, other invertebrates (Crustacea or Insecta) could also act as intermediate hosts in this habitat, e.g., *A. aquaticus*, which serves as an intermediate host for larvae of the related *Camallanus lacustris* (Kupryanova 1954). However, we could not find *C. cotti* larvae in *A. aquaticus* in the examined samples.

While non-native tropical fishes like *A. nigrofasciata* are not likely to persist in colder stream regions, *C. cotti* is known to be a generalist parasite, using a wide range of fish hosts and to be able to survive successfully at lower temperatures (Wu et al. 2007). Especially perches (*Perca fluviatilis*), sticklebacks (*G. aculeatus*), and eels (*A. anguilla*) could be susceptible to *C. cotti*, as they are common hosts for the native, closely related *C. lacustris* (Moravec 2013). Cyprinid fishes are commonly infected by *C. cotti* in Asia (Wu et al. 2007), and different cyprinid species are also abundant in the

Gillbach and adjacent rivers, such as the Erft and Rhine. Cyprinids could, therefore, act as intermediate hosts for the generalist parasite, spreading the parasite beyond the Gillbach. This hypothesis is strongly supported by our additional observation, where *C. cotti* could also be detected in native chub (*S. cephalus*) and gudgeon (*G. gobio*) (Fig. 2e). In addition, invasive gobies, which are currently highly abundant in European river systems including the Rhine River, could also act as potential hosts and further spread these parasites, as specimens of the related *C. lacustris* were already found in some goby species (Ondračková et al. 2009; Kvach et al. 2014). In contrast to the native *C. lacustris*, the invasive *C. cotti* is known to cause serious internal bleeding, inflammations, and secondary bacterial infections, often leading to the host's death when heavily infected (Moravec 1998; Menezes et al. 2006). Unravelling the current distribution range of *C. cotti* is of immediate importance to understand whether and how native fish fauna could be affected by this highly virulent parasite.

A. crassus is another introduced, nowadays well-established, and harmful parasite, commonly known as the swim bladder nematode of the European eel. It was detected at low infection levels in the gut and stomach wall of the cichlids at both sampling sites. This parasite was introduced to Germany in the early 1980s most likely through Japanese eels *Anguilla japonica* imported from Taiwan (Neumann 1985). It rapidly spread across Europe with high infection levels of 80–100 % in European eels (Kirk 2003; Wielgoss et al. 2008). High prevalence and high pathogenicity of this parasite are attributed to lack of an immune response in European eels against the larval stages of the parasite with which they did not coevolve (Knopf and Lucius 2008; Heitlinger et al. 2009). This parasite can cause heavy inflammatory infections and hamper migration to their distant spawning grounds (Würtz et al. 1996; Palstra et al. 2007; Aarestrup et al. 2009) and is considered one of the reasons for the population decline of European eels (Sures and Knopf 2004; van Ginneken et al. 2005). It has the ability to use new intermediate hosts, and a wide variety of invertebrates and fish hosts act as first and second intermediate, as well as paratenic host in the lifecycle of *A. crassus* in its introduced range (Kirk 2003; Lefebvre et al. 2012; Emde et al. 2014b). *A. nigrofasciata* seems to represent another new intermediate host of this debilitating eel parasite. However, there seems to be no additional threat caused by convict cichlids for the spread of this parasite, as *A. crassus* is already highly invasive in Central Europe.

The non-native Asian cestode *B. acheilognathi* was detected with only one single finding of a plerocercoid stage (larvae) in the body cavity of *A. nigrofasciata* at S2. The original distribution range of this cestode is Asia, from the Amur River of Russia to the south of China, where the species mainly parasitizes grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*). The

introduction of infected grass carps has spread the parasite worldwide (Salgado-Maldonado and Pineda-López 2003). Just like *C. cotti*, obligate first intermediate hosts for larval development of *B. acheilognathi* are copepods, which represent a common food resource for small fish. Therefore, parasites often reach high infection levels and cause serious damage especially in young fish, and severe losses of up to 100 % are known from pond hatcheries (Körting 1975). The cestode is described as a generalist, infecting a broad range of distantly related host species, including cyprinid, percid, and poeciliid fishes (Dove and Fletcher 2000; Salgado-Maldonado and Pineda-López 2003; Wu et al. 2007). Despite low infestation rates in *A. nigrofasciata*, other species might play a role in the transmission and spread of this parasite. Eldredge (2000) argued that *B. acheilognathi* and *C. cotti* were most likely introduced to Hawaiian freshwater habitats by the release of poeciliid fishes. Special attention should therefore be paid to native cyprinid fish species as well as the non-native *P. reticulata*, which forms a self-sustaining population in the Gillbach since approximately 40 years (Kempkes 2010; Jourdan et al. 2014).

The only native parasite species that was detected was the acanthocephalan *A. anguillae*. It is a widespread fish parasite in Germany (Taraschewski 1988) and dominated the parasite fauna of *A. nigrofasciata* at S2 with remarkably high infection rates, while it was completely absent in fish specimens sampled at S1. This pattern seems to be related to the distribution of its obligate first intermediate host, *A. aquaticus*. The high prevalence of the acanthocephalan parasite ($P [\%]=8.12$) in *A. aquaticus* is not common (e.g., Dezfuli et al. 1994) and generally very high compared to other first intermediate crustacean host species (see Paterson et al. 2011; Busch et al. 2012; Emde et al. 2012; Emde et al. 2014a). This could be related to the relatively high water temperatures in the Gillbach, leading to a faster reproduction cycle of the parasite. The significant positive correlation between the intensity of *A. anguillae* infections and the hosts' total length suggest that smaller cichlids appear to feed to a lesser extent or only on very small *A. aquaticus* and therefore ingest less infected isopods. The correlation between body size of first intermediate hosts (e.g., isopods and gammarids) and infection rate with acanthocephalans was also discussed in previous studies (e.g., Brattey 1986; Dezfuli et al. 1994). However, a minimum body size of *A. aquaticus* seems to be required for the parasites' development and a successful transmission to further hosts.

Acanthocephalan parasites occurred as adults in the gut but also free or encysted as subadults in the convict cichlids' body cavity, mesenteries, and inner organs. Therefore, *A. nigrofasciata* seems to act as a final host for *A. anguillae*, as well as a paratenic host. Intra- and extraintestinal occurrence of this parasite species was described for several other fish species (Taraschewski 1988). Whether and to what degree the massive infestation ($I=4–122$, $MI=40.69$) of the intestine, body cavity, and inner organs

(including perforations of those organs) adversely affect the fish could not be answered in this study, even though no correlation with either condition factors or hepatosomatic indices was uncovered. *A. anguillae* commonly infests various European fish species as final hosts, such as European eels (*Anguilla anguilla*), barbs (*B. barbus*), chub (*S. cephalus*), and roach (*Rutilus rutilus*), and can cause inflammations, heavy fibrosis, and chronic infections (Taraschewski 1988; Herlyn and Ehlers 2001). These fish species also belong to the local fish community of the Gillbach, which most likely harbored the parasite before the introduction of *A. nigrofasciata*. However, convict cichlids are now additional suitable hosts of this parasite and might contribute to its spread within the species' novel distribution range, also known as parasite "parasite spillback" (Kelly et al. 2009).

Conclusion

Temperature can play a decisive role in determining the distribution and abundance of different invertebrate prey organisms, which at the same time serve as intermediate hosts for native and non-native parasite species. In the artificially heated Gillbach, introduced *A. nigrofasciata* influence existing parasite host interactions by serving either as a new intermediate host (e.g., for *A. anguillae*, *A. crassus*, and *B. acheniognathi*) being preyed upon by piscine predators or as a final host (e.g., for *C. cotti* and *A. anguillae*, releasing propagules) for native and introduced parasite species, thereby increasing the risk of spread of these parasites beyond their current distribution. Unravelling the current distribution range of fish species and their parasite fauna in the Gillbach—with a special focus on *C. cotti* and *B. acheniognathi*—is of immediate importance to understand if native fish fauna could be infected by these highly virulent parasites. Especially *C. cotti*, which is known from far colder regions in China (Wu et al. 2007), could spread beyond the warm water refuge of the Gillbach and cause substantial harm to native fish communities. The first evidence of *C. cotti* in native fish species is alarming and further monitoring seems crucial. To prevent further releases of tropical species by hobbyists and diminish accidental co-release of tropical fish parasites, further controls as well as public education will be necessary and advisable. As parasites of tropical origin seem to establish successfully in artificially heated water bodies such as the Gillbach, concerns arise about introductions of human pathogens. *M. tuberculatus* was found in the Gillbach and is generally known as intermediate host for several trematodes that can affect the lung (e.g., *Paragonimus westermani*) and liver (e.g., *Clonorchis sinensis*) as well as cause skin lesions in humans (Murray et al. 2010). Recently, cases of schistosomiasis have been reported from southern France (Holtfreter et al. 2014) where the intermediate hosts of *Schistosoma haematobium*, freshwater snails of the genus *Bulinus truncatus*, are endemic. The Gillbach might become a suitable environment for

intermediate hosts of schistosomes (e.g., *Bulinus* spp. snails from southern Europe or tropical *Biomphalaria* species) due to its elevated temperature; thus, monitoring for human pathogens and their intermediate hosts should also become a concern to invasion biologists (Conn 2014).

Due to the introduction of different tropical fish species that have established viable populations along the river for ~40 years, the Gillbach provides an opportunity to study local adaptations of invasive populations and ecological interactions with native fauna (see also Jourdan et al. 2014). It represents a "tropical aquarium" in a temperate freshwater system and may also serve as a semi-natural experiment for questions related to climate change. A more extensive sampling along the 25-km-long stream is currently underway to further unravel which role temperature regimes and exotic species are playing for changes in parasite distributions and parasite host dynamics.

Acknowledgments The authors would like to thank U. Rose (Erftverband and Erftfischereigenossenschaft) for supporting this study and the permission to conduct surveys at the Gillbach, F. Wegmann (Untere Fischereibehörde Rhein-Erft-Kreis) for the electro-fishing permit, F. Herder (Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig) for supporting the study, S. Müller and F. Doppelmann (Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig), as well as J. Jourdan and J. Münster (Goethe-University, Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung) and Eva Grimm (University of Würzburg) for support during fieldwork and with logistics.

Compliance with ethical standards Permits and approvals (No. 39.74.20, Stream section Niederaußem - Gill) for electro-fishing were obtained from U. Rose (Erftverband and Erftfischereigenossenschaft) and F. Wegmann (Untere Fischereibehörde Rhein-Erft-Kreis) and included the sampling of fish for research purposes. All fish were immediately euthanized and stored on ice according to the German Animal Protection Law (§ 4) and the ordinance of slaughter and killing of animals (*Tierschlacherverordnung* § 13). No living or protected animals were used.

References

- Aarestrup K, Okland F, Hansen MM et al (2009) Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*). *Science* 325: 1660. doi:[10.1126/science.1178120](https://doi.org/10.1126/science.1178120)
- Amundsen P-A, Gabler H-M, Stalvik FJ (1996) A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *J Fish Biol* 48: 607–614. doi:[10.1111/j.1095-8649.1996.tb01455.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01455.x)
- Brattey J (1986) Life history and population biology of larval *Acanthocephalus lucii* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in the isopod *Asellus aquaticus*. *J Parasitol* 72:633. doi:[10.2307/3281450](https://doi.org/10.2307/3281450)
- Brown AF, Chubb JC, Veltkamp CJ (1986) A key to the species of Acanthocephala parasitic in British freshwater fishes. *J Fish Biol* 28:327–334
- Busch MW, Kuhn T, Münster J, Klimpel S (2012) Marine crustaceans as potential hosts and vectors for metazoan parasites. In: Mehlhorn H (ed) Arthropods as vectors of emerging diseases. Springer, Berlin, pp 329–360

- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol* 83: 575–583. doi:[10.2307/3284227](https://doi.org/10.2307/3284227)
- Conn DB (2014) Aquatic invasive species and emerging infectious disease threats: a one health perspective. *Aquat Invasions* 9:383–390. doi:[10.3391/ai.2014.9.3.12](https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.3.12)
- Deacon AE, Ramnarine IW, Magurran AE (2011) How reproductive ecology contributes to the spread of a globally invasive fish. *PLoS One* 6, e24416. doi:[10.1371/journal.pone.0024416](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024416)
- Desfili BS, Rossetti E, Rossi R, Fano EA (1994) Occurrence of larval *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala) in the *Asellus aquaticus* (Crustacea, Isopoda) from the river Brenta. *Boll Zool* 61:77–81. doi:[10.1080/11250009409355862](https://doi.org/10.1080/11250009409355862)
- Douda K, Lopes-Lima M, Hinzmann M et al (2013) Biotic homogenization as a threat to native affiliate species: fish introductions dilute freshwater mussel's host resources. *Divers Distrib* 19:933–942. doi:[10.1111/ddi.12044](https://doi.org/10.1111/ddi.12044)
- Dove ADM, Fletcher AS (2000) The distribution of the introduced tape-worm *Bothriocephalus acheilognathi* in Australian freshwater fishes. *J Helminthol* 74:121–127. doi:[10.1017/S0022149X00000160](https://doi.org/10.1017/S0022149X00000160)
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO et al (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev* 81:163. doi:[10.1017/S1464793105006950](https://doi.org/10.1017/S1464793105006950)
- Eldredge LG (2000) Non-indigenous freshwater fishes, amphibians, and crustaceans of the Pacific and Hawaiian islands. In: Sherley G (ed) Invasive species in the Pacific: a technical review and draft regional strategy. South Pacific Regional Environment Programme, Samoa, pp 173–190
- Emde S, Rueckert S, Palm HW, Klimpel S (2012) Invasive Ponto-Caspian amphipods and fish increase the distribution range of the acanthocephalan *Pomphorhynchus tereticollis* in the River Rhine. *PLoS One* 7, e53218. doi:[10.1371/journal.pone.0053218](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053218)
- Emde S, Kochmann J, Kuhn T et al (2014a) Getting what is served? Feeding ecology influencing parasite-host interactions in invasive round goby *Neogobius melanostomus*. *PLoS One* 9, e109971. doi:[10.1371/journal.pone.0109971](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109971)
- Emde S, Rueckert S, Kochmann J et al (2014b) Nematode eel parasite found inside acanthocephalan cysts—a “Trojan horse” strategy? *Parasit Vectors* 7:504
- Esmaeli HR, Teimori A, Owfi F et al (2014) Alien and invasive freshwater fish species in Iran: diversity, environmental impacts and management. *Iran J Ichthyol* 1:61–72
- Evans BB, Lester RJ (2001) Parasites of ornamental fish imported into Australia. *Bull Eur Assoc Fish Pathol* 21:51–55
- Font WF, Tate DC (1994) Helminth parasites of native Hawaiian freshwater fishes: an example of extreme ecological isolation. *J Parasitol* 80:682–688. doi:[10.2307/3283246](https://doi.org/10.2307/3283246)
- Fox MG, Vila-Gispert A, Copp GH (2007) Life-history traits of introduced Iberian pumpkinseed *Lepomis gibbosus* relative to native populations. Can differences explain colonization success? *J Fish Biol* 71:56–69. doi:[10.1111/j.1095-8649.2007.01683.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01683.x)
- Froese R, Pauly D (2015) FishBase. In: World wide web electron. Publ. [Www.fishbase.org/](http://www.fishbase.org/). Accessed 13 Apr 2015
- Gollasch S, Nehring S (2006) National checklist for aquatic alien species in Germany. *Aquat Invasions* 1:245–269. doi:[10.3391/ai.2006.1.4.8](https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.4.8)
- Golvan YJ (1969) Systématique des Acanthocéphales (Acanthocephala, Rudolphi 1801). Muséum, Parais
- Heitlinger EG, Laetsch DR, Weclawski U et al (2009) Massive encapsulation of larval *Anguillicoloides crassus* in the intestinal wall of Japanese eels. *Parasit Vectors* 2:48. doi:[10.1186/1756-3305-2-48](https://doi.org/10.1186/1756-3305-2-48)
- Herlyn H, Ehlers U (2001) Organisation of the praesoma in *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala, Palaeacanthocephala) with special reference to the muscular system. *Zoomorphology* 121: 13–18
- Higgins RP, Thiel H (1988) Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press
- Hill J, Cichra C (2005) Eradication of a reproducing population of convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Cichlidae) in north-central Florida. *Fla Sci* 68:65–74
- Höfer S, Staas S (1998) Bericht zur fischereibiologischen Untersuchung des Gillbaches im Bereich Bergheim-Auenheim. Zoologisches Institut der Universität zu Köln, Abt. Allgemeine Ökologie und Limnologie, Köln
- Hoffmann GL, Schubert G (1984) Some parasite of exotic fishes. In: Courtenay WR Jr, Stauffer JR Jr (eds) Distribution, biology, and management of exotic fishes. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 233–261
- Holdich DM, Tolba MR (1981) The effect of temperature and water quality on the in vitro development and survival of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) eggs. *Hydrobiologia* 78:227–236
- Holtfreter MC, Moné H, Müller-Stöver I et al (2014) *Schistosoma haematobium* infections acquired in Corsica, France, August 2013. *Euro Surveill* 19:20821
- Hussner A, Lösch R (2005) Alien aquatic plants in a thermally abnormal river and their assembly to neophyte-dominated macrophyte stands (River Erft, Northrhine-Westphalia). *Limnol Ecol Manag Inland Waters* 35:18–30. doi:[10.1016/j.limno.2005.01.001](https://doi.org/10.1016/j.limno.2005.01.001)
- Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411–429. doi:[10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x)
- Ishikawa T, Tachihara K (2008) Age, growth and maturation of the redbelly tilapia *Tilapia zillii* introduced into the Haebaru reservoir on Okinawa-Jima Island. *Fish Sci* 74:527–532. doi:[10.1111/j.1444-2906.2008.01555.x](https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2008.01555.x)
- Ishikawa T, Tachihara K (2010) Life history of the nonnative convict cichlid *Amatitlania nigrofasciata* in the Haebaru reservoir on Okinawa-Jima Island, Japan. *Environ Biol Fish* 88:283–292. doi:[10.1007/s10641-010-9641-x](https://doi.org/10.1007/s10641-010-9641-x)
- Jeschke JM, Strayer DL (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:7198–7202
- Jourdan J, Miesen FW, Zimmer C et al (2014) On the natural history of an introduced population of guppies (*Poecilia reticulata* Peters, 1859) in Germany. *BioInvasions Rec* 3:175–184
- Karvonen A, Kristjánsson BK, Skúlason S et al (2013) Water temperature, not fish morph, determines parasite infections of sympatric Icelandic threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecol Evol* 3:1507–1517. doi:[10.1002/ece3.568](https://doi.org/10.1002/ece3.568)
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR et al (2009) Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology* 90:2047–2056
- Kempkes M (2010) Die Guppys: Gesamtausgabe, Band 1 und 2. Wolf, VerlagsKG
- Kirk RS (2003) The impact of *Anguillicolae crassus* on European eels. *Fish Manag Ecol* 10:385–394. doi:[10.1111/j.1365-2400.2003.00355.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2003.00355.x)
- Klotz W, Miesen FW, Hüllen S et al (2013) Two Asian fresh water shrimp species found in a thermally polluted stream system in North Rhine-Westphalia, Germany. *Aquat Invasions* 8:333–339
- Knopf K, Lucius R (2008) Vaccination of eels (*Anguilla japonica* and *Anguilla anguilla*) against *Anguillicolae crassus* with irradiated L3. *Parasitology* 135:633–640. doi:[10.1017/S0031182008004162](https://doi.org/10.1017/S0031182008004162)
- Korhonen AI, Lagerspetz KYH (1996) Heat shock response and thermal acclimation in *Asellus aquaticus*. *J Therm Biol* 21:49–56. doi:[10.1016/0306-4565\(95\)00020-8](https://doi.org/10.1016/0306-4565(95)00020-8)
- Körting W (1975) Larval development of Bothriocephalus sp. (Cestoda: Pseudophyllidea) from carp (*Cyprinus carpio* L.) in Germany. *J Fish Biol* 7:727–733
- Kupryanova RA (1954) On the biology of fish nematodes *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) and *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814) (Nematoda: Spirurida). *Dokl AN SSSR* 97:373–376
- Kvach Y, Korniyukh Y, Mierzejewska K, Rubtsova N, Yurakhno V, Grabowska J, Ovcharenko M (2014) Parasitization of invasive gobiiids in the eastern part of the Central trans-European corridor

- of invasion of Ponto-Caspian hydrobionts. Parasitol Res 113:1605–1624. doi:[10.1007/s00436-009-1384-2](https://doi.org/10.1007/s00436-009-1384-2)
- Lavery RJ, Keenleyside MHA (1990) Filial cannibalism in the biparental fish *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces: Cichlidae) in response to early brood reductions. Ethology 86:326–338. doi:[10.1111/j.1439-0310.1990.tb00440.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1990.tb00440.x)
- Lefebvre F, Fazio G, Crivelli AJ (2012) *Anguillicoloides crassus*. In: Woo PTK, Buchmann K (eds) Fish parasites: pathobiology and protection. CABI, Wallingford, pp 310–326
- Lever C (1996) Naturalized fishes of the world. Academic, California
- Levsen A, Berland B (2002) The development and morphogenesis of *Camallanus cotti* Fujita, 1927 (Nematoda: Camallanidae), with notes on its phylogeny and definitive host range. Syst Parasitol 53: 29–37. doi:[10.1023/A:1019955917509](https://doi.org/10.1023/A:1019955917509)
- Macnab V, Barber I (2012) Some (worms) like it hot: fish parasites grow faster in warmer water, and alter host thermal preferences. Glob Chang Biol 18:1540–1548. doi:[10.1111/j.1365-2486.2011.02595.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02595.x)
- McMinn H (1990) Effects of the nematode parasite *Camallanus cotti* on sexual and non-sexual behaviors in the guppy (*Poecilia reticulata*). Am Zool 30:245–249. doi:[10.1093/icb/30.2.245](https://doi.org/10.1093/icb/30.2.245)
- Menezes RC, Tortelly R, Tortelly-Neto R et al (2006) *Camallanus cotti* Fujita, 1927 (Nematoda, Camallanoidea) in ornamental aquarium fishes: pathology and morphology. Mem Inst Oswaldo Cruz 101: 683–687
- Moravec F (1998) Nematodes of freshwater fishes of the neotropical region. Academia Praha
- Moravec F (2013) Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe. Academia
- Murray JB, Wingard GL, Phillips EC (2010) Distribution of the non-native gastropod *Melanoides tuberculatus* in Biscayne National Park, Florida. US Geol Surv Open File Rep 2010:18
- Neumann W (1985) Schwimmbblasenparasit *Anguillicola* bei Aalen. Fisch Teichwirt 11:322
- Noonan KC (1983) Female mate choice in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. Anim Behav 31:1005–1010. doi:[10.1016/S0003-3472\(83\)80005-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80005-0)
- Ondračková M, Dávidová M, Blažek R, Gelnar M, Jurajda P (2009) The interaction between an introduced fish host and local parasite fauna: *Neogobius kessleri* in the middle Danube River. Parasitol Res 105: 201–208. doi:[10.1007/s00436-009-1384-2](https://doi.org/10.1007/s00436-009-1384-2)
- Padilla DK, Williams SL (2004) Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. Front Ecol Environ 2:131–138
- Palstra AP, Heppener DFM, van Ginneken VJT et al (2007) Swimming performance of silver eels is severely impaired by the swim-bladder parasite *Anguillicola crassus*. J Exp Mar Biol Ecol 352:244–256. doi:[10.1016/j.jembe.2007.08.003](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.003)
- Paolucci EM, MacIsaac HJ, Ricciardi A (2013) Origin matters: alien consumers inflict greater damage on prey populations than do native consumers. Divers Distrib 19:988–995. doi:[10.1111/ddi.12073](https://doi.org/10.1111/ddi.12073)
- Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM (2011) Introduced brown trout alter native acanthocephalan infections in native fish: trout alter native host-parasite dynamics. J Anim Ecol 80:990–998. doi:[10.1111/j.1365-2656.2011.01834.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01834.x)
- Paull SH, LaFonte BE, Johnson PTJ (2012) Temperature-driven shifts in a host-parasite interaction drive nonlinear changes in disease risk. Glob Chang Biol 18:3558–3567. doi:[10.1111/gcb.12018](https://doi.org/10.1111/gcb.12018)
- Piazzini S, Lori E, Favilli L et al (2010) A tropical fish community in thermal waters of southern Tuscany. Biol Invasions 12:2959–2965. doi:[10.1007/s10530-010-9695-x](https://doi.org/10.1007/s10530-010-9695-x)
- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK (1971) Food habits study. Fish Bull 152:5–10
- Pool DW, Chubb JC (1985) A critical scanning electron microscope study of the scolex of *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934, with a review of the taxonomic history of the genus *Bothriocephalus* parasitizing cyprinid fishes. Syst Parasitol 7:199–211
- Prenter J, MacNeil C, Dick JT, Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. Trends Ecol Evol 19:385–390. doi:[10.1016/j.tree.2004.05.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.002)
- Rabitsch W, Milasowszky N, Nehring S et al (2013) The times are changing: temporal shifts in patterns of fish invasions in central European fresh waters. J Fish Biol 82:17–33. doi:[10.1111/j.1095-8649.2012.03457.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03457.x)
- Roll U, Dayan T, Simberloff D, Goren M (2007) Characteristics of the introduced fish fauna of Israel. Biol Invasions 9:813–824. doi:[10.1007/s10530-006-9083-8](https://doi.org/10.1007/s10530-006-9083-8)
- Salgado-Maldonado G (2008) Helminth parasites of freshwater fish from Central America. Zootaxa 1915:29–53
- Salgado-Maldonado G (2013) Redescription of *Neoechinorhynchus (Neoechinorhynchus) golvani* Salgado-Maldonado, 1978 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) and description of a new species from freshwater cichlids (Teleostei: Cichlidae) in Mexico. Parasitol Res 112:1891–1901. doi:[10.1007/s00436-013-3374-7](https://doi.org/10.1007/s00436-013-3374-7)
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López RF (2003) The Asian fish tape-worm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. Biol Invasions 5:261–268
- Salgado-Maldonado G, Rubio-Godoy M (2014) Helmintos parásitos de peces de agua dulce introducidos. In: Mendoza R, Koleff P (coords.) Especies acuáticas invasoras en México. Com Nac Para El Conoc Uso Biodivers México, pp 269–285
- Sandlund OT, Daverdin RH, Choudhury A et al (2010) A survey of freshwater fishes and their macroparasites in the Guanacaste Conservation Area (ACG), Costa Rica
- Storey AW, Edward DHD, Gazey P (1991) Surber and kick sampling: a comparison for the assessment of macroinvertebrate community structure in streams of south-western Australia. Hydrobiologia 211:111–121
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. Ecol Lett 15:1199–1210. doi:[10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01817.x)
- Strayer DL, Dudgeon D (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. J N Am Benthol Soc 29: 344–358. doi:[10.1899/08-171.1](https://doi.org/10.1899/08-171.1)
- Studer A, Thielges D, Poulin R (2010) Parasites and global warming: net effects of temperature on an intertidal host–parasite system. Mar Ecol Prog Ser 415:11–22. doi:[10.3354/meps08742](https://doi.org/10.3354/meps08742)
- Stumpf M (1975) Untersuchungen zur Morphologie und Biologie von *Camallanus cotti* (Fujita, 1927). Parasitol Res 46:277–290. doi:[10.1007/BF00418521](https://doi.org/10.1007/BF00418521)
- Sures B, Knopf K (2004) Parasites as a threat to freshwater eels? Science 304:209–211. doi:[10.1126/science.304.5668.209](https://doi.org/10.1126/science.304.5668.209)
- Tachihara K, Tokunaga K, Chimura Y (2002) Alien fishes in Okinawa Island. In: Ecological Society of Japan (ed) Handbook of alien species in Japan. Chijin-Shokan Tokyo Jpn, pp 248–249
- Taraschewski H (1988) Host-parasite interface of fish acanthocephalans. I: *Acanthocephalus anguillae* (Palaeacanthocephala) in naturally infected fishes: LM and TEM investigations. Dis Aquat Organ 4:109–119
- Trujillo-Jiménez P (1998) Trophic spectrum of the cichlids *Cichlasoma (Parapetenia) istlanum* and *Cichlasoma (Arconcentrus) nigrofasciatum* in the Amacuzac River, Morelos, Mexico. J Freshw Ecol 13:465–473. doi:[10.1080/02705060.1998.9663643](https://doi.org/10.1080/02705060.1998.9663643)
- van Ginneken V, Ballieux B, Willemze R et al (2005) Hematology patterns of migrating European eels and the role of EVEX virus. Comp Biochem Physiol Part C Toxicol Pharmacol 140:97–102. doi:[10.1016/j.cca.2005.01.011](https://doi.org/10.1016/j.cca.2005.01.011)
- Vincent AG, Font WF (2003) Seasonal and yearly population dynamics of two exotic helminths, *Camallanus cotti* (Nematoda) and *Bothriocephalus acheilognathi* (Cestoda), parasitizing exotic fishes

- in Waianae Stream, O'ahu, Hawaii. J Parasitol 89:756–760. doi:[10.1645/GE-90R](https://doi.org/10.1645/GE-90R)
- Wielgoss S, Taraschewski H, Meyer A, Wirth T (2008) Population structure of the parasitic nematode *Anguillicola crassus*, an invader of declining North Atlantic eel stocks. Mol Ecol 17:3478–3495. doi: [10.1111/j.1365-294X.2008.03855.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03855.x)
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. Ecology 77:1661–1666. doi: [10.2307/2265769](https://doi.org/10.2307/2265769)
- Wu S, Wang G, Gao D et al (2007) Occurrence of *Camallanus cotti* in greatly diverse fish species from Danjiangkou Reservoir in central China. Parasitol Res 101:467–471. doi: [10.1007/s00436-007-0472-4](https://doi.org/10.1007/s00436-007-0472-4)
- Würtz J, Taraschewski H, Pelster B (1996) Changes in gas composition in the swimbladder of the European eel (*Anguilla anguilla*) infected with *Anguillicola crassus* (Nematoda). Parasitology 112:233–238. doi: [10.1017/S003118200008481X](https://doi.org/10.1017/S003118200008481X)