

综 述

外来寄生虫入侵及其对土著宿主的影响

孔萌萌¹, 李文祥²

(1. 湖北工业大学轻工学部生物工程学院, 武汉 430068; 2. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要:生物入侵严重威胁着土著物种和生物多样性,外来物种带来的寄生虫入侵问题也应该引起相应的重视。结合外来寄生虫的入侵案例,阐述了寄生虫的引入、种群建立和宿主转移等入侵过程。通常寄生虫入侵后,致病力会变得更大,有些会直接引起土著宿主的死亡,有些间接引起宿主死亡,有的则引起繁殖力下降,从而降低土著宿主的群落多样性,讨论了寄生虫入侵的管理和控制。

关键词:入侵物种;外来寄生虫;土著宿主;共同引进;宿主转移

中图分类号:S941.5 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2016)04-0010-06

随着经济发展、全球贸易和运输以及频繁的引种,生物入侵已成为全球性问题(Jones et al, 2008)。中国也深受其害,水葫芦(*Eichhornia crassipes*)、加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)和克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)等常见物种在引进到我国后,迅速繁殖和扩散,给土著物种和生态环境带来严重危害,迄今为止,我国的外来入侵种至少有529种,其中95%以上的都是人为引入或带入(鞠瑞亭等,2012)。虽然并不是所有的外来物种(alien or exotic species)或引进物种(introduced species)都能成功入侵,只有当外来物种在其自然分布范围之外建立种群、扩散并对环境、经济和人类健康产生有害的影响,才能称得上是真正入侵,这类外来物种称为入侵物种(invasive species)(Kolar & Lodge, 2001),这种现象称为生物入侵(biological invasions)(Lodge, 1993)。在生物入侵的过程中,外来物种首先必须突破地理障碍,被引入到新的区域,接着是存活、繁殖并建立种群,最后扩散成为入侵种(Blackburn et al, 2011)。入侵物种对环境的危害通常通过种间竞争或捕食直接影响土著物种(native species),有时候通过改变生境或疾病动态来间接影响,这也是引起生物多样性下降和生态系统功能变化的主要原因之一(Simberloff, 2011)。

寄生(parasitism)是自然界十分普遍的现象,通

常寄生物(包括病毒、细菌、真菌和寄生虫)与入侵物种的关系非常密切,寄生虫的生存一般离不开宿主,因此野生动植物的寄生虫疾病总是伴随着外来物种的引进而入侵,在公布的100种世界最可怕外来种名单中,有14种与疾病有关,其中包括7种引起传播性疾病的寄生虫,6种作为寄生虫病原的保虫宿主(reservoir host),1种作为寄生虫疾病的媒介(vector)(Hatcher et al, 2012)。贸易运输和有目的的物种引进是外来物种入侵的主要途径,因为大部分寄生虫是随宿主被动引进的,被称为共同引入寄生虫(co-introduced parasites)。根据入侵物种的定义,外来寄生虫也必须经过引入、种群建立和扩散,而且必须转移到土著宿主,才能称为共同入侵寄生虫(co-invading parasites)或共同入侵者(co-invader)(Lymbery et al, 2014)。

入侵寄生虫不仅能引发地方性疫病(endemic diseases),引起土著宿主物种多样性和丰度下降,还会影响河流、草地等生态系统的结构和功能(Dunn & Hatcher, 2015)。如来自亚洲的粗厚鳃居线虫(*Anguillicola crassus*)入侵欧洲后,给欧洲鳃鳊产业带来毁灭性的灾难(Sures & Knopf, 2004)。

1 外来寄生虫的入侵过程

1.1 寄生虫的引入(co-introduction)

有些情况下,寄生虫的引入并不需要宿主,比如感染亚洲虾类的等足类 *Orthonia griffenis* 在入侵北美虾类的过程中,就是通过船舶中大量的压舱水携带自由游泳期的等足类而引进的(Chapman et al, 2012);同样,源自亚洲的日本鳃鳊(*Anguilla japonica*)的粗厚鳃居线虫传播到欧洲鳃鳊(*A. anguilla*)

收稿日期:2015-10-22

基金项目:现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-46-08);国家自然科学基金(31172409;31572658)。

作者简介:孔萌萌,1980年生,女,博士,讲师,主要从事肿瘤发生与治疗的分子机制研究。E-mail:1538235016@qq.com

通信作者:李文祥。E-mail:liwx@ihb.ac.cn

和美洲鳗鲡(*A. rostrata*),也是通过压舱水中携带的鳗居线虫虫卵和幼虫引入的(Kirk, 2003)。当然,外来寄生虫也可以通过土著宿主的重新回归而引入,如果从欧洲和北美把“四大家鱼”当作原种重新引进我国的话,也可能引入一些外来寄生虫。

大多数外来寄生虫是随着宿主被引进的。通过调查和分析 98 例外来宿主和寄生虫,发现 49% 的蠕虫、17% 的节肢动物寄生虫和 14% 原生动物寄生虫都是通过宿主而引进的(Lymbery et al, 2014);而寄生虫在引进宿主中的感染率(prevalence)和感染数量会严重影响在新环境中的传播和扩散。研究显示,成功入侵新西兰的鸟类疟原虫 *Plasmodium* spp. 比引入但没有入侵的相关疟原虫有更高的感染率,该结果也说明了奠基种群(founding population)的重要性,即更高的感染率意味着在奠基宿主种群中有更大的感染概率和传播效率,也因此在新环境中更容易生存(Ewen et al, 2012);但外来物种入侵后,由于外来寄生虫在新环境中较难完成生活史,通常其感染数量比土著宿主中的少(Mitchell & Power, 2003; Lymbery et al, 2010; Roche et al, 2010)。

1.2 种群建立(establishment)

寄生虫根据有无中间宿主分为 2 类,即直接生活史的寄生虫(不需要中间宿主)和复杂或间接生活史的寄生虫(需要中间宿主才能完成生活史)。直接生活的寄生虫在新环境中更容易建立种群(Dobson & May, 1986; Torchin & Mitchell, 2004),这是因为有直接生活史的寄生虫的存活、繁殖和感染主要与环境条件有关,而复杂生活史的寄生虫,除了受环境因素影响外,还需要有可感染的中间宿主(intermediate hosts)和保虫宿主(reservoir hosts)以及转续宿主(paratenic hosts),而这些宿主种群的存活也会受到环境因素的影响。在 98 份案例中,64% 的是有直接生活史的寄生虫,36% 的是有间接生活史的寄生虫,如果排除一些特殊的案例,如宿主特异性强的单殖吸虫,那么两者的比例就比较接近了(Lymbery et al, 2014)。

尽管有间接生活史寄生虫的种群建立受到较多因素的影响,但随宿主成功引入的寄生虫种类还是较多,有原生动物、粘孢子虫、复殖吸虫、绦虫、线虫、棘头虫(Lymbery et al, 2014)以及甲壳动物(EI-Rashidy & Boxshall, 2009)。这类寄生虫种类繁多,而且一般寄生在宿主体内,受到外界环境因素的影响更小。

1.3 宿主转移(host switching)

引入的寄生虫在外来宿主中建立种群后,必须要进行宿主转移,也就是感染土著宿主,才能算成功入侵。这一过程受到较多因素的影响,如寄生虫生活史、宿主特异性以及引入前后 2 种环境中的宿主组成和理化条件的相似性(Kennedy, 1993);但是,76.2% 有直接生活史的寄生虫和 80.0% 有间接生活史的寄生虫均能够成功地转移到土著宿主上,似乎说明生活史对宿主转移没有明显的影响(Kennedy, 1993)。

通常认为,有直接生活史的寄生虫更容易发生宿主转移而入侵,因为缺少中间宿主的寄生虫会受到的干扰较少。地中海鲱科鱼类感染的 2 种寄生桡足类 *Mitrapus oblongus* 和 *Clavellisa ilishae* 就是来自印度洋-太平洋地区的鲱科鱼类,它们通过苏伊士运河迁移过来,并完成宿主转移(EI-Rashidy & Boxshall, 2009)。亚洲的寄生等足类 *Orthione griffenis* 通过压舱水引入北美后,大量感染当地的泥虾(*Upogebia* spp),并威胁着河口生态系统(Chapman et al, 2012);而几乎没有宿主特异性的鲤锚头蚤(*Lernaea cyprinacea*)随着鲤和“四大家鱼”被引种到北美(Kuperman et al, 2002)、欧洲(Gutierrez-Galindo & Lacasa-Millan, 2005)、澳洲(Hassan, 2008)和非洲(Robinson & Avenant-Oldewage, 1996),感染当地各种鱼类,已成为世界性的入侵寄生虫。

然而,有复杂生活史的寄生虫发生宿主转移而成功入侵的案例也较多。以桡足类为中间宿主的线虫(*Spirocamallanus istiblenni*)随宿主引入到夏威夷后,成功感染当地鱼类(Gaither et al, 2013);土著小型鱼类作为粗厚鳗居线虫的转续宿主,将幼虫传播给本地的欧洲鳗鲡(Kirk, 2003)和美洲鳗鲡(Li et al, 2015);以桡足类为中间宿主的鳃头槽线虫(*Bothriocephalus acheilognathi*)幼虫随着草鱼和鲤引种,传播到世界各地的土著鱼类(Choudhury et al, 2006; Salgado-Maldonado et al, 2015),这是迄今为止寄生虫入侵最成功和最广泛的例子。

也有一些随宿主引进的寄生虫建立了种群,由于有较强的宿主特异性,在新环境中没有亲缘关系相近的宿主,因而无法完成宿主转移,不能成功入侵。这种现象在单殖吸虫中较常见,如入侵多瑙河流域的南瓜籽鱼(*Lepomis gibbosus*)鳃部寄生的 3 种单殖吸虫(Ondrackova et al, 2011)。在我国也有较多引进鱼类感染单殖吸虫的报道,作为养殖鱼类引

进的斑点叉尾鲷 (*Ictalurus punctatus*) 鳃部寄生的锚首虫科单殖吸虫普氏趋鲷虫 (*Ligietaluridus price*) (王文彬等, 2013), 淡水白鲳 (*Piaractus brachipomum*) 的锚首虫科单殖吸虫航海柄囊虫 (*Mymarothecium viatorum*) (李海燕等, 2012), 引进并入侵的尼罗罗非鱼 (*Tilapia niloticus*) 的 4 种锚首虫科单殖吸虫 (李海燕等, 2009); 还有作为观赏鱼引进我国的神仙鱼 (*Pterophyllum scalare*) 的锚首虫科单殖吸虫强壮伞片虫 (*Sciadicleithrum iphthimum*) (李海燕和谢佳妮, 2011), 地图鱼 (*Astronotus ocellatus*) 的 3 种锚首虫科单殖吸虫 (李海燕, 2015); 用于控制蚊子和疟疾而引进并入侵的食蚊鱼 (*Gambusia affinis*) 的锚首虫科单殖吸虫百慕大伴盐虫 (*Salsuginus bermudae*) (熊向英和丁雪娟, 2011)。虽然这些随着宿主引入的寄生虫在外来宿主中建立了种群, 由于不能完成宿主转移, 很难对土著宿主种群产生影响。

2 寄生虫入侵对土著宿主的影响

2.1 入侵寄生虫的致病力

寄生虫入侵后是否对土著宿主造成影响, 主要看寄生虫的致病力 (virulence or pathogenicity)。通常认为引进寄生虫在转移到土著宿主后, 其致病力会变得更大, 这是由于入侵寄生虫与土著宿主之间还没有经历过协同进化 (coevolution) (Fassbinder-Orth et al, 2013)。寄生虫与宿主的协同进化是寄生虫的致病力和宿主抵抗力之间的一种抗争, 寄生虫通过降低致病力以及宿主增加抵抗力, 使两者能够共存, 从而达到互相适应和共同进化 (Sangster, 2002; Best et al, 2008)。朴素宿主理论 (the naive host theory) 认为, 寄生虫与宿主经过长期的进化历史能相互适应, 当外来寄生虫引入到新区域后会遇到新的宿主, 而新宿主缺乏与该种寄生虫的协同进化, 也就缺乏相应的抵抗力, 因此更容易被外来寄生虫感染, 遭受的危害也更大 (Fassbinder-Orth et al, 2013); 但该理论也受到 2 个方面的质疑, 首先, 不能假设寄生虫与宿主之间存在协同进化关系, 特别是那些分布广泛的宿主, 它们可能感染寄生虫的历史并不长 (Taraschewski, 2006); 其次, 不能期望新宿主对寄生虫感染产生强烈的免疫反应, 因为寄生虫通常比其宿主有更大的种群和更短的世代, 在土著宿主 (新宿主) 中就会有更高的适合度 (Dunn, 2009)。

在 76 个寄生虫入侵例子中, 获得了 16 个案例的毒力信息, 其中的 14 个在土著宿主中的毒力比在

引进宿主中的更高, 另外的 2 例没有差异 (Lymbery et al, 2014)。这些寄生虫入侵的例子均说明入侵寄生虫对土著宿主有更大的致病力, 但并不是寄生虫和宿主协同进化的原因, 而更可能是寄生虫在其原有宿主或自然宿主 (natural hosts) 中有更低的致病性 (Lymbery et al, 2014)。一种新的、高致病性寄生虫的引入和传播可能对土著宿主种群产生灾难性的后果, 对致病性较低或者没有的寄生虫来说, 外来宿主则可充当病原储存者 (McCallum & Dobson, 1995)。

2.2 寄生虫入侵对土著宿主的影响

在世界重要的入侵物种中, 传播性疾病是主要的, 大约占 25% (Hatcher et al, 2012), 大多数情况下, 这些疾病都是由入侵的寄生虫引起。在 20 世纪初, 引起鸟类疟疾的疟原虫 (*Plasmodium relict*) 是由外来的鸟类引入夏威夷, 本地的鸟类对疟原虫非常敏感, 死亡率在 65% ~ 90%, 几乎引起当地 50% 的鸟类死亡 (Woodworth et al, 2005); 而北美的灰松鼠 (*Sciurus carolinensis*) 将松鼠痘病毒 (*Squirrel parapoxvirus*) 带入英国后, 引起土著红松鼠 (*Sciurus vulgaris*) 较高的死亡率, 使得红松鼠数量大幅减少, 但这种对红松鼠致命的病毒对于灰松鼠的影响并不大 (Rushton et al, 2006)。感染螯虾 (*Pacifastacus leniusculus*) 的真菌 (*Aphanomyces astaci*) 从北美传播到北欧后, 给当地的龙虾养殖造成毁灭性打击, 这种螯虾瘟疫后来传遍了世界, 北美的螯虾感染该真菌后并没有病症, 但随着宿主传播到欧洲、亚洲和澳洲的螯虾后, 变为有较强的致病性 (Holdich & Reeve, 1991; Söderhäll & Cerenius, 1999; Evans & Edger-ton, 2002)。

除了以上这些微小寄生虫 (microparasite) 入侵引起的灾难性事件外, 一些大型寄生虫 (macroparasite) 的入侵也能引起灾难。亚洲的粗厚鳃居线虫入侵欧洲和北美后, 具有较强的致病性, 导致欧洲鳃鳃和美洲鳃鳃大量受到感染, 严重影响野生鳃鳃资源, 几乎濒临灭绝 (Kirk, 2003; Sures & Knopf, 2004; Denny et al, 2013); 从中国引进的草鱼和鲤将鲌头槽绦虫 (*Bothriocephalus acheilognathi*) 传播给世界各地的土著鱼类, 严重威胁当地土著鱼类种群的生态安全 (Riggs et al, 1987; Choudhury et al, 2006; Salgado-Maldonado et al, 2015), 这是迄今为止大型鱼类寄生虫入侵最广泛、影响最严重的例子。

入侵寄生虫对宿主的影响有些是直接引起宿主死亡, 主要是那些微小寄生虫; 而那些大型寄生虫则

主要通过密度制约调节,引起宿主死亡和繁殖力下降 (Anderson, 1978)。入侵寄生虫不仅对宿主个体和种群造成影响,还会影响土著的宿主群落和生物多样性,进而影响生态系统 (Vignon & Sasal, 2010; Dunn & Hatcher, 2015)。

2.3 土著寄生虫对外来宿主的影响

除了外来入侵寄生虫对土著宿主产生影响,土著寄生虫也可能感染引进宿主或外来宿主,由于引进时间较短,感染率较低,因此产生的影响也是有限的。在新西兰,外来的褐鳟 (*Salmo trutta*) 和虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 均感染 2 种土著复殖吸虫 *Tellogaster opisthorchis* 和 *Stegodexamene anguillae*, 但实验感染结果均显示,2 种吸虫在外来鳟鱼中存活率较低,较难建立种群 (Paterson et al, 2013); 北美浣熊 (*Procyon lotor*) 引入波兰后,粪便中寄生蠕虫群落多样性较低,同较早入侵地和原始分布范围相比,7 种蠕虫的感染率明显降低 (Popiolek et al, 2011)。不仅外来宿主较难感染本地寄生虫,而且随外来宿主带来一些寄生虫在新环境中较难完成生活史或者不适应,很难建立种群。因此,外来宿主的寄生虫多样性会明显降低 (Kennedy & Pojmanska, 1996; Nie et al, 1999; de León et al, 2000)。

3 寄生虫入侵的管理与控制

3.1 寄生虫入侵的控制措施

入侵物种被认为是生物多样性丧失的主要威胁之一,而在恢复土著物种和生态系统的措施中,很少有考虑寄生虫入侵的问题。根据寄生虫入侵的过程,可以从以下 3 个环节加以控制 (Dun, 2015)。

首先是预防和监测 (prevention and surveillance), 通过采取生物安全 (biosecurity) 和早期预警措施,防止寄生虫随着宿主运输而引入。生物安全措施包括运输管理和引进物种管理,防止引进物种的逃逸,监测引进物种的种类和引进途径; 早期预警包括水平扫描、监测和风险评估; 其次是遏制 (containment), 通过监测和监视,并采取行动,限制和根除寄生虫种群的建立和扩散,如根除保虫宿主种群、接种疫苗提高易感宿主的免疫力、控制媒介生物以及生境的管理; 最后是缓解措施 (Mitigation), 通过廊道 (corridor) 的监测和管理、土著宿主种群的免疫和选择性剔除、媒介生物控制等等。

3.2 关键控制环节的选择

不同寄生虫种类的传播方式不同,关键控制环节也应不同。在微小寄生虫种群动态的模型中,传

播率 (transmission rate) 与致病力成反比 (Anderson & May, 1992)。如果入侵寄生虫在本地宿主中的致病性更强,那么其传播率可能有限,而外来宿主则充当病原储存者,会有较高的传播率,放大寄生虫对本地宿主的影响,夏威夷的鸟类疟疾、英国的松鼠痘病毒和欧洲的鳌虾瘟疫都说明了外来宿主增加了病原在土著宿主的传播。因此,对这类寄生虫的应对措施,关键是控制外来宿主。

很多大型寄生虫的传播率不仅取决于已感染宿主,还与本地易感宿主的数量或密度有关 (McCallum et al, 2001), 即外来宿主可能不总是充当放大作用的病原储存者,因此这种情况下,控制外来宿主可能效果并不好,还需要对本地的易感宿主的种群大小和密度进行控制,或者进行免疫,或者控制中间宿主和媒介生物数量。

寄生虫一旦入侵,不管是何种情况均很难控制。人为引种是造成寄生虫入侵的主要途径。因此,在进行鱼类引种时,要加强检疫,尽可能避免寄生虫的引进和入侵。

参考文献

- 陈素芝, 1994. 我国引进鱼类的种类及其生产效益的调查研究 [J]. 现代渔业信息, 9(3): 5-9.
- 鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 等, 2012. 近十年中国生物入侵研究进展 [J]. 生物多样性, 20(5): 581-611.
- 李海燕, 2015. 中国外来鱼类寄生古氏虫属 (单殖吸虫, 锚首虫科) 3 个种的描述 [J]. 华南师范大学学报 (自然科学版), 47(3): 107-111.
- 李海燕, 陈文婷, 满国波, 等, 2009. 珠江水系外来鱼类单殖吸虫研究 I: 尼罗罗非鱼鳃上 4 种单殖吸虫 (包括 3 新纪录种) 的描述 [J]. 广州大学学报 (自然科学版), 8(3): 54-57.
- 李海燕, 谢佳妮, 2011. 中国外来鱼类寄生强壮伞片虫 (单殖吸虫, 锚首虫科) 的描述 [J]. 华南师范大学学报 (自然科学版), 43(3): 97-99.
- 李海燕, 姚卫建, 许航喻, 2012. 中国外来鱼类单殖吸虫研究: 淡水白鲢鳃上锚首虫科一新纪录属种的描述 [J]. 广东农业科学, (24): 192-194.
- 王文彬, 唐琳, 刘良国, 2013. 斑点叉尾鮰寄生单殖吸虫中国一新纪录属 (锚首虫科) [J]. 华南师范大学学报 (自然科学版), 45(2): 87-89.
- 熊向英, 丁雪娟, 2011. 外来鱼类单殖吸虫研究 I: 食蚊鱼寄生百慕大伴盐虫 *Salsuginus bermudae* 首次在我国检出 [J]. 华南师范大学学报 (自然科学版), 43(3): 100-102.
- Anderson R M, 1978. The regulation of host population growth

- by parasitic species[J]. *Parasitology*, 76(2): 119–157.
- Anderson R M, May R M, 1992. *Infectious diseases of humans: Dynamics and control*[J]. Oxford University Press, Oxford.
- Best A, White A, Boots M, 2008. Maintenance of host variation in tolerance to pathogens and parasites[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(52): 20786–20791.
- Blackburn T M, Pysek P, Bacher S, et al, 2011. A proposed unified framework for biological invasions[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7): 333–339.
- Chapman J W, Dumbauld B R, Itani G, et al, 2012. An introduced Asian parasite threatens northeastern Pacific estuarine ecosystems[J]. *Biological Invasions*, 14(6): 1221–1236.
- Choudhury A, Charipar E, Nelson P, et al, 2006. Update on the distribution of the invasive Asian fish tapeworm, *Bothriocephalus acheilognathi*, in the US and Canada[J]. *Comparative Parasitology*, 73(2): 269–273.
- de León G P P, García-Prieto L, León-Régagnon V, et al, 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Patzcuaro, Michoacan, Mexico[J]. *Journal of Fish Biology*, 57(2): 303–325.
- Denny S, Denny A, Paul T, 2013. Distribution, prevalence and intensity of *Anguillicoloides crassus* in the American eel, *Anguilla rostrata*, in the Bras d'Or Lakes, Nova Scotia[J]. *BioInvasions Records*, 2(1): 19–26.
- Dobson A P, May R M, 1986. Patterns of invasions by pathogens and parasites. In: Mooney H A, Drake J A. (Eds.), *Ecology and Biological Invasions of North America and Hawaii*[M]. Springer-Verlag, Berlin: 58–76.
- Dunn A M, 2009. Parasites and biological invasions[J]. *Advances in Parasitology*, 68: 161–184.
- Dunn A M, Hatcher M J, 2015. Parasites and biological invasions: parallels, interactions, and control[J]. *Trends in Parasitology*, 31(5): 189–199.
- El-Rashidy H H, Boxshall G A, 2009. Parasites gained: Alien parasites switching to native hosts[J]. *Journal of Parasitology*, 95(6): 1326–1329.
- Ewen J G, Bensch S, Blackburn T M, et al, 2012. Establishment of exotic parasites: the origins and characteristics of an avian malaria community in an isolated island avifauna[J]. *Ecology Letters*, 15(10): 1112–1119.
- Fassbinder-Orth C A, Barak V A, Brown C R, 2013. Immune responses of a native and an invasive bird to Buggy Creek Virus (Togaviridae: Alphavirus) and its arthropod vector, the swallow bug (*Oeciacus vicarius*) [J]. *Plos One*, 8(2): e58045.
- Gaither M R, Aeby G, Vignon M, et al, 2013. An invasive fish and the time-lagged spread of its parasite across the Hawaiian archipelago[J]. *Plos One*, 8(2): e56940.
- Gutierrez-Galindo J F, Lacasa-Millan M I, 2005. Population dynamics of *Lernaea cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) on four cyprinid species[J]. *Diseases Aquatic Organisms*, 67(1–2): 111–114.
- Hassan M, 2008. Parasites of native and exotic freshwater fishes in the south-west of western Australia[J]. Thesis of the doctor degree of Philosophy of Murdoch University.
- Hatcher M J, Dick J T A, Dunn A M, 2012. Disease emergence and invasions [J]. *Functional Ecology*, 26(6): 1275–1287.
- Jones K E, Patel N G, Levy M A, et al, 2008. Global trends in emerging infectious diseases[J]. *Nature*, 451: 990–993.
- Kennedy C R, Pojmanska T, 1996. Richness and diversity of helminth parasite communities in the common carp and in three more recently introduced carp species[J]. *Journal of Fish Biology*, 48(1): 89–100.
- Kennedy C R, 1993. Introductions, spread and colonization of new localities by fish helminth and crustacean parasites in the British-Isles: a perspective and appraisal[J]. *Journal of Fish Biology*, 43(2): 287–301.
- Kirk R S, 2003. The impact of *Anguillicola crassus* on European eels[J]. *Fisheries Management and Ecology*, 10(6): 385–394.
- Kolar C S, Lodge D M, 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4): 199–204.
- Kuperman B I, Matey V E, Warburton M L, et al, 2002. Introduced parasites of freshwater fish in Southern California, USA[A]. *Proceedings of the 10th International Congress of Parasitology-Icopa X: Symposia, Workshops and Contributed Papers*: 407–411.
- Lodge D M, 1993. Biological invasions: Lessons for ecology [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(4): 133–137.
- Lymbery A J, Hassan M, Morgan D L, et al, 2010. Parasites of native and exotic freshwater fishes in south-western Australia[J]. *Journal of Fish Biology*, 76(7): 1770–1785.
- Lymbery A J, Morine M, Kanani H G, et al, 2014. Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts[J]. *International Journal for Parasitology*, 3(2): 171–177.
- McCallum H, Barlow N, Hone J, 2001. How should pathogen transmission be modelled? [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(6): 295–300.
- Mitchell C E, Power A G, 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens[J]. *Nature*, 421: 625–627.

- Nie P, Yao W J, Gao Q, et al, 1999. Diversity of intestinal helminth communities of carp from six lakes in the flood plain of the Yangtze river, China[J]. *Journal of Fish Biology*, 54(1): 171–180.
- Ondrackova M, Davidova M, Prikrylova I, et al, 2011. Monogenean parasites of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae) in the Danube River Basin[J]. *Journal of Helminthology*, 85(4): 435–441.
- Paterson R A, Lal A, Dale M, et al, 2013. Relative competence of native and exotic fish hosts for two generalist native trematodes[J]. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 2: 136–143.
- Popiolek M, Szczesna-Staakiewicz J, Bartoszewicz M, et al, 2011. Helminth parasites of an introduced invasive carnivore species, the raccoon (*Procyon lotor* L), from the Warta Mouth National Park (Poland)[J]. *Journal of Parasitology*, 97(2): 357–360.
- Riggs M R, Lemly A D, Esch G W, 1987. The growth, biomass, and fecundity of *Bothriocephalus acheilognathi* in a North Carolina cooling reservoir[J]. *Journal of Parasitology*, 73(5): 893–900.
- Robinson J, Avenant-Oldewage A, 1996. Aspects of the morphology of the parasitic copepod *Lernaia cyprinacea* Linnaeus, 1758 and notes on its distribution in Africa[J]. *Crustaceana*, 69: 610–626.
- Roche D G, Leung B, Franco E F M, et al, 2010. Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes[J]. *International Journal for Parasitology*, 40(13): 1525–1530.
- Salgado-Maldonado G, Matamoros W A, Kreiser B R, et al, 2015. First record of the invasive Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi* in Honduras, Central America [J]. *Parasite*, 22:1–6
- Sangster N C, 2002. Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions[J]. *American Journal of Human Biology*, 14(5): 690–691.
- Simberloff D, 2011. How common are invasion-induced ecosystem impacts? [J]. *Biological Invasions*, 13(5): 1255–1268.
- Sures B, Knopf K, 2004. Parasites as a threat to freshwater eels? [J]. *Science*, 304: 209–211.
- Taraschewski H, 2006. Hosts and parasites as aliens[J]. *Journal of Helminthology*, 80(2): 99–128.
- Torchin M E, Mitchell C E, 2004. Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(4): 183–190.
- Vignon M, Sasal P, 2010. Fish introduction and parasites in marine ecosystems: a need for information[J]. *Environmental Biology of Fishes*, 87(1): 1–8.

(责任编辑 万月华)

Invasion of Alien Parasites and Its Impacts on Native Hosts

KONG Meng-meng¹, LI Wen-xiang²

(1. College of Bioengineering, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, P. R. China;

2. Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P. R. China)

Abstract: Biological invasion is a major threat to native species and biodiversity. Invasive parasites are introduced with the alien hosts and also considered as invasive species. In this paper, parasites invading processes including species introduction, population establishment and host switching were summarized by analyzing invasion cases of exotic parasites. Generally, the invasive parasites were more virulent in native hosts than in the co-introduced alien host. Some invasive parasites resulted in direct or indirect death of native hosts and some species decreased reproduction ability of native hosts populations, consequently decreasing community diversity of native hosts. We also discussed the control and management of parasite invasion according to the invasive process of parasites: firstly, to avoid translocation of parasites with the introduction of hosts by taking early warning measures, including transportation management and introduced species management; then, to prevent establishment of parasite population by eradicating reservoir hosts, controlling vectors, vaccinating susceptible hosts and implementing habitat management; finally, to take mitigation measures such as managing native host and vector population, cutting off corridors to limit further invasive spread.

Key words: invasive species; alien parasite; native hosts; co-introduction; host translocation