UNIVERSITÉ DE CORSE PASCAL PAOLI
ÉCOLE DOCTORALE 377 - ENVIRONNEMENT ET SOCIÉTÉ
UMR CNRS 6134 SPE

Thèse présentée pour l'obtention du grade de

DOCTEURE en Physiologie et Biologie des Organismes – Populations – Interactions
Mention : Biologie des populations et écologie

Soutenue publiquement par

Anaïs ESPOSITO

le 24 mai 2024

Etude des parasites de la faune piscicole introduite et autochtone de Corse

---

DIRECTION DE LA THESE

M Yann Quilichini, Dr-HDR, CNRS-Université de Corse
Mme Joséphine Foata, Dr-HDR, Université de Corse

RAPPORTEURS

M Cheikh Tidiane Bâ, Professeur, Université Cheikh Anta Diop de Dakar
M Jordi Miquel, Dr-HDR, Universitat de Barcelona

JURY

M Bernard Marchand, Professeur émérite, Université de Corse
M Cheikh Tidiane Bâ, Professeur, Université Cheikh Anta Diop de Dakar
M Jordi Miquel, Dr-HDR, Universitat de Barcelona
Mme Sihem Bahri-Ajmi, Professeure, Université de Tunis El Manar
Mme Joséphine Foata, Dr-HDR, Université de Corse
M Yann Quilichini, Dr-HDR, CNRS-Université de Corse

Au paysage brûlant sous le soleil d'été,

Au ciel bleu, au chant du ferry et au rire des gabians, aux cigales qui m'empêchent de m'entendre penser,

Au raisin et à l'huile d'olive de Jeannine et Riri,

A ceux qui peuplent les souvenirs et à ceux qui continuent d'arpenter le présent,

Et à la patience infinie de mon ami d'enfance.

Préface

La thèse présentée ici est l'aboutissement d'un travail mené au sein de l'Unité Mixte de Recherche 6134 (CNRS/Università di Corsica) Sciences Pour l'Environnement (UMR SPE). Les résultats présentés s'inscrivent dans les thématiques développées par l'UMR SPE, et plus précisément du projet structurant Gestion et valorisation des Eaux en Méditerrannée (GEM), dont les objectifs sont d'étudier l'état des ressources en eau, de la biodiversité et des écosystèmes aquatiques, leur dynamique et la durabilité des services écosystémiques, afin d'apporter un appui à la prise de décision par les gestionnaires publics. C'est dans le cadre de ce projet structurant que le travail présenté ici a pu faire l'objet d'un financement de contrat doctoral, par l'Università di Corsica Pasquale Paoli et la Collectivité de Corse.

Ce doctorat est également rattaché au projet GERHYCO (GEstion raisonnée des Ressources en eau et environnements aquatiques à l'interface montagne-littoral : maintien fonctionnel des services HYdro-écosystémiques insulaires en COrse), un projet bénéficiant de partenariats avec l'Office d'Équipement Hydraulique de la Corse (OEHC), la Fédération de la Corse pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique et avec le concours de l'Office de l'Environnement de la Corse (OEC) et financé par la Collectivité de Corse. Les objectifs de ce projet de recherche sont la caractérisation, la gestion et la valorisation de l'eau et des ressources associées, face aux changements globaux, en contexte insulaire. Plus précisément, les travaux présentés ici s'insèrent dans le Workpackage 9 qui s'intéresse à l'étude de l'impact de pathogènes sur la faune piscicole de Corse suite à l'introduction de nouvelles espèces dans le but d'établir un diagnostic et de proposer une aide à la gestion et des moyens de lutte.

Le doctorat présenté ici a bénéficié de collaborations construites avec la Fédération de la Corse pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique et l'Office Français de la Biodiversité, dont l'appui a été indispensable au travail d'échantillonnage, ainsi que de l'appui de l'UAR Stella Mare qui a permis le travail d'otolithométrie. La réalisation des manipulations de biologie moléculaire a été rendue possible par une collaboration avec le Museum National d'Histoire Naturelle (MNHN) et l'accès à son Service de Systématique Moléculaire (SSM). Le travail mené sur la truite a été réalisé dans le cadre du programme de gestion de la truite de Corse.

Remerciements

Mes remerciements vont tout d'abord vers les membres du jury, pour avoir accepté de prendre de leur temps afin d'évaluer ce travail. Un très grand merci au Pr **Cheikh Tidiane Bâ** et au Dr **Jordi Miquel** pour avoir accepté le rôle de rapporteurs, et à la Pr **Sihem Bahri-Ajmi** pour avoir pris part à l'évaluation de mes travaux. Je tiens à remercier sincèrement le Pr **Bernard Marchand**, non seulement pour avoir accepté de participer à ce jury de thèse, mais également pour les conseils qu'il a su me donner avec enthousiasme ces dernières années.

Je dois bien évidemment mes plus grands remerciements au Chef, le Dr **Yann Quilichini**, le grand monsieur qui permet à tant de personnes d'explorer le monde du très petit. Je te dois un immense merci pour avoir su m'encadrer avec autant de patience, de bienveillance et d'humour. Ce travail n'aurait pas pu aboutir sans ton aide et ton soutien. Je remercie également ma co-directrice, la Dr **Joséphine Foata**, pour ses encouragements.

Je remercie les collègues de l'UAR Stella Mare, les Dr.s **Jean-José Filippi** et **Eric Durieux**, qui ont aidé à prévoir la campagne anguille, ainsi que les pêcheurs professionnels des lagunes de Biguglia et d'Urbino, les équipes de **Pierre Planet** et de **Louis Tarallo**, pour leur aide sur les prélèvements.

Ce travail a bénéficié d'une collaboration extérieure pour laquelle je tiens à témoigner toutes ma reconnaissance au Dr **Gaël Denys** : merci Gaël de m'avoir accueillie dans les locaux du MNHN et de m'avoir formée et accompagnée pour les manips de biologie moléculaire, pour ta participation indispensable au traitement des données et pour tes conseils dans la rédaction des résultats. Merci également au Dr **Vincent Haÿ** pour sa participation aux études et ses jolis réseaux d'haplotypes, et aux membres des UMR BOREA et PATRINAT pour leur accueil chaleureux dans leurs locaux.

Je tiens à remercier chaleureusement les agents de terrain qui m'ont apporté leur aide sur les prélèvements en pêche électrique : l'équipe de choc de la Fédération de pêche – **Paul-Jean Agostini**, **Joseph Canale**, **Olivier Saget** et **Alain Martin** – faites bien attention au plus grand danger des rivières de cette île, les alligators ; et les agents de l'OFB, l'équipe de **Camille Albertini** en Haute-Corse (**Christian**, attention, les rochers sont glissants) et de **Xavier Peroni** en Corse du Sud. Je remercie également **Ghislain Delbreil**, pêcheur récréatif, pour nous avoir fait remonter ses observations de parasites.

Je tiens à adresser des remerciements sincères à l'équipe de l'Ecole Doctorale, son directeur le Dr **Alain Muselli**, **Anna Savossiouk**, mais surtout le Dr **David Moungar**. Voir les efforts que tu fournis pour veiller sur les doctorants me fait chaud au cœur.

Je voudrais remercier également le Professeur **Paul-Antoine Santoni**, pour m'avoir permis d'intégrer les équipes de l'UMR SPE, et ainsi de cotoyer les nombreux chercheurs aux disciplines variées qui y travaillent.

Je remercie également les équipes administratives, tout particulièrement **Joao Da Silva Costa**, pour son sérieux, son efficacité et sa gentillesse, ainsi que **David Celio**, le magicien qui a su ramener mon pc d'entre les morts, et **Yves Thibaudat**.

Je tiens à remercier **Charlotte**, dont j'ai eu l'honneur d'encadrer le stage de master 2, cette expérience a été formatrice pour moi, et je te souhaite le meilleur pour ton futur et ta carrière.

Un grand merci à **Quentin**, pour m'avoir accompagné dans tous les ruisseaux de Corse à la recherche de poissons, et à **Margaux** pour son enthousiasme contagieux.

Mes remerciements vont également à mes collègues, merci **Jean-Valère**, **Alberto**, **Roberta**, **Théo**, **Pauline**, **Tim**, **Clément**, **Léna**, **Jackie**, **Antoine**, **Yassine** et **Svetlana**, pour votre enthousiasme, vos sourires et les discussions autour d'un café.

Je tiens à remercier tout particulièrement mes amies **Marie** et **Eléa**, je trouve beaucoup de soutien et de bienveillance dans notre petit groupe étrange, vous faites partie des personnes les plus sérieuses, dynamiques et accueillantes que je connaisse, et je pense avoir énormément de chance de vous avoir rencontré. Merci beaucoup Eléa pour avoir pris de ton temps pour traduire mon résumé en Corse.

Un immense merci à **Céline** pour les sorties plongée et les promenades en forêt, et pour être mon maître du jeu. Un merci tout aussi immense à **Davidou** le ranger, **Bruno** le paladin et **Thomas** et **Steaven** les magiciens. Être votre barde et votre amie m'apporte énormément de joie.

Je tiens également à remercier la personne qui m'a accueillie dans la recherche et m'a permis de connaitre le travail en laboratoire : un immense merci à **Daniela Bănaru**.

Je remercie **Baptiste**, mon grand frère loutre, pour son soutien, sa bienveillance et les pauses sur le balcon.

Je n'oublie pas les vieux amis, ceux du lycée, et je suis contente de rentrer à la maison et de pouvoir passer plus de temps avec vous, **Yanis**, **Anne-Sophie**, **Aliénor** et **Emily** ; ni ceux des premières années d'université, à Luminy, **Guillaume**, **Clara** et **Alexandre**.

Ces remerciements ne seraient bien sûr pas complets si je n'applaudissais pas (à l'écrit, forcément) ma famille. Merci à vous tous pour votre soutien et votre affection, et votre patience (« *Bon, tu reviens quand, gari ?* »). Un très très grand merci donc à **mes parents**, **mes grands-parents**, **mes tantes** et **mon oncle**, à **Pauline**, **Rémi**, **Pascal**, **Vanessa** et **Gabriel**. **Ugo**, merci pour tout, je n'ai pas les mots pour décrire le soutien que tu m'apportes au quotidien.



Résumé

La Corse, avec ses 3 000 km de linéaire de cours d'eau, possède un réseau hydrographique particulièrement dense et complexe. A cette complexité vient s'ajouter celle des peuplements piscicoles actuels, fruits de vagues successives d'introductions d'espèces dans les cours d'eau et les plans d'eau de l'île. Si la Corse est caractérisée par une faune piscicole native faiblement diversifiée (seulement quatre espèces), plus d'une vingtaine d'espèces introduites sont venues augmenter artificiellement cette diversité depuis la fin du 19ème siècle. Les impacts des espèces introduites sur les écosystèmes aquatiques sont multiples (*e.g.*, compétition, prédation, modification d'habitat, impacts génétiques) et parmi ceux-ci, la co-introduction de pathogènes, dont les parasites, est particulièrement préoccupante et encore trop faiblement documentée. Il est de plus intéressant d'aborder ce type de sujet en milieu insulaire. Les travaux présentés ici ont par conséquent pour objectifs de déterminer la composition de la parasitofaune des poissons natifs et introduits en Corse, d'évaluer sa richesse, de déterminer si des transferts de parasites des poissons introduits vers les natifs ont pu se produire, et si les parasites présents sont susceptibles d'avoir un impact en termes de santé animale ou humaine.

Afin de réaliser ce travail, des campagnes d'échantillonnage ont été réalisées sur une sélection d'espèces natives (*Anguilla anguilla*, *Salmo trutta*, *Salariopsis fluviatilis* et *Atherina boyeri*) et introduites (vairons du genre *Phoxinus*, *Perca fluviatilis*, *Squalius cephalus* et *Gobio* spp.), dont quatre ont été particulièrement ciblées en raison de leur accessibilité et des problématiques parasitologiques qu'elles offraient. Ainsi, le travail mené a permis, d'une part, de déterminer la composition des communautés parasitaires d'*A. anguilla* dans deux lagunes de la plaine orientale et, pour la première fois, dans de nombreux cours d'eau répartis sur l'ensemble du territoire insulaire. D'autre part, ce travail a mis en évidence la présence dans toute la Corse de parasites invasifs : les Monogenea *Pseudodactylogyrus bini* et *P. anguillae* et le Nematoda *Anguillicola crassus*, ainsi que leur maintien et l'augmentation de leur prévalence et abondance dans la lagune de Biguglia depuis la décennie précédente. Ces résultats montrent l'intérêt du suivi des parasites invasifs. L'étude de la truite *S. trutta* a permis de proposer une détermination spécifique du *Gyrodactylus* qui provoque des pathologies chez certaines populations de Corse. Pour ce qui est des espèces introduites, les travaux menés chez les *Phoxinus* ont révélé la présence de quatre espèces de ce genre dans l'île, avec un premier signalement pour *Phoxinus csikii* et *Phoxinus septimaniae*. Les parasites des vairons ont été étudiés en Corse pour la première fois et la répartition des Monogenea du genre *Gyrodactylus* a permis de retracer les voies d'introduction secondaires de leurs hôtes. Ces résultats montrent la nécessité d'une clarté taxonomique pour la parasitologie et l'apport de l'étude des parasites pour la biologie des invasions. Bien que réalisée sur un faible effectif, l'étude des parasites de *Perca fluviatilis* a révélé la présence de deux parasites zoonotiques chez ce poisson : le Nematoda *Eustrongylides* spp. et le Digenea *Clinostomum complanatum*, tous deux rapportés pour la première fois en France, et susceptibles d'impacter la santé de la faune sauvage et la santé humaine. Ces observations confirment la nécessité d'une approche systémique du type *One Health* pour ce genre de problématique. Des données, moins fournies, ont aussi été apportées pour la première fois sur la parasitologie d'autres espèces introduites et natives de Corse (*S. fluviatilis*, *A. boyeri*, *S. cephalus* et *Gobio* spp.).

Les investigations menées sur la faune piscicole ont mis en évidence une diversité parasitaire relativement faible et l'absence de certains taxons, possiblement lié au caractère insulaire de la Corse pour les espèces natives et résultant du processus d'introduction pour les espèces introduites. Dans plusieurs cas abordés dans le document, il n'est pas possible de savoir si les parasites observés ont été co-introduits avec leur hôte poisson, amenés avec un hôte définitif (*e.g.* oiseau), ou acquis à partir des espèces natives. Des pistes pour de futures perspectives de recherches sont également proposées.

Mots clés : Poissons, espèces introduites, parasites, écosystèmes aquatiques, milieu insulaire.

Abstract

With 3,000 km of waterways, Corsica has a particularly dense and complex hydrographic network. This complexity is compounded by the complexity of current fish populations, which is the result of successive waves of species introductions into the island's rivers and reservoirs. Although Corsica's native fish fauna is poorly diversified (only four species), more than twenty introduced species have artificially increased this diversity since the end of the 19th century. The impacts of introduced species on aquatic ecosystems are multiple (*e.g.*, competition, predation, habitat modification, genetic impacts) and among these, the co-introduction of pathogens, including parasites, is of particular concern and still too poorly documented. Moreover, it is interesting to approach this type of subject in an insular environment. The work presented here therefore aims to determine the composition of the parasitofauna of native and introduced fish in Corsica, to assess its richness, to determine whether transfers of parasites from introduced fish to native fish have occurred, and whether the parasites present are likely to have an impact in terms of animal or human health.

Sampling campaigns were carried out on a selection of native species (*Anguilla anguilla*, *Salmo trutta*, *Salariopsis fluviatilis* and *Atherina boyeri*) and introduced species (*Phoxinus* minnows, *Perca fluviatilis*, *Squalius cephalus* and *Gobio* spp.), four of which were particularly targeted for their accessibility and the parasitological problems they presented. The work carried out enabled us to determine the composition of *A. anguilla* parasite communities in two lagoons on the eastern plain and, for the first time, in numerous watercourses throughout the island. In addition, this work has highlighted the presence throughout Corsica of invasive parasites: the Monogenea *Pseudodactylogyrus bini* and *P. anguillae* and the Nematoda *Anguillicola crassus*, as well as their maintenance and the increase in their prevalence and abundance in the Biguglia lagoon since the previous decade. These results demonstrate the value of monitoring invasive parasites. The study of *S. trutta* trout has enabled us to propose a specific determination of *Gyrodactylus*, which causes pathologies in certain Corsican populations. As for introduced species, work on *Phoxinus* has revealed the presence of four species in this genus on the island, with the first records of *Phoxinus csikii* and *Phoxinus septimaniae*. Parasites of minnows have been studied in Corsica for the first time, and the distribution of Monogenea (*Gyrodactylus*) has enabled us to trace the secondary introduction routes of their hosts. These results demonstrate the need for taxonomic clarity in parasitology, and the contribution of parasite studies to invasion biology. Although carried out on a small number of fish, the study of *Perca fluviatilis* parasites revealed the presence of two zoonotic parasites in this fish: the Nematoda *Eustrongylides* spp. and the Digenea *Clinostomum complanatum*, both reported for the first time in France, and likely to have an impact on wildlife and human health. These observations confirm the need for a systemic approach such as One Health to this type of problem. Less extensive data were also provided for the first time on the parasitology of other introduced species and those native to Corsica (*S. fluviatilis*, *A. boyeri*, *S. cephalus* and *Gobio* spp.).

Investigations carried out on the fish fauna have revealed a relatively low parasite diversity and the absence of certain taxa, possibly linked to the insular nature of Corsica for native species and resulting from the introduction process for introduced species. In several cases discussed in the document, it is not possible to know whether the parasites observed were co-introduced with their fish host, brought in with a definitive host (*e.g.* bird), or acquired from native species. Future research perspectives are also proposed.

Key words: Fish, introduced species, parasites, aquatic ecosystems, insular environment.

Riassuntu

A Corsica, cù i so 3000 km di fiumi, hà una reta idrografica particularmente densa è cumplessa. À sta cumplessità s'hè aghjuntu quella di e pupulazioni di pisci attuali, u risultatu di l'onde successive d'intruduzioni di spezie in i fiumi è i corsi d'acqua di l'isula. Sè a Corsica hè carattarizata da una piscifauna nativa pocu diversificata (quattru spezie solu), più di vinti spezie intrudutte anu crescudu artificialmente sta diversità da a fine di u XIX seculu. L'impatti di e spezie intrudutte nantu à l'ecosistema acquaticu sò multiplici (cumpetizione, predazioni, mudificazione di l'abitatu, impatti genetichi) è trà questi, a cointruduzione di patogeni, cumpresi parassiti, hè particularmente preoccupante è ancu troppu pocu documentata. Hè ancu interessante di avvicinà stu tipu di sugetti in un ambiente isulanu. U travagliu prisentatu quì hà dunque u scopu di determinà a cumpusizioni di a parasitofauna di i pesci nativi è intruduti in Corsica, d'evaluà a so ricchezza, di stabilisce s'ellu si pudianu fà i trasferimenti di parassiti da i pesci intruduti à i pesci nativi, è se i parassiti presenti sò suscettibili avè un impattu in termini di salute umana o animale.

Per a realizazione di stu travagliu, campagni di campionamentu sò stati realizati nantu à una selezzione di spezie autoctone (*Anguilla anguilla*, *Salmo trutta*, *Salariopsis fluviatilis* è *Atherina boyeri*) è di specie introdutte (vitrinu Phoxinus, Perca fluviatilis, Squalius cephalus è Gobio spp.), Quattru di quali eranu particularmente mirati per via di a so accessibilità è di i prublemi parasitologichi chì offrenu. Cusì, u travagliu realizatu hà permessu, da una banda, di determinà a cumpusizioni di e cumunità parassitarie di A. anguilla in duie lagune nantu à a piaghja urientale è, per a prima volta, in numerosi fiumi sparsi in tuttu u territoriu isulanu. D'altronde, stu travagliu mette in risaltu a prisenza in tutta a Corsica di parassiti invasori : i Monogenea *Pseudodactylogyrus bini* è *P. anguillae* è u Nematoda *Anguillicola crassus*, quant'è u so mantenimentu è a cresce di a so prevalenza è abbundanza in a laguna di Biguglia dapoi a decennia precedente. Questi risultati mostranu u valore di monitorà i parassiti invasivi. U studiu di a truita *S. trutta* hà permessu di pruposti una determinazione specifica di u *Gyrodactylus* chì provoca patologie in certe pupulazioni di a Corsica. In quantu à e spezie intrudutte, i travaglii realizati nant'à *Phoxinus* anu palesu a prisenza di quattru spezie di stu genus in l'isula, cù un primu rapportu per *Phoxinus csikii* è *Phoxinus septimaniae*. I parassiti di u vitrinu sò stati studiati in Corsica per a prima volta è a distribuzione di Monogenea di u genus *Gyrodactylus* hà permessu di tracciate i viaghji d'intruduzioni sicundariu di i so ospiti. Questi risultati mostranu a necessità di clarità taxonomica per a parasitologia è a cuntribuzione di u studiu di parassiti à a biologia di l'invasioni. Ancu s'ellu hè realizatu annantu à un picculu numeru, l'studiu di i parassiti di Perca fluviatilis hà revelatu a presenza di dui parassiti zoonotichi in stu pesciu : i Nematoda *Eustrongylides* spp. e Digenea *Clinostomum complanatum*, tramindui signalati per a prima volta in Francia, è prubabilmente influenze a salute di a fauna è a salute umana. Queste osservazioni cunfirmanu a necessità di un approcciu sistemicu cum'è *One Health* per stu tipu di prublema. Dati, menu furniti, sò stati ancu furniti per a prima volta nant'à a parasitologia d'altre spezie intrudutte è native di Corsica (*S. fluviatilis*, *A. boyeri*, *S. cephalus* è *Gobio* spp.).

L'investigazioni fatte nant'à a piscifauna anu mette in risaltu una diversità parassita relativamente bassa è l'assenza di certi taxoni, possibbilmente liati à a natura insulare di a Corsica pè e spezie native è risultanu da u prucessu d'intruduzioni pè e spezie introdutte. In parechji casi discututi in u documentu, ùn hè micca pussibule di sapè s'ellu i parassiti osservati sò stati co-intruduti cù u so òspite di pesci, purtatu cù un òspite definitivu (per esempiu, uccello), o acquistatu da spezie native. Sò ancu pruposti indicazioni per e prospettive di ricerca future.

Parole chiave : Pesci, spezie introdutte, parassiti, ecosistemi acquatici, ambienti isulani.

Liste des publications et conférences

Publications parues

• Esposito A, Filippi J-J, Gerbaud C, Godeaux Q, Millot R, Agostini P-J, Albertini C, Durieux E, Foata J, Quilichini Y. ***Macroparasite Communities with Special Attention to Invasive Helminths in European Eels Anguilla anguilla from Freshwaters and Brackish Lagoons of a Mediterranean Island.*** Fishes. 2023; 8(7):375. https://doi.org/10.3390/fishes8070375

• Esposito A, Foata J, Quilichini Y. ***Parasitic Helminths and Freshwater Fish Introduction in Europe: A Systematic Review of Dynamic Interactions***. Fishes. 2023; 8(9):450. https://doi.org/10.3390/fishes8090450

Publications soumises

• Esposito A, Denys GPJ, Haÿ V, Godeaux Q, Foata J, Quilichini Y. ***Multiple introduction pathways of non-native Phoxinus minnows (Teleostei: Leuciscidae) in Corsica revealed by its hidden diversity and their parasites.*** En cours de révision après corrections majeures dans Biological Invasions.

• Esposito A, Denys GPJ, Foata J, Quilichini Y. ***Unclear host taxonomy hinders parasite study: An up-to-date checklist of the protozoan and metazoan parasites of Phoxinus minnows (Teleostei: Leuciscidae)*** Soumis dans Journal of Fish Biology.

• Esposito A, Denys GPJ, Haÿ V, Agostini P-J, Foata J, Quilichini Y. ***Unregulated introduced fish (Perca fluviatilis Linnaeus, 1758) is host to zoonotic parasites in a small Mediterranean island.*** Soumis dans Parasitology Research.

Conférences et séminaires

• Anaïs ESPOSITO, Joséphine FOATA, Yann QUILICHINI – Communication poster **« *Parasites de la faune piscicole introduite et autochtone de Corse : Méthodologie* »** – Journée des Doctorants 2021 – Corte, 17/06/2021 – Prix de l'Ecole Doctorale

• Anaïs ESPOSITO, Charlotte GERBAUD, Eric DURIEUX, Rémi MILLOT, Joséphine FOATA, Yann QUILICHINI – Communication poster **« *Une anguille, deux lagunes et toute une communauté de parasites* »** – Journée des Doctorants 2022 – Corte, 14/06/2022

• Anaïs ESPOSITO, Joséphine FOATA, Yann QUILICHINI – Communication orale ***« Les anguilles de Biguglia et d'Urbino : toute une communauté de parasites »*** – Les rendez-vous des Doctorants – Corte, 25/07/2022

• Anaïs ESPOSITO, Jean-José FILIPPI, Eric DURIEUX, Joséphine FOATA, Yann QUILICHINI – Communication orale **« *Les anguilles des lagunes de Corse face à des parasites invasifs* »** – 5èmes Journées Internationales de Limnologie et d'Océanographie – Corte, 11/10/2022

• Anaïs ESPOSITO, Joséphine FOATA, Yann QUILICHINI – Présentation orale *« **Les vairons des cours d'eau de Corse et leurs parasites** »*, Séminaire Centre Permanent d'Initiative pour l'Environnement (CPIE) A Rinascita/Observatoire Local de la Biodiversité (OLB) – Corte, 06/12/2022

• Anaïs ESPOSITO, Gaël DENYS, Joséphine FOATA, Yann QUILICHINI – Communication poster **« *Le vairon et ses parasites en Corse : une diversité insoupçonnée* »** – Journée des Doctorants 2023 – Corte, 15/06/2023 – Prix de l'Ecole Doctorale

Sommaire

Introduction générale 1

1. Le parasitisme : notions 3

1.1. Définitions 3

1.2. La diversité chez les métazoaires parasites 6

2. Les introductions d'espèces et les transferts de parasites 10

2.1. Définitions 10

2.2. Les causes et les conséquences 11

2.3. Les introductions d'espèces piscicoles à l'échelle européenne et française 13

2.4. Co-introduction et transfert de parasites 14

3. La Corse, un peuplement piscicole particulier et des parasites encore trop peu étudiés 17

3.1. La Corse dans l'espace méditerranéen 17

3.2. Le peuplement piscicole natif et sa parasitofaune 19

3.3. Les espèces de poissons introduits et leur parasitofaune 24

4. Problématique, objectifs et organisation de la thèse 28

Chapitre 1 : Matériel et méthodes 31

1. Review systématique : méthodologie 33

2. Le réseau hydrographique corse 35

3. Campagnes d'échantillonnage 37

3.1. Mise en place des collaborations et récoltes des données préliminaires 37

3.2. Méthode d'échantillonnage : pêche électrique 39

3.3. Campagne multi-espèces 41

3.4. Campagne anguilles 43

3.5. Campagne vairons 45

3.6. Sollicitations et apport d'échantillons par les partenaires 48

4. Analyse des hôtes, récolte et identification des parasites 49

4.1. Morphométrie 49

4.2. Otolithométrie chez *Anguilla anguilla* 49

4.3. Identification spécifique des *Phoxinus* : Barcoding 51

4.4. Etude des parasites 51

5. Traitement statistique 53

5.1. Indices parasitologiques 53

5.2. Analyses des valeurs indicatrices 53

5.3. Analyse multivariée 54

Chapitre 2 : Parasitic helminths and freshwater fish introduction in Europe: A systematic review of dynamic interactions 55

Résumé 57

1. Introduction 59

2. Material and Methods 62

3. Bibliographical Analysis 65

4. Co-Introduction of Parasites with Their Fish Host without Transmission to Native Fish 67

4.1. The Case of North American Centrarchidae and Their Monogenea 67

4.2. Other Notable Co-Introductions of Fish Parasites in Europe 71

5. Co-Introduction of Parasites with Their Fish Host with Transmission to Native Fish 71

5.1. The Case of *Anguillicola crassus* 72

5.2. The Case of *Gyrodactylus salaris* in Norway 79
5.3. Other Notable Co-Introductions of Parasites to Native Fish in Europe 80
6. Non-Native Fish Host and Parasite Acquisition in the Recipient Area 80
6.1. Ponto-Caspian Gobiidae 81
6.2. Other Notable Acquisitions of Parasites by Non-Native Fish in Europe: *Perccottus glenii* 84
7. Fish Introduction and Zoonosis 85
7.1. *Eustrongylides* 85
7.2. Anisakids: *Contracaecum* and *Anisakis* 86
7.3. *Clinostomum complanatum* 87
7.4. *Metagonimus yokogawai* 88
7.5. *Dibothriocephalus dendriticus* (Syn. *Diphyllobothrium dendriticum*) 88
8. Conclusions 89
References 90

Chapitre 3 : Macroparasite communities with special attention to invasive helminths in European eels *Anguilla anguilla* from freshwaters and brackish lagoons of a Mediterranean island 105
Résumé 107
1. Introduction 109
2. Material and Methods 111
2.1. Sample Collection and Study Site 111
2.2. Morphometry and Parasitological Examination 115
2.3. Otolithometry 115
2.4. Statistical Analysis 116
3. Results 117
3.1. Parasite Diversity in European Eels in Corsica 117
3.2. Analysis of Parasite Community of European Eels in Corsica 124
3.3. Seasonal Variations of Parasite Communities in Coastal Lagoons 127
3.4. Influence of Silvering Stage and Age on Parasite Communities in Brackish and Freshwater Sites 129
4. Discussion 131
4.1. Low Parasite Diversity in Mediterranean Islands 131
4.2. Habitat Specificity of *A. anguilla* Parasites 132
4.3. Invasive Species 134
5. Conclusions 139
References 141

Chapitre 4 : Le cas des vairons du genre *Phoxinus* 149
Organisation du chapitre 151

Unclear host taxonomy hinders parasite study: An up-to-date checklist of the protozoan and metazoan parasites of *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae) 153
Résumé 153
1. Introduction 155
2. Material and methods 157
2.1. *Phoxinus* species reassignment 157
2.2. Compilation of parasitological bibliographical records 159
3. Results 160
4. Discussion 192
4.1. *Gyrodactylus* in *Phoxinus* minnows: overestimated or underestimated diversity? 193
4.2. *Diplostomum* spp.: implications for animal health 195
4.3. *Phoxinus* as valuable hosts for conservation biology of the endangered freshwater mussel *Unio crassus* 196
5. Conclusion 197

References **198**

Multiple introduction pathways of non-native *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae) in Corsica revealed by its hidden diversity and their parasites **213**

Résumé **213**
1. Introduction **215**
2. Material and methods **218**
2.1. Study area and sample collection 218
2.2. Dissection and parasitological examination 218
2.3. Statistical analysis 219
2.4. Molecular analyses 219
3. Results **221**
3.1. Diversity of introduced *Phoxinus* in Corsica 221
3.2. Parasite diversity in *Phoxinus* minnows in Corsica 226
Influence of sampling localities on parasite communities 227
4. Discussion **228**
4.1. *Phoxinus* minnows in Corsica: an underestimated diversity 228
4.2. Low parasite diversity of introduced *Phoxinus* minnows 232
4.3. *Gyrodactylus* diversity: probably still much to unravel 233
4.4. May introduced minnows transmit parasites to native species? 234
5. Conclusion **235**
References **236**

Chapitre 5 : Unregulated introduced fish (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) is host to zoonotic parasites in a small Mediterranean island **251**

Résumé **253**
1. Introduction **255**
2. Material and Methods **257**
3. Results **260**
3.1. *Eustrongylides* 260
3.2. *Clinostomum complanatum* 264
4. Discussion **267**
4.1. Occurrence of intermediate and final hosts 268
4.2. Potential transmission to amphibians 271
4.3. Risk of food-borne Eustrongylidosis and Clinostomiasis in human 272
5. Conclusion **272**
References **273**

Chapitre 6 : Apport de données parasitologiques sur d'autres espèces piscicoles **283**

1. Les parasites de la truite dans les cours d'eau de Corse **285**
1.1. La truite dans les cours d'eau de Corse 285
1.2. Etude de la gyrodactylose dans les sites de Calderamolla et Veraculongu 289
1.3. Examen des truites de Balagne 297
1.4. Examen des truites du lac de Nino 297
2. Autres espèces natives – blennie fluviatile et athérine **298**
2.1. Blennie fluviatile 298
2.2. Athérine 299
3. Parasites de la faune piscicole introduite – Goujon, chevaine et résultats préliminaires sur les vairons **300**
3.1. Goujon 300
3.2. Chevaine 300

Discussion générale 303
1. Faible diversité parasitaire chez les poissons natifs et introduits de Corse 305
2. De nombreux stades larvaires et parasites généralistes chez les poissons non-natifs 322
3. Parasites invasifs et intérêt de leur suivi : Le cas de l'anguille d'Europe 323
4. Potentielles implications sur la santé de la faune sauvage : Le cas de la truite en Corse 329
5. Le cas de *Perca fluviatilis* et de ses parasites : un modèle pertinent pour le concept One Health 332
6. Nécessité d'une taxonomie claire des hôtes pour l'étude des parasites 339
7. Apport de l'étude des parasites pour la biologie des invasions 342

Conclusions et Perspectives 347

Références 355

Table des figures

Hors mention contraire, toutes les figures présentées dans ce document proviennent du travail de l'auteure, ou de ses co-auteurs pour les figures faisant partie d'articles publiés ou soumis.

Introduction générale

Figure 1. Distinction entre les parasites oïoxènes, sténoxènes et euryxènes 5
Figure 2. Taxons regroupés sous le terme générique d'helminthes d'après la définition de Mehlhorn (2016) 7
Figure 3. Concept One Health, représentation de l'interdépendance entre la santé des écosystèmes, la santé humaine et la santé animale 17
Figure 4. Localisation de la Corse dans l'espace Méditerranéen et mondial 19
Figure 5. Principaux poissons natifs des cours d'eau de Corse 20
Figure 6. Quelques exemples de poissons introduits dans les cours d'eau de Corse 26

Chapitre 1 : Matériel et méthodes

Figure 7. Réseau hydrographique de la Corse 35
Figure 8. Parmi les plus importants fleuves de Corse : Golo, Tavignano, Prunelli et Liamone 36
Figure 9. Lagunes côtières de la plaine orientale 37
Figure 10. Organisation de l'atelier biométrie sur un chantier de pêche électrique 40
Figure 11. Sites d'échantillonnage de la campagne multi-espèces, composition spécifique des prélèvements 42
Figure 12. Sites d'échantillonnage de la campagne *Anguilla anguilla* 45
Figure 13. Sites d'échantillonnage des *Phoxinus* 47
Figure 14. Déroulé des analyses d'otolithométrie 50

Chapitre 2 : Parasitic helminths and freshwater fish introduction in Europe: A systematic review of dynamic interactions

Figure 15. Possible outcomes for host–parasite systems after the introduction in a new habitat 60
Figure 16. Workflow diagram used for the bibliographical search as defined in the PRISMA 2009 methodology, according to Moher et al. (2015) 63
Figure 17. Progression over time of published studies concerning North American Centrarchidae in Europe 68
Figure 18. Geographical distribution of published studies concerning parasites of North American Centrarchidae in Europe 68
Figure 19. Progression over time of published studies concerning A. crassus in Europe 72
Figure 20. Geographical distribution of published studies concerning *Anguillicola crassus* in Europe 73
Figure 21. Progression over time of published studies concerning Ponto-Caspian Gobiidae in Europe 81
Figure 22. Geographical distribution of published studies concerning parasites of Ponto-Caspian Gobiidae in Europe 82

Chapitre 3 : Macroparasite communities with special attention to invasive helminths in European eels *Anguilla anguilla* from freshwaters and brackish lagoons of a Mediterranean island

Figure 23. Sampling sites for eels in Corsica from the watercourses (circles) and both brackish lagoons, Biguglia and Urbino (triangles) 112
Figure 24. FAMD of *Anguilla anguilla* parasite communities from two brackish lagoons and eleven rivers in Corsica 126
Figure 25. Reports of *Pseudodactylogyrus* spp. and *Anguillicola crassus* according to the existing literature on *Anguilla anguilla* parasites 135
Figure 26. Abundance of infection for *Pseudodactylogyrus anguillae* and *P. bini* and *Anguillicola crassus* for the brackish Biguglia lagoon for two periods. For the period of 2009–2012, data from several sampling years were pooled by season 136

Chapitre 4 : Le cas des vairons du genre *Phoxinus*

Unclear host taxonomy hinders parasite study: An up-to-date checklist of the protozoan and metazoan parasites of *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae)

Figure 27. Workflow diagram used for the bibliographical search as defined in the PRISMA methodology, according to Moher et al. (2015) 160
Figure 28. Taxonomic composition of Metazoa macroparasites reported from *Phoxinus* minnow 162
Figure 29. Geographical distribution of parasitological records for *Phoxinus* minnows in Europe and Asia, integrating host species reassignment 191
Figure 30. Distribution of parasitological records according to geographical range and *Phoxinus* host identity 192

Multiple introduction pathways of non-native *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae) in Corsica revealed by its hidden diversity and their parasites

Figure 31. Sampling localities for *Phoxinus* minnows in Corsica, with the corresponding proportions of *Phoxinus* species and corresponding *Gyrodactylus* clusters 222
Figure 32. COI haplotype networks obtained for the four *Phoxinus* species detected in Corsica, on the 745 sequences generated in this study and retrieved from GenBank 225
Figure 33. Phylogenetic tree inferred with MrBayes for the *Gyrodactylus* sampled in Corsica using ITS2 gene, with their corresponding host species 227
Figure 34. Abundance of infection for *Gyrodactylus* spp. and Black spot disease (metacercariae) in *Phoxinus* minnows for each locality 228
Figure 35. Resume of introduction events of *Phoxinus* minnows in Corsica based on results from this study 231

Chapitre 5 : Unregulated introduced fish (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) is host to zoonotic parasites in a small Mediterranean island

Figure 36. Localization of Corsica in the Mediterranean Sea and of the sampling site 258
Figure 37. *Eustrongylides* optic and scanning electron microscopy 261

Figure 38. Phylogenetic tree by Bayesian inference with a GTR+I model based on ITS1 data (385 bp) tree of *Eustrongylides*, identifying 9 specimens sampled in Padula reservoir, Corsica 263
Figure 39. *Clinostomum complanatum* scanning electron microscopy 264
Figure 40. Phylogenetic tree by Bayesian inference with a HKY+G model based on COI data (915 bp) of *Clinostomum*, identifying 10 specimens sampled in Padula reservoir, Corsica 266

Chapitre 6 : Apport de données parasitologiques sur d'autres espèces piscicoles

Figure 41. *Crepidostomum metoecus* observé en microscopie optique 285
Figure 42. Larve enkystée de *Posthodiplostomum cuticola* 288
Figure 43. *Rhabdochona gnedini*, adulte mâle entier et œuf, hôte intermédiaire potentiel 289
Figure 44. *Gyrodactylus* observé en microscopie optique 290
Figure 45. *Gyrodactylus* sp. prélevé sur *Salmo trutta*, observé en microscopie électronique à balayage 291
Figure 46. Points de prélèvement des *S. trutta* analysées pour l'étude de la gyrodactylose 292
Figure 47. Symptômes de l'infestation des *S. trutta* des sites de réserve par *Gyrodactylus* 292
Figure 48. Comparaison des intensités d'infestation entre les sites amont et aval à Calderamolla et Veraculongu, sur les deux périodes étudiées 294
Figure 49. Arbre phylogénétique incluant les *Gyrodactylus* prélevés sur les truites de Corse 295
Figure 50. Sangsues observées sur son hôte *S. fluviatilis* 299
Figure 51. Sangsues prélevées sur *S. fluviatilis* dans le Golo, observées à la loupe binoculaire 299
Figure 52. *Camallanus lacustris* observé en microscopie optique 301

Discussion générale

Figure 53. Cycle de vie d'*A. anguilla* 307
Figure 54. Cycle d'*Anguillicola crassus* 327
Figure 55. Cycle à trois hôtes obligatoire du Digenea *Posthodiplostomum cuticola* (Dönges 1964) 331
Figure 56. Résumé des données connues sur l'introduction et les transferts de *P. fluviatilis* en Corse 333
Figure 57. Cycle de vie d'*Eustrongylides* sp. et de *Clinostomum complanatum* 335
Figure 58. Résumé des conséquences potentielles de l'introduction de *P. fluviatilis* en Corse et de la présence de ses parasites zoonotiques 339
Figure 59. Cycle direct des Gyrodactylidae, exemple des Gyrodactylidae vivipares 344

Table des tableaux

Introduction générale

Tableau 1. Types d'interactions durables 3

Chapitre 1 : Matériel et méthodes

Tableau 2. Récapitulatif de la campagne d'échantillonnage multi-spécifique 41
Tableau 3. Récapitulatif de la campagne d'échantillonnage *Anguilla anguilla* en cours d'eau 44
Tableau 4. Récapitulatif de la campagne d'échantillonnage *Anguilla anguilla* en lagune 44
Tableau 5. Récapitulatif de la campagne d'échantillonnage vairon 46

Chapitre 2 : Parasitic helminths and freshwater fish introduction in Europe: A systematic review of dynamic interactions

Table 6. North American Monogenea co-introduced in Europe with their Centrarchidae hosts 70
Table 7. Paratenic hosts of *A. crassus* in Europe 76
Table 8. Host-locality list for zoonotic *Eustrongylides* 86
Table 9. Host-locality list for zoonotic *Contracaecum* 87

Chapitre 3 : Macroparasite communities with special attention to invasive helminths in European eels *Anguilla anguilla* from freshwaters and brackish lagoons of a Mediterranean island

Table 10. Total length, weight, age, Fulton condition factor, and silvering stage for eels sampled in two brackish lagoons and eleven rivers in Corsica 113
Table 11. Composition of parasite communities of *Anguilla anguilla* in Corsican lagoons in 2021–2022, with information on prevalence, mean abundanc, mean intensity, and diversity indices: the Shannon diversity index and Berger–Parker's dominance index 118
Table 12. Composition of parasite communities of *Anguilla anguilla* in Corsican rivers in 2021–2022, with information on prevalence, mean abundance, mean intensity, and diversity indices: the Shannon diversity index and Berger–Parker's dominance index 121
Table 13. Specificity, fidelity, and indicator value of ten parasite species relative to their habitats 127
Table 14. Specificity, fidelity, and indicator value of four parasite species relative to the season 128
Table 15. Specificity, fidelity and indicator value of two parasite species relative to the silvering stage of the eel 129
Table 16. Specificity, fidelity, and indicator value of two parasite species relative to the age of the eel 130

Chapitre 4 : Le cas des vairons du genre *Phoxinus*

Unclear host taxonomy hinders parasite study: An up-to-date checklist of the protozoan and metazoan parasites of *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae)

Table 17. List of *Phoxinus* species and lineages and their distribution areas 157

Table 18. Checklist of Protozoa and Metazoa parasites of *Phoxinus* minnows.....164

Multiple introduction pathways of non-native *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae) in Corsica revealed by its hidden diversity and their parasites

Table 19. Specimens analyzed in this study, and parasitological indices for both main parasites 223

Chapitre 5 : Unregulated introduced fish (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) is host to zoonotic parasites in a small Mediterranean island

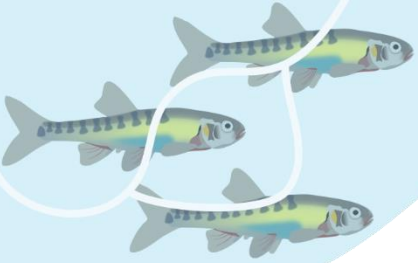
Table 20. Final bird host species reported for *Eustrongylides* spp. et *Clinostomum complanatum* from the literature, with information on their presence in Corsica 269

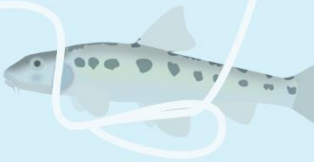
Chapitre 6 : Apport de données parasitologiques sur d'autres espèces piscicoles

Tableau 21. Parasitofaune des *S. trutta* échantillonnées en 2021.....286
Tableau 22. Indices parasitaires concernant l'infestation par *Gyrodactylus* chez les *S. trutta* de Veraculongu et Calderamolla 293
Tableau 23. Parasites présents sur les huit truites ayant fait l'objet d'une observation complète 297
Tableau 24. Parasite présent dans les cinq truites ayant fait l'objet d'une observation complète 298

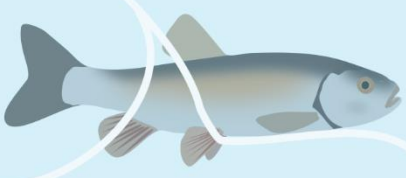
Discussion générale

Tableau 25. Parasites recensés chez la truite *Salmo trutta* d'après les travaux de Moravec (2004), complété par une sélection de références bibliographiques plus récentes 308





Introduction générale





1. Le parasitisme : notions

1.1. Définitions

Afin de faciliter la lecture et la compréhension du document par un public non spécialiste, il a été décidé de commencer ce manuscrit par un rappel de définitions générales concernant le parasitisme.

Le parasitisme, une interaction durable

Un parasite est un organisme vivant aux dépens d'un autre organisme, que l'on appelle hôte. Le **parasitisme** est ainsi une **interaction durable** (Tableau 1), c'est-à-dire qui se prolonge dans le temps, et **à bénéfices non-réciproques**. Le parasite est le seul à bénéficier de l'association, tandis qu'il engendre des coûts énergétiques pour l'hôte (Combes 1995 ; Aronson et Magill 2020). Un exemple distinct d'interaction durable est celui du mutualisme, dans lequel les bénéfices de l'association sont réciproques, les deux partenaires étant avantagés par celle-ci. Le terme **parasite** trouve son origine dans le grec *parasitos,* « qui mange à la table d'un autre », qui désigne les hommes goutant la nourriture à la table du roi pour s'assurer de l'absence de poison, et plus tard transféré aux personnes et animaux vivant aux dépends d'un autre (Mehlhorn 2016).

Tableau 1. Types d'interactions durables. +, effet positif de l'interaction sur le partenaire ; -, effet négatif de l'interaction sur le partenaire ; ø, pas d'effet de l'interaction sur le partenaire

Partenaire 1	Partenaire 2	Type d'interaction
+	+	Mutualisme
+	-	**Parasitisme**
+	ø	Commensalisme
ø	-	Amensalisme
ø	ø	Neutralisme
-	-	Antagonisme

Ainsi, le parasitisme se distingue de la prédation, un autre type d'interaction à bénéfice non-réciproque, par sa durée. Tandis que la prédation (et la micro-prédation, *e.g.* cas d'une piqûre de moustique) ne dure que le temps de la prise de nourriture, le parasitisme se prolonge dans le temps.

Ampleur et échelles du parasitisme

« *Tout être vivant est concerné par le parasitisme, soit en tant qu'hôte, soit en tant que parasite* » (Price 1980). Cette phrase est révélatrice de l'ampleur du parasitisme, qui concerne tous les groupes taxonomiques. Il est estimé que plus de 50 % des Metazoa sont parasites, et que le parasitisme est la plus commune des stratégies de vie et de consommation, dominante sur les réseaux trophiques (Price 1980 ; Lafferty et al. 2006, 2008). Cette vision est cependant à nuancer par la prise en compte des groupes taxonomiques. En effet, il existe des taxons composés exclusivement d'organismes parasites, comme c'est le cas pour les Acanthocephala, les virus et les Sporozoa. D'autres sont entièrement composés d'organismes libres *e.g.* les Echinodermata. Certains taxons sont constitués en grande majorité d'organismes libres et minoritairement d'espèces parasites, comme les Lepidoptera. D'autres au contraire, sont majoritairement parasites mais comprennent aussi des espèces libres, comme c'est le cas pour les Platyhelminthes. Enfin, d'autres taxons sont constitués à la fois de nombreuses espèces libres et espèces parasites (Combes 1995).

Les parasites jouent un rôle fonctionnel crucial dans les écosystèmes, au travers de leurs effets sur leurs hôtes : en leur imposant une dépense énergétique supplémentaire, en modifiant leur comportement, en diminuant leur croissance et fécondité et en causant de la mortalité (Marcogliese 2004). Par leurs effets (*e.g.*, diminution de la fitness de leur hôte, modification de leur abondance et de la force des interactions interspécifiques), les parasites peuvent impacter la totalité du réseau trophique et la structure de l'écosystème, en influençant la manière dont l'énergie et les nutriments circulent au sein de cet écosystème (Marcogliese 2004 ; Hudson et al. 2006 ; Vannatta and Minchella 2018).

Le parasitisme concerne toutes les échelles du vivant. De manière générale, les bactéries et virus sont fréquemment qualifiés de **microparasites** (Sorci 2014) tandis que le terme **macroparasite** désigne les parasites Protozoa et Metazoa (Wilson et Cotter 2013). Cette distinction n'est cependant pas si évidente, car les Protozoa peuvent également être considérés comme des microparasites.

Spécificité d'habitat et d'hôte

Les parasites occupent des habitats divers chez leurs hôtes. Sont distingués (Combes 1995) :

- Les **ectoparasites**, qui sont au contact direct du milieu extérieur (*e.g.* fixés sur la peau).
- Les **mésoparasites**, qui occupent un organe en communication avec le milieu extérieur (*e.g.* tube digestif, poumons).
- Les **endoparasites**, qui ont pour habitat un organe, un tissu, ou une cellule sans relation directe avec le milieu extérieur.

Le **spectre d'hôtes** est constitué des hôtes interchangeables d'un parasite, c'est-à-dire des différentes espèces-hôtes pouvant être exploitées par le parasite considéré. Les termes employés pour caractériser le degré de **spécificité** d'un parasite envers son ou ses hôtes sont les suivants (Combes 1995) :

- Les parasites capables d'exploiter une seule espèce d'hôte sont qualifiées d'**oïoxènes** (Figure 1a).
- Les parasites pouvant utiliser un groupe restreint d'espèces-hôtes proches du point de vue phylogénétique *e.g.* même genre ou famille sont appelés **sténoxènes** ou **spécialistes** (Figure 1b).
- Les parasites les moins exigeants, acceptant des espèces diverses, plutôt proches des points de vue écologiques et/ou éthologiques mais non nécessairement en termes de phylogénie sont qualifiés d'**euryxènes** ou de **généralistes** (Figure 1c).

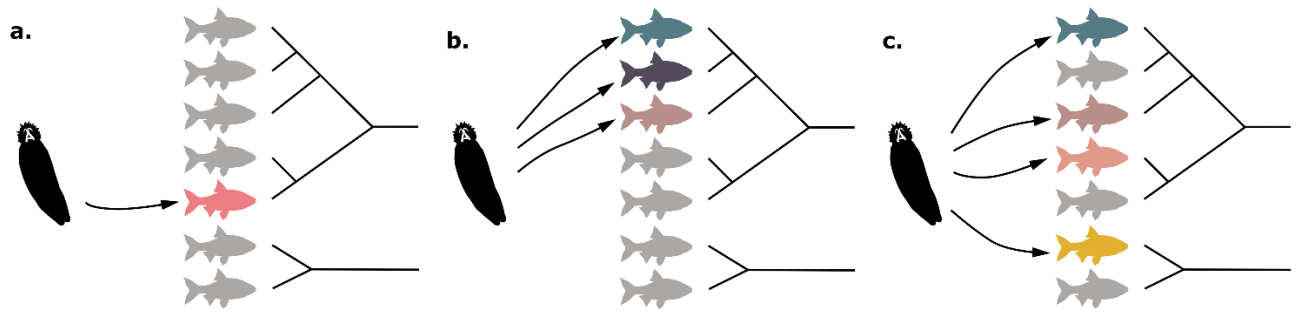


Figure 1. Distinction entre les parasites oïoxènes (a.), sténoxènes (b.) et euryxènes (c.). Adapté depuis (Combes 1995)

Cycles de vie

Les organismes parasites présentent une grande diversité de cycles biologiques. Deux grands types de cycle sont distingués :

(1) Les cycles les plus simples sont les **cycles directs**, dans lequel le parasite n'exploite qu'un seul hôte. Ces parasites sont appelés **holoxènes**.

(2) Les **cycles indirects** sont ceux dans lesquels plusieurs espèces hôtes sont successivement exploitées par le parasite. Le nombre d'hôtes successivement exploités peut aller de deux à quatre. Ces parasites sont appelés **hétéroxènes**. Pour les parasites dont le cycle contient une phase de reproduction sexuée, l'hôte dans lequel intervient cette dernière est appelé **hôte définitif** (ou primaire ou final). Le ou les hôtes dans lequel le parasite connait une phase de développement asexué est appelé **hôte intermédiaire** (ou secondaire).

Les cas de cycle impliquant quatre hôtes sont rares, et rapportés chez des Trematoda.

1.2. La diversité chez les métazoaires parasites

Le parasitisme est apparu dans de très nombreux taxons. Avant de présenter les principaux taxons de parasites d'intérêt pour le présent document, il est nécessaire de s'arrêter sur le terme couramment employé d'helminthes. Ce groupe d'organismes sera le principal sujet d'étude de la thèse présentée ici. « Helminthe » est un terme générique correspondant à un groupe non-monophylétique et désignant les vers parasites pluricellulaires présentant une structure ronde ou plate(Figure 2). Ainsi, ce terme englobe principalement des représentants appartenant à trois phylums que sont les Platyhelminthes, les Nematoda et les Acanthocephala. Cette définition structurale est complétée par celle de Mehlhorn (2016), qui considère en plus les Pentastomida (Arthropoda) et les Hirudinea (Annelida).

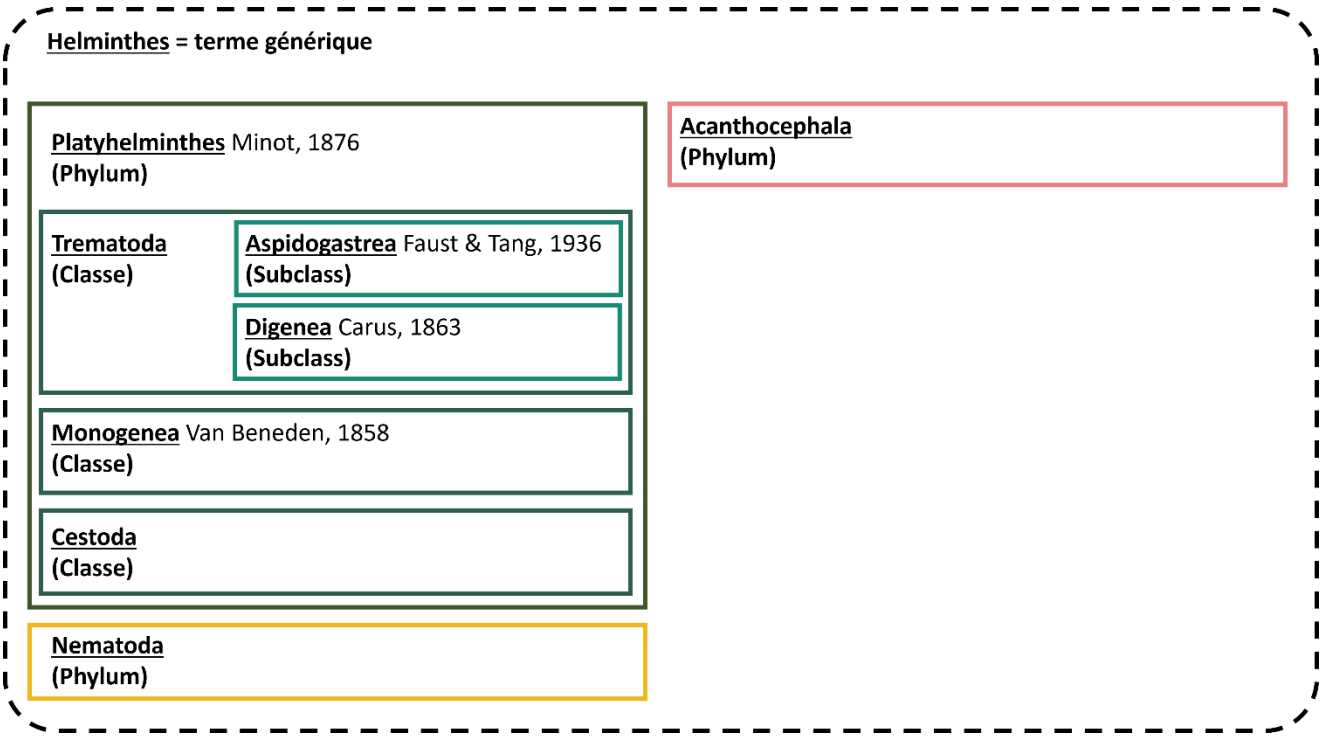


Figure 2. Taxons regroupés sous le terme générique d'helminthes

Les principaux taxons d'intérêts dans le cadre du document présenté ici sont les suivants :

(1) Les **Platyhelminthes**, du grec *platy*, plat et *helminth*, vers, aussi appelés **vers plats**, sont des organismes acoelomates, aplatis dorso-ventralement et présentant une symérie bilatérale, dépourvus de systèmes squelettique, circulatoire et respiratoire et d'un anus (Holstein et al. 2011 ; Mehlhorn 2016 ; Kearn 2018). Bien que ce phylum comprenne des organismes libres (Turbellaria) (Rieger et al. 1991), trois classes sont exclusivement parasites : les Monogenea, les Trematoda et les Cestoda (Kearn 2018).

(a) Les **Monogenea** sont des parasites à cycle direct, principalement ectoparasites sur la peau, les nageoires et les branchies de poissons, amphibiens, reptiles, cétacés et céphalopodes (Mehlhorn 2016 ; Kearn 2018). Ils sont ovipares ou vivipares et la transmission entre hôtes se produit la plupart du temps au cours d'un contact direct (Bakke et al. 2007 ; Mayer and Donnelly 2013). L'attachement à l'hôte se fait grâce à un appareil spécialisé appelé opisthapteur qui porte des crochets (ordre des Monopisthocotylea) ou des ventouses (ordre des Polyopisthocotylea) (Marchand 1994 ; Gibson et al. 2014 ; Mehlhorn 2016). L'insertion des crochets peut occasionner des blessures chez l'hôte, et leur présence est surtout problématique en aquaculture, où les fortes infestations causent des mortalités

(Hayward et al. 2001b ; Buchmann et Lindenstrøm 2002 ; Montero et al. 2004 ; Dezfuli et al. 2007 ; Whittington 2012 ; Hirazawa et al. 2016 ; Dezfuli et al. 2021a).

(b) Les **Trematoda**, du grec *trēmatōdēs*, perforés, sont divisées en deux sous-classes, les Aspidogastrea et les Digenea. Les **Digenea** sont une sous-classe extrêmement diversifiée, rassemblant plus de 2 500 genres (Gibson 2002). Les Digenea adultes sont dotés d'une ventouse orale et d'une ventouse ventrale qui facilitent l'attachement à l'hôte (Jones and Cappello 2004). Leurs cycles de vie sont complexes, et l'immense majorité utilisent un mollusque comme hôte intermédiaire et un vertébré comme hôte définitif. Ils sont particulièrement prévalent chez les poissons, avec environ 70 familles regroupant plus de 5 000 espèces parasitant ce type d'hôtes (Gibson et al. 2014 ; Dezfuli et al. 2021a). Parmi ceux-ci, certains constituent un problème de santé publique, puisqu'il a été estimé que presque 75 millions de personnes dans le monde seraient touchés par des Trematoda issus de l'alimentation, avec de nombreuses infestations résultant de la consommation de poisson cru ou insuffisamment cuit (Chai et al. 2005 ; Chi et al. 2008 ; Keiser et Utzinger 2009 ; Tran et al. 2019 ; Chai et Jung 2022).

(c) Les **Cestoda**, du latin *cestus*, gaine, sont une classe constituée d'environ 8 000 espèces dont la majorité est parasite des intestins de vertébrés (Gibson et al. 2014). Ces organismes présentent une forme rubannée, une organisation de leur corps en segments et une tête appelée scolex (Colville et Berryhill 2007 ; Gibson et al. 2014 ; Mehlhorn 2016 ; Samour 2016). Leur cycle de vie inclut typiquement un ou deux hôtes intermédiaires et un hôte final (Gibson et al. 2014). Certains Cestoda sont zoonotiques, avec plusieurs espèces transmises via la consommation de poissons (Chai et al. 2005 ; Scholz et Kuchta 2016 ; Králová-Hromadová et al. 2021 ; Bardhan 2022 ; Kuchta et al. 2023).

(2) Les **Nematoda**, du grec *nēmat*, signifiant fil, présentent une morphologie cylindrique avec des extrémités effilées (Moravec 1994 ; Diemert 2012 ; Saari et al. 2019). Ils sont rencontrés dans la quasi-totalité des milieu terrestres et aquatiques. La plupart d'entre eux sont des organimes libres mais les Nematoda parasites exploitent une immense diversité d'hôtes, plantes et animaux (Moravec 1994 ; Bungiro et Cappello 2004). Les Nematoda sont des parasites très communs des poissons en eau douce, saumâtre et en milieu marin, chez lesquels ils peuvent être à l'origine de pathologies, aux stades larvaires comme au stade adulte (Moravec 1994). Ils constituent enfin un problème de santé publique, car certaines espèces infestent les êtres humains, qu'elles soient transmises pas le sol (Shumbej et al. 2015) ou d'origine zoonotique, acquises via l'alimentation par l'intermédiaire *e.g.* de poissons cru ou

insuffisamment cuit (Chai et al. 2005 ; Shamsi et Butcher 2011 ; Eiras et al. 2018 ; Ziarati et al. 2022 ; Nogrado et al. 2023).

(3) Les **Acanthocephala**, du grec *akantha*, épine et *kephale*, tête, sont des organismes pseudocoelomates dont les stades adultes vivent exclusivement dans l'intestin des vertébrés, auquel ils s'attachent par l'intermédiaire de leur proboscis retractable armé de crochets et épines. Ce taxon présente une diversité spécifique relativement faible, avec environ 1 200 espèces (Greiner et Mader 2006 ; Margulis et Chapman 2009 ; Berman 2012 ; Miller 2021).

(4) Les **Annelida** sont, pour la plupart, des organismes libres. La majorité des représentants parasites sont des ectoparasites hématophages faisant partie de la sous-classe des **Hirudinea**, communément appelés sangsues (Marchand 1994 ; Mehlhorn 2016). Ces organismes ont une paroi corporelle musculaire et striée ainsi que deux ventouses utilisées pour la locomotion, l'attachement à l'hôte et la nutrition (Kearn 2004 ; Nagasawa and Cruz-Lacierda 2004).

Outre les helminthes, une attention a été accordée à d'autres groupes d'organismes :

(5) Les **Copepoda** (Arthropoda) sont des organismes de petite taille rencontrés dans tout types d'écosystèmes aquatiques (Boxshall et Hayes 2019). Les Copepoda parasites sont généralement attachés à la surface de leur hôte ou abrités dans certains micro-habitats, *e.g.* les branchies ou les narines (Huys et Boxshall 1991*in* Hadfield 2019). Ils sont communs en aquaculture, où ils peuvent causer des mortalités et des pertes économiques (Johnson et al. 2004).

(6) Chez les **Mollusca**, des organismes parasites sont rencontrés chez deux classes, les **Gastropoda** et les **Bivalvia** (Marchand 1994, 2014). Les Bivalvia parasites les plus étudiés sont les Unionida dont le stade larvaire glochidium est un parasite des branchies, de la peau et des nageoires des poissons (Marchand 1994, 2014 ; Modesto et al. 2018 ; Haszprunar 2020). Les glochidia s'enkystent sur ces surfaces puis se métamorphosent en stade juvénile libre benthique.

2. Les introductions d'espèces et les transferts de parasites

2.1. Définitions

Les introductions d'espèces sont considérées comme l'une des problématiques majeures du 21ème siècle et l'un des principaux moteurs des transformations des écosystèmes à l'échelle mondiale (IPBES 2019). Une des inquiétudes liées à ce phénomène est que celui-ci est en constante augmentation depuis la fin du 20ème siècle, et qu'il est prévu qu'il continue à progresser dans le futur (Hulme 2009 ; Hulme et al. 2009 ; Pyšek et al. 2010 ; Seebens et al. 2017, 2018 ; Roy et al. 2023). Cette problématique a attiré l'attention des chercheurs qui ont proposé des définitions pour caractériser ce processus (Kolar et Lodge 2001 ; McGeoch et al. 2010 ; Blackburn et al. 2011 ; Simberloff et al. 2013). Les définitions retenues ici sont également celles employées par la Plateformes Intergouvernementale sur la Biodiversité et les Service Ecosystémiques (IPBES). Le terme d'invasion biologique décrit le processus de transport volontaire ou involontaire d'une espèce en dehors de son aire de répartition naturelle, du fait de l'action de l'Homme, et de son introduction dans une nouvelle aire où l'espèce peut s'établir et se répandre. Ce processus comporte plusieurs étapes (IUCN 2000 ; Boudouresque 2012 ; Roy et al. 2023) :

Une **espèce non-native** (aussi appelée non-indigènes, exotique ou alien, *non-native* ou *non-indigenous*) est une espèce arrivée dans une aire d'où elle était précédemment absente, et qui présente une discontinuité géographique avec l'aire d'origine de l'espèce. L'arrivée de cette espèce est le résultat, directement ou indirectement de l'action de l'Homme.

Une **espèce introduite** (établie ou naturalisée, *introduced, established*) est une espèce non-native qui a été naturalisée dans son aire d'arrivée : elle est capable d'y survivre, de se reproduire et de constituer de nouvelles populations en milieu naturel sans intervention humaine.

Une **espèce invasive** est une espèce non-native et introduite qui exerce un impact écologique, économique ou en termes de santé publique.

A ces catégorie s'en rajoute une dernière, celles des **espèces transformeuses**, qui en plus d'être invasives, se comportent comme des ingénieurs d'écosystèmes, et contribuent à

l'apparition d'un nouvel écosystème, différent de l'écosystème natif de la région d'accueil (Boudouresque et Verlaque 2012).

Les introductions d'espèces peuvent se produire à trois échelles spatiales : à une échelle inter-continentale, à une échelle intra-continentale et à petite échelle/échelle nationale ou régionale (Copp et al. 2005a).

2.2. Les causes et les conséquences

Les introductions d'espèces peuvent intervenir de manière volontaire ou accidentelle, et les vecteurs d'introductions peuvent être plus ou moins spécifiques au type de milieu dans lequel évoluent les espèces considérées. Certaines introductions ont eu lieu de manière délibérées, pour diverses raisons : culture d'une nouvelle espèce, abandon d'animaux de compagnie, volonté d'augmenter la richesse spécifique d'un milieu *e.g.* pour améliorer l'attractivité de la pêche récréative ou de la chasse, à des fins ornementales, de conservation, ou encore dans un but de contrôle biologique (*e.g.* des moustiques ou des plantes). Les évasions d'espèces rentrent, quant à elles, dans la catégorie des introductions involontaires intervenues après un déplacement volontaire des espèces : c'est le cas des espèces évadées d'aquacultures, d'élevages (*e.g.* fourrures), d'aquariums, de jardins ou jardineries ou encore de parcs animaliers. Enfin, une dernière catégorie est celle des espèces transportées de manière involontaire, ou dont le déplacement résulte d'actions humaines ayant impacté le milieu. Il est possible de citer dans cette catégorie les cas du *fouling* (organismes transportés après s'être fixé sur des substrats artificiels tels que la coque d'un bateau), des ballasts solides et des eaux de ballast, de la mise en place de canaux reliant des milieux marins ou dulçaquicoles. Enfin, on peut citer le cas du commerce international et du transport de marchandises (par bateau, avion ou par route), dans lesquelles des espèces animales ou végétales peuvent arriver de manière dissimulée, soit dans les marchandises, soit directement transportés par les passagers (Van der Velde et al. 2000 ; De Vaate et al. 2002 ; Copp et al. 2005b ; Bernauer et Jansen 2006 ; Hulme et al. 2008 ; Lambdon et al. 2008 ; Genovesi et al. 2009 ; Gherardi et al. 2009 ; Kark et al. 2009 ; Roques et al. 2009 ; Pöckl 2009 ; Leuven et al. 2009 ; Gozlan et al. 2010 ; Boudouresque 2012 ; Ellender et Weyl 2014 ; Piria et al. 2018 ; Tadese et Wubie 2021).

Les introductions d'espèces peuvent être lourdes de conséquences, tant en termes écologiques, qu'économiques ou sanitaires. Elles peuvent causer des **altérations d'habitats**, comprenant des modifications des réseaux trophiques, des cycles des nutriments pouvant emmener vers une eutrophisation, et des transferts d'énergie. Une autre conséquence connue est la **modification** ou l'**altération des interactions inter-spécifiques**, qui peuvent rassembler des processus tels que de la compétition pour une ressource trophique, une augmentation de la pression de prédation, ou une augmentation de la disponibilité en proie pour un prédateur. Sont également à noter les **impacts génétiques** que peuvent avoir les espèces introduites, au travers des phénomènes d'hybridation et d'introgression (Daszak et al. 2000 ; Courchamp et al. 2003 ; Clavero et Garcia-Berthou 2005 ; Cucherousset et Olden 2011 ; Boudouresque 2012 ; Ellender et Weyl 2014 ; Arndt et al. 2018 ; Tadese et Wubie 2021). L'impact écologique et sanitaire qui est considéré dans le cadre de la thèse présentée ici est la **co-introduction et le possible transfert de pathogènes, y compris de parasites**. Les impacts des introductions d'espèces ne sont pas limités aux conséquences écologiques de ces dernières, mais peuvent également se faire ressentir au niveau économique, avec des pertes annuelles dues aux espèces invasives estimées à $26{,}8.10^9$ $ à l'échelle mondiale (Diagne et al. 2021). De nombreux secteurs sont impactés, dont l'agriculture, la sylviculture et les pêcheries (Pimentel et al. 2005).

Dans le **cas des milieux insulaires**, les introductions d'espèces peuvent avoir des impacts particuliers. Les îles ont habituellement une diversité spécifique plus faible que le continent, et cet écart est d'autant plus marqué que la surface de l'île est faible (Whittaker et Fernández-Palacios 2007). Plusieurs théories ont été avancées pour expliquer cet effet : distance au continent qui influencerait l'arrivée d'espèces et taille de l'île qui pourrait impacter l'aire et la diversité des habitats disponibles, la quantité de ressources et les taux d'extinctions des espèces présentes (Whittaker et Fernández-Palacios 2007). Cette biodiversité insulaire a, de plus, été profondément impactée par les sociétés humaines depuis la préhistoire (Morgan et Woods 1986 ; Johnson et Stattersfield 1990 ; Pimm et Askins 1995 ; Boyer 2008). L'un des impacts les plus marqués de l'humain sur les milieux insulaires est l'extinction de nombreuses espèces. A titre d'exemple, plusieurs espèces de micro-mammifères corso-sardes, dont le mulot endémique corso-sarde *Rhagamys orthodon* (Hensel, 1856) et le lapin rat *Prolagus sardus* (Wagner, 1929), ont souffert des introductions successives du renard roux *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) et du chien *Canis lupus familiaris* (Linnaeus, 1758), à partir de 5 500 ans AEC, et de la pression de prédation supplémentaire qui en a résulté, puis de celle du rat noir *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) entre le 4ème et le 2nd siècle AEC et de la compétition

qu'il a engendré. Ces espèces ont ensuite été achevées par les déboisements massifs menés au premier millénaire (Vigne et Valladas 1996 ; Pascal et al. 2006).

Les particularités des milieux insulaires conduisent vers des défis spécifiques en termes de conservation : Welcomme faisait déjà remarquer en 1993 que les états insulaires faisaient partie des principales zones receveuses d'espèces aquatiques introduites (Welcomme 1993). Les espèces invasives constituent l'une des premières causes de l'érosion de la biodiversité, particulièrement dans les îles de Méditerranée (Cuttelod et al. 2009). Plus spécifiquement, l'introduction de poissons dulçaquicoles est l'une des premières causes de déclin de la faune aquatique (Cambray 2003 ; Clavero et Garcia-Berthou 2005). Il est donc primordial que, dans l'espace méditerranéen, qui héberge au minimum 253 espèces de poissons dulçaquicoles endémiques (Cuttelod et al. 2009), des études soient entreprises sur ce sujet.

2.3. Les introductions d'espèces piscicoles à l'échelle européenne et française

En Europe, la domestication et translocation de la carpe *C. carpio* par les Romains serait le premier cas d'introduction d'espèce piscicole (Balon 1995 ; Keith 1998). Les introductions auraient continué au 17ème siècle avec l'importation du carassin argenté *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) et du carassin doré *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) depuis les pisciculture d'Asie vers le Portugal, le Royaume-Uni, la France et l'Espagne avant de se répandre en Allemagne, aux Pays-Bas, en Russie et en Suède au début du 18ème siècle, puis en Lituanie et Hongrie à la fin du 18ème siècle (Copp et al. 2005a). Ces évènements, y compris ceux dus aux particuliers expliquent leur très large répartition en Europe (Copp et al. 2005b, a). Les introductions à grande échelle de poisons dulçaquicoles vers l'Europe ont été continues depuis le début du 19ème siècle, lors de l'importation depuis le continent nord-américain de plusieurs Centrarchidae, Salmonidae et Ictaluridae (Lehtonen 2002 ; Gherardi et al. 2009 ; Keller et al. 2009). Les introductions les plus récentes sont celles du goujon asiatique *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) (Gozlan et al. 2002 ; Cakic et al. 2004 ; Copp et al. 2005a), du dormeur de l'Amour *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Reshetnikov 2004 ; Copp et al. 2005a ; Pihlström et al. 2022 ; Šmejkal et al. 2023) et des Gobiidae Ponto-Caspien, considérée comme l'une des plus impressionnantes dans les eaux continentales européennes (Ahnelt et al. 1998 ; Stráňai and Andreji 2004 ; Copp et al. 2005a ; Grabowska 2005 ; Jurajda et al. 2005).

Les estimations de la quantité d'espèces de poissons dulçaquicoles introduites en Europe varient de 76 espèces, si l'on exclue les introductions intra-européennes, à 113-134 espèces lorsque celles-ci sont incluses (Holčík 1991 ; Welcomme 1992 ; Lehtonen 2002). Plus récemment, un total de 126 espèces a été avancé par García-Berthou et al. (2005), qui se sont basés sur la base de données des espèces aquatiques introduites de la Food and Agricultural Organization (FAO) (https://www.fao.org/fishery/en/introsp).

A l'échelle du territoire français, le nombre d'introductions de poissons dulçaquicoles est en perpétuelle augmentation (une cinquantaine d'espèces aux dernières estimations) (Keith et al. 1992, 2020 ; Tales et al. 1997 ; Keith 1998). Parmi ces espèces, certaines ne se sont pas acclimatées, certaines sont encore déversées et d'autres non, et d'autres encore sont acclimatées et forment des populations pérennes sans déversement (Keith et al. 2020). A ces espèces s'ajoutent en outre, ponctuellement des poissons issus de l'aquariophilie et relâchés illégalement dans le milieu naturel (Keith et al. 2020).

Les introductions d'espèces ont ainsi joué un rôle non négligeable dans la composition des peuplements piscicoles à l'échelle du territoire français, aboutissant à un accroissement artificiel de la diversité spécifique.

2.4. Co-introduction et transfert de parasites

Durant et suite à l'introduction d'une espèce-hôte, les systèmes hôtes-parasites sont susceptibles d'emprunter diverses trajectoires, détaillées ci-dessous.

(1) **L'espèce introduite ne co-introduit pas de parasites**. Il existe deux mécanismes par lesquels un parasite peut être perdu durant l'introduction de son hôte : soit le parasite « rate le bateau » (« *missing the boat* »), c'est-à-dire que les individus-hôtes introduits ne sont pas porteurs du parasite, soit le parasite « se noie à l'arrivée » (« *drowning on arrival* »), c'est-à-dire qu'il s'éteint rapidement après son arrivée, faute de conditions environnementales adéquates, ou hôtes intermédiaires ou finaux compétents (Torchin et al. 2003 ; Dunn 2009 ; MacLeod et al. 2010). Ces deux mécanismes contribuent à la diminution de la richesse parasitaire chez les hôtes non-natifs, ce qui a pour effet de « libérer l'espèce introduite de ses ennemis » (*Ennemy Release Hypothesis*, ERH) et joue souvent un rôle dans le succès d'une introduction (Keane et Crawley 2002 ; Torchin et al. 2003 ; Dunn 2009).

Le cas du tilapia du Mozambique *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) est un exemple de perte de parasites liée à l'introduction (Firmat et al. 2016). En effet, alors que dans son aire native ce poisson présente jusqu'à six espèces de Monogenea branchiaux, aucune n'a été observée dans son aire d'introduction en Nouvelle Calédonie. Cette observation a été attribuée à plusieurs facteurs : un goulet d'étranglement (faible effectif de la population introduite), l'absence probable de plusieurs évènements d'introduction et la présence d'eaux saumâtres pouvant contribuer à une perte naturelle des parasites (Firmat et al. 2016).

(2) **L'espèce introduite arrive dans son aire receveuse avec des parasites nouveaux**. Le processus d'arrivée d'un parasite avec son hôte est nommé **co-introduction** (Taraschewski 2006 ; Ellender et Weyl 2014 ; Lymbery et al. 2014 ; Goedknegt et al. 2016 ; Arndt et al. 2018 ; Tadese et Wubie 2021). D'après les estimations, en moyenne, pour chaque espèce libre introduite dans une nouvelle aire, deux espèces parasites sont co-introduites (Torchin et al. 2003). Suite à une co-introduction, deux cas de figures sont possibles :

(2.1) **Il n'y a pas de transfert de parasite depuis l'hôte introduit vers une espèce native**. Le parasite nouvellement introduit ne se transmet pas aux espèces natives pour des raisons de spécificité d'hôte, et il peut continuer à se répandre dans sa nouvelle aire de répartition en infestant uniquement son hôte d'origine.

(2.2) **Il y a un transfert de parasite depuis l'hôte introduit vers une espèce native**. le transfert de l'hôte introduit vers l'hôte natif se produit, selon un mécanisme nommé ***spillover*** (Daszak et al. 2000 ; Prenter et al. 2004 ; Lymbery et al. 2014). Ce mécanisme est susceptible d'avoir un impact particulièrement marqué en raison de l'absence de co-évolution entre un parasite nouvellement introduit et un hôte natif, naïf du point de vue immunitaire (Gozlan 2008) et peut conduire à des épidémies de maladies parasitaires (Kennedy 2001).

Un exemple largement connu de *spillover* est le cas du Nematoda *A. crassus*, parasite dont l'hôte d'origine est l'anguille japonaise *A. japonica* mais co-introduit en Europe dans les années 1980 (Taraschewski 2006). Il s'est ensuite répandu dans l'aire de répartition de son nouvel hôte, l'anguille d'Europe *A. anguilla*, en Europe et en Afrique du Nord (*e.g.* Kirk 2003 ; Gargouri Ben Abdallah et Maamouri 2006 ; Loukili et Belghyti 2007 ; Lefebvre et al. 2013).

(3) **Il y a un transfert de parasite déjà présent dans l'aire receveuse vers une espèce introduite**. Les espèces introduites font souvent l'acquisition de parasites natifs ou précédemment introduits dans leur aire d'introduction. Il peut arriver qu'ils finissent par héberger une parasitofaune plus diverses que leur conspécifiques vivant dans leur aire

d'origine. Ces parasites sont principalement des généralistes et des stades larvaires, plus adaptés à l'infestation d'hôtes nouveaux (Poulin et Mouillot 2003 ; Prenter et al. 2004 ; Kvach et Stepien 2008 ; Ondračková et al. 2021).

Cette acquisition de nouveaux parasites peut avoir des conséquences sur l'expansion d'une espèce introduite (Chalkowski et al. 2018). On peut parler de ***suppressive spillover*** lorsqu'un parasite natif ou non-natif infeste un hôte non-natif et exerce une pathogénicité suffisante pour l'empêcher de se répandre et devenir invasif (Chalkowski et al. 2018).

Lorsqu'une espèce non-native se révèle être un hôte compétent pour un parasite déjà présent dans le milieu, il peut en résulter une plus grande opportunité pour le parasite d'impacter les hôtes natifs. Ce phénomène est connu sous le nom de ***spillback*** (Kelly et al. 2009). Imbriqué dans ce dernier, la **facilitation de maladie** est un concept décrit de manière relativement récente par Chalkowski et al. (2018). Un *disease facilitator* est une espèce introduite qui augmente la probabilité d'infestation par des parasites natifs ou non-natifs, soit par amplification en servant de réservoirs ou de vecteurs, soit mécaniquement, en augmentant la prévalence du parasite via une altération mécanique de l'habitat améliorant l'habitat pour le parasite ou via un transfert physique (comme vecteur mécanique).

Un exemple de *spillback* est offert par l'étude des Gobiidae Ponto-Caspiens dans la Morava (République Tchèque). En effet, il a été montré que ces poissons introduits jouaient un rôle dans la dynamique du Digenea *Bucephalus polymorphus* von Baer, 1827 en augmentant sa transmission vers les prédateurs natifs (Ondračková et al. 2015).

A l'opposé, un hôte non-natif peut également jouer un rôle de puit en étant peu adapté à l'exploitation par le parasite, et ainsi réduire la transmission du parasite vers l'hôte natif au travers d'un **effet de dilution** (Kopp et Jokela 2007 ; Dunn 2009).

Dans le cadre de co-introductions et de transferts de parasites, les conséquences peuvent être d'autant plus problématiques lorsque les parasites concernés peuvent être transmis entre l'animal et l'humain. On parle alors de **parasites zoonotiques** (World Health Organization 2012 ; Chomel 2014 ; Mehlhorn 2016). Le cas des zoonoses est l'un des exemples les plus marquants de l'interdépendance entre la santé humaine, la santé animale et la santé des écosystèmes formalisée par le concept **One Health**. Ce concept consiste en une approche intégrée et unificatrice dont l'objectif est d'équilibrer et d'optimiser de façon durable la santé humaine, animale et écosystémique. Cette approche reconnait que la santé des êtres humaines,

celle des animaux sauvages et domestiques et celle de l'environnement sont étroitement liées et interdépendantes (Figure 3) (Adisasmito et al. 2022 ; Tulchinsky et al. 2023).

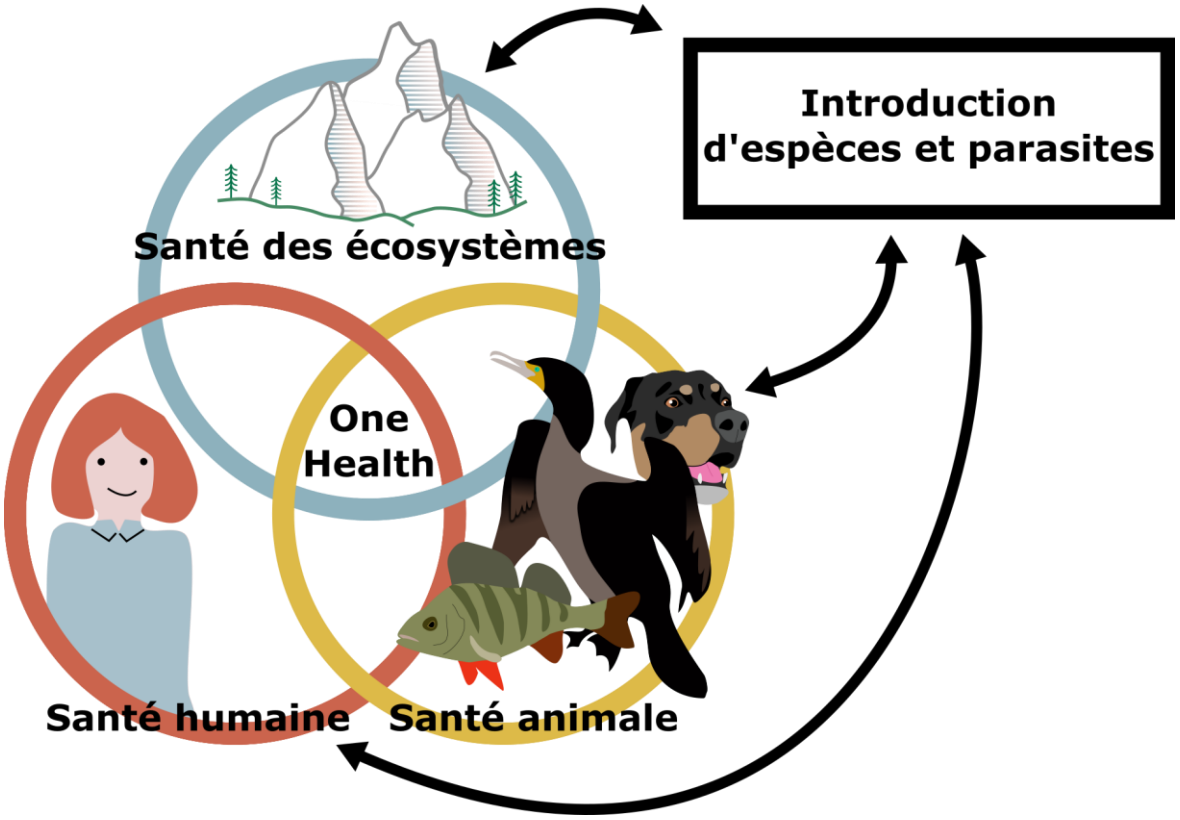


Figure 3. Concept One Health, représentation de l'interdépendance entre la santé des écosystèmes, la santé humaine et la santé animale

3. La Corse, un peuplement piscicole particulier et des parasites encore trop peu étudiés

3.1. La Corse dans l'espace méditerranéen

Avec près de 5 000 îles et îlots, la Méditerranée se place parmi les plus importants groupements d'habitats insulaires au monde. L'espace méditerranéen constitue un hotspot de biodiversité et ses îles hébergent de très nombreuses espèces endémiques et servent de laboratoires naturels en science de l'évolution (Myers et al. 2000 ; Cuttelod et al. 2009). La Corse fait partie de l'écorégion de Méditerranée nord-occidentale (Figure 4), qui rassemble l'Espagne du sud, de l'est, de l'ouest et la côte Cantabrique, ainsi que le Languedoc, la péninsule et les îles Italiennes (Abell et al. 2008). Cette écorégion est caractérisée par une

richesse en poissons dulçaquicoles certes relativement faible, mais comptant un grand nombre d'espèces menacées. Parmi celles-ci, de nombreuses sont des endémiques locales limitant leur aire de répartition à un nombre restreint de sources, ruisseaux ou rivières (Barrios et al. 2014).

Au niveau biogéographique, la Corse est un fragment continental, aussi appelé micro-continent. Autrefois rattaché au continent, ce type d'île s'en est détaché sous l'influence du mouvement des plaques tectoniques, emportant avec lui les espèces y vivant. De nos jours, la Corse se situe à 160 km des côtes françaises, et à 90 km de la côte italienne, le plus proche territoire continental. Sous l'effet de l'isolement, la faune est caractérisée à la fois par la persistance de certaines espèces et le développement de nouvelles (Whittaker et Fernández-Palacios 2007). L'isolement de la Corse du continent remonte au détachement de la micro-plaque corso-sarde de la plaque européenne durant l'ère tertiaire. L'île est restée depuis séparée du continent et aucun contact avec le continent n'a eu lieu a minima depuis le Pléistocène supérieur, il y a 130 000 ans. Selon les époques, la distance entre les deux côtes a fluctué entre 30 et 80 km. La Corse et la Sardaigne ont été réunies à chaque épisode de régression marine, et les deux îles ne sont séparées que depuis la dernière transgression marine ayant eu lieu au quaternaire, avant le début de l'Holocène (Vigne 1988 ; Pascal et al. 2006).

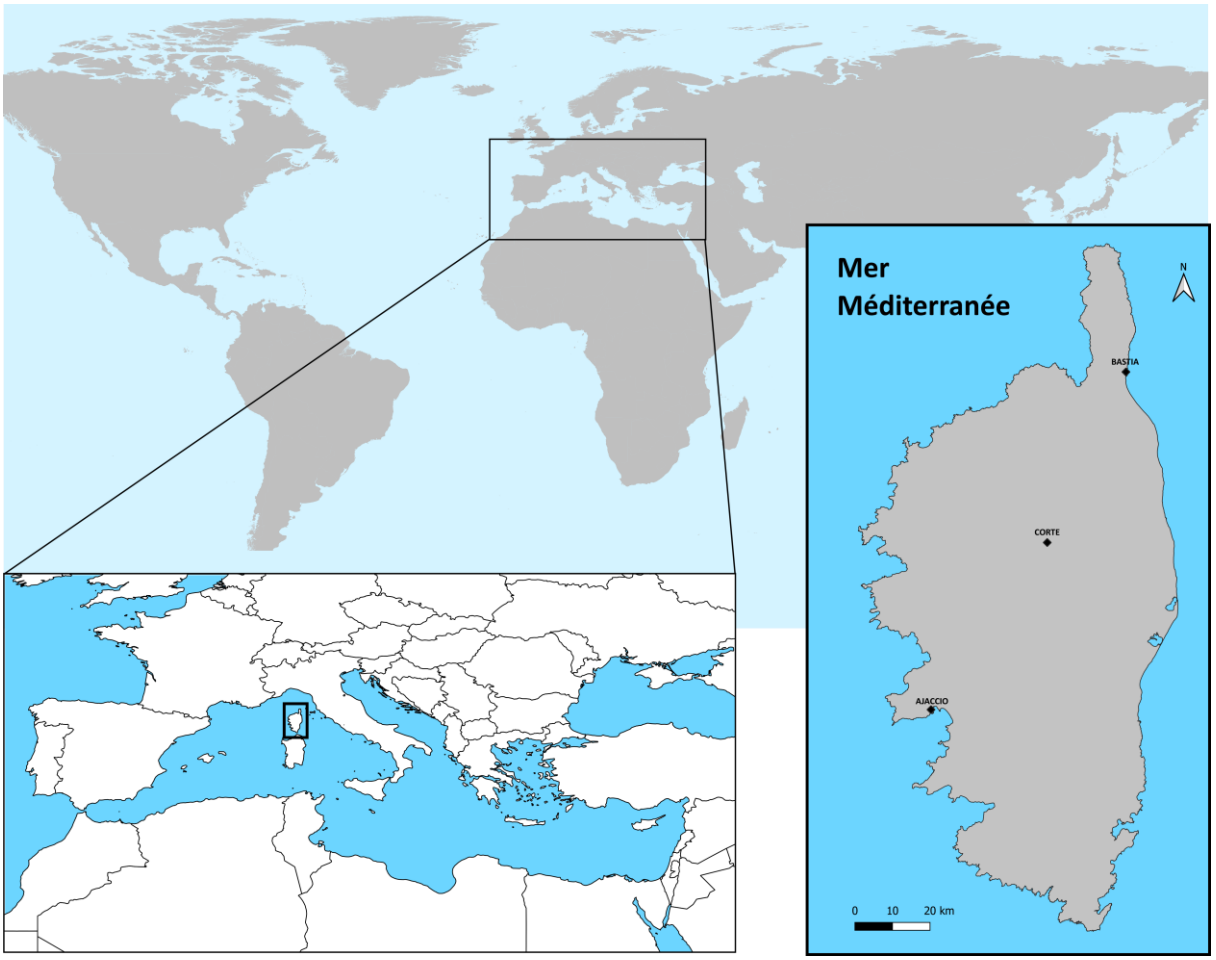


Figure 4. Localisation de la Corse dans l'espace Méditerranéen et mondial

3.2. Le peuplement piscicole natif et sa parasitofaune

Le réseau hydrographique est particulièrement dense et comporte 3 000 km de cours d'eau. Ces derniers sont l'habitat d'une faune piscicole particulière, caractérisée par des lacunes faunistiques notables. L'absence de Cyprinidae natifs a par exemple été rapportée très tôt dans l'étude des peuplements piscicoles de l'île : plusieurs espèces, telles que le barbeau méditerranéen *Barbus meridionalis* Risso, 1827 et le blageon *Telestes souffia* (Risso, 1827) pourtant naturellement présents dans la région ibéro-franco-italienne, sont complétement absents de l'île (Roule 1933). Ainsi, par rapport aux communautés piscicoles peuplant les rivières côtières de la région méditerranéenne, les communautés piscicoles de Corse montrent un appauvrissement de 52 %, et bien que l'amont des cours d'eau présentent des communautés similaires, l'aval hébergent plus d'espèces euryhalines en provenance de la mer (Changeux 1998).

La faune piscicole native de Corse est composée de seulement quatre espèces (Roule 1933; Roche et Mattei 1997; Roché 2001). Ces espèces appartiennent toutes à des familles fondamentalement marines (Pascal et al. 2006).

(1) La truite commune, *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 (Figure 5a.) est un Salmonifomes, Salmonidae dont l'aire de répartition s'étend en Europe et en Asie, dans les bassins de l'Atlantique, de la mer du Nord, de la mer Blanche et de la mer Baltique. Elle est présente en Islande et dans les cours d'eau les plus septentrionaux du Royaume-Uni (Svetovidov 1984). Au cours du siècle dernier, son aire de répartition s'est étendue avec l'introduction de populations discontinues sur tous les continents excepté l'Antarctique (MacCrimmon and Marshall 1968). En Corse, *S. trutta* est une des espèces sur laquelle est basée la zonation piscicole des cours d'eau. Elle est présente jusqu'à une altitude relativement faible dans l'aval des cours d'eau par rapport à ses conspécifiques peuplant les cours d'eau d'Europe continentale, ce qui peut être considéré comme une caractéristique. Ce phénomène est probablement dû l'absence de compétiteurs tels que les Cyprinidae rhéophiles qui peuplent habituellement la partie inférieure des cours d'eau (Changeux 1998).

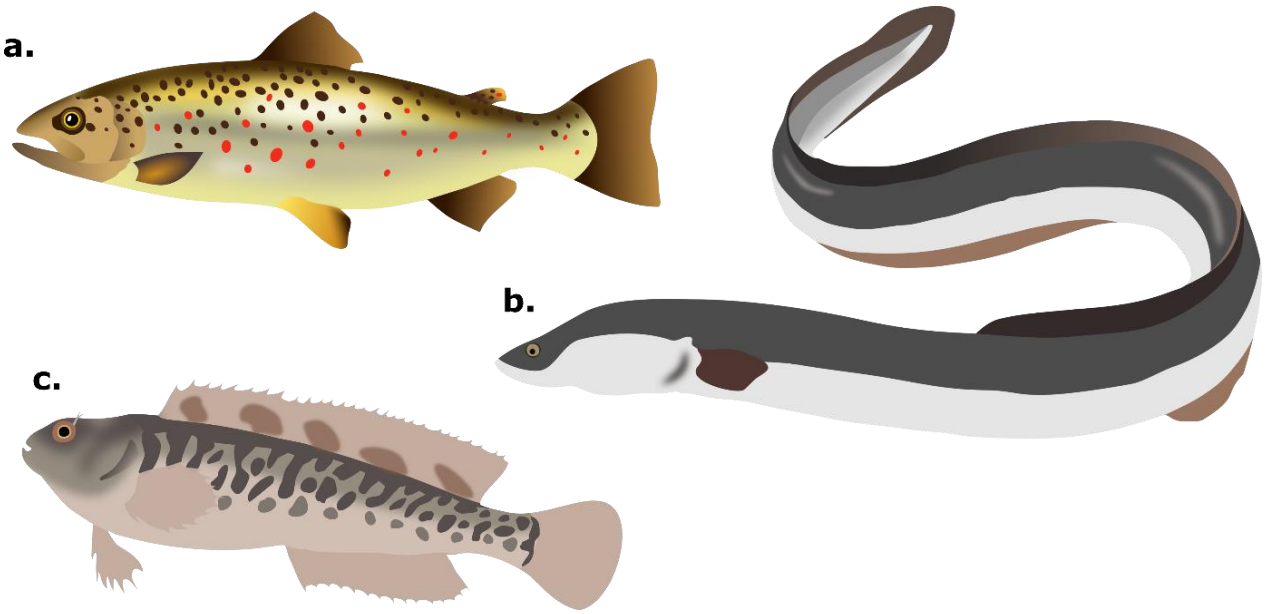


Figure 5. Principaux poissons natifs des cours d'eau de Corse : a. *Salmo trutta*, b. *Anguilla anguilla*, c. *Salariopsis fluviatilis*

Cette espèce est très adaptable à son milieu et le polymorphisme sur la livrée et la taille atteinte à l'âge adulte est élevé, ce qui a rendu sa systématique complexe et confuse (Keith et al. 2020).

Le statut taxonomique des truites eurasiatiques est d'ailleurs continuellement révisé. Jusqu'à récemment, il était admis que trois lignées génétiques de *S. trutta* sont présentes en Corse : la lignée méditerranéenne, la truite ancestrale corse qui appartient à la lignée adriatique, et la lignée atlantique, introduite par les Associations Agrées de Pêche et de Pisciculture et qui est une souche de pisciculture (Roché 2001 ; Keith et al. 2020). Cependant, les analyses les plus récentes menées sur la génétique des *S. trutta* de Corse ont montré la présence des souches adriatique, marbrée et méditerranéenne (Delling et al. 2020).

Salmo trutta est le seul poisson des eaux douces de Corse dont la parasitofaune avait déjà fait l'objet d'une investigation approfondie et minutieuse. En effet, il a été montré au cours d'une thèse de doctorat (Quilichini 2007 ; Quilichini et al. 2007 ; Quilchini et al. 2010) que cette espèce hébergent sur l'île sept espèces de parasites (Nematoda et Digenea). Entre 2004 et 2007, dans les principaux cours d'eau de Corse, sept espèces d'helminthes ont été recensées chez ce poisson : un Monogenea du genre *Gyrodactylus*, quatre Digenea, *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900), *Nicolla testiobliqua* (Wisniewski, 1933), *Nicolla wisniewskii* (Slusarski, 1958) et *Plagioporus stefanskii* Slusarski, 1958, et deux Nematoda, *Rhabdochona gnedini* Skrjabin, 1948 et *Spinitectus gordoni* Cordero del Campillo & Alvarez Pellitero, 1976 (Quilichini 2007 ; Quilichini et al. 2007 ; Quilchini et al. 2010). Il est nécessaire de préciser que *Gyrodactylus* est à l'origine de pathologies dans des populations de truites présentant un génotype de truites sauvages dites « de souche corse ». Il est supposé que ces parasites puissent jouer un rôle contre le maintien de la biodiversité en impactant négativement ces truites d'intérêt patrimonial. Pour cette raison, il est intéressant d'approfondir l'étude de la parasitologie de cette espèce, qui fera l'objet d'une attention particulière au cours du travail présenté ici.

(2) L'anguille d'Europe, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) (Figure 5b.) est un Anguillifomes, Anguillidae dont l'aire de répartition s'étend des côtes atlantiques, de la Floride au Groenland et du Sénégal à la Scandinavie, mer Méditerranée et mer Noire, ainsi qu'en Afrique du nord (Corolla et al. 2020). Elle joue un rôle pivot au sein du réseau trophique, en permettant le transfert de matière organique de ses proies (poissons osseux, crustacés benthiques et planctoniques, mollusques, insectes) vers ses prédateurs (poissons osseux, oiseaux piscivores et mammifères marins).

Anguilla anguilla est un Teleostei catadrome, au cycle de vie particulier. Les adultes débutent leur migration de reproduction en automne chaque année et parcourent de 5 000 à 10 000 km en fonction de leur point de départ, afin de rejoindre la mer des Sargasses qui est leur lieu de

reproduction hypothétique (Schmidt 1912 ; Righton et al. 2016). Les larves leptocéphales naissent en mer des Sargasses au printemps et entreprennent une migration qui dureraient environ 1,5 ans vers les côtes européennes et nord-africaines (Bonhommeau et al. 2010 ; Zenimoto et al. 2011). Les leptocéphales se métamorphosent en civelles puis en juvéniles, qui migrent en eau douce et deviennent des anguilles jaunes (Pike et al. 2020). Cette phase dure jusqu'à l'argenture des anguilles, durant leur migration d'avalaison, qui survient à un âge variable, de 4 à 20 ans chez les femelles et de 2 à 15 ans chez les mâles (Durif et al. 2009b).

Cette espèce exploitée commercialement subit un déclin depuis quatre décennies, et a connu une diminution de 50 à 80 % depuis les années 1980, pour les anguilles jaunes comme pour les argentées. Ce déclin est à l'origine de son classement en tant qu'espèce en danger critique d'extinction par l'UICN (Dekker 2004 ; Jacoby et Gollock 2014 ; Pike et al. 2020). Autre conséquence de la chute de sa population, la publication par la Commission européenne d'un règlement (EC 2007) établissant un cadre pour la protection et l'utilisation durable du stock d'anguilles européennes : il est exigé de tous les états membres de l'Union Européenne la préparation d'un plan de gestion de l'anguille par bassin hydrographique, dont le but est de réduire les mortalités anthropiques. Plusieurs menaces, anthropiques et naturelles, pèsent sur *A. anguilla* : barrières à la migration, changement climatique et modifications des courants océaniques, perte et dégradation d'habitat, pollution, prédation, exploitation et commerce légal et illégal, espèces invasives non parasites, maladies et parasites (Miller et al. 2016 ; Drouineau et al. 2018 ; Pike et al. 2020).

En Corse, la parasitologie d'*A. anguilla* a fait l'objet de deux études et d'une thèse de doctorat dans deux lagunes de la Plaine Orientale (Caillot et al. 1999 ; Ternengo et al. 2005 ; Filippi 2013). Entre 2009 et 2013, 13 espèces de parasites ont été observées chez l'anguille au cours de la thèse de Jean-José Filippi : 1 Copepoda, 3 Cestoda, 3 Digenea, 1 Monogenea, 2 Acanthocephala et 3 Nematoda (Filippi 2013 ; Filippi et al. 2013). Les parasites les plus notables retrouvés lors de cette étude sont deux espèces invasives, le Nematoda *A. crassus* et le Monogenea *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin & Sproston, 1948). *A. crassus* impacte négativement la santé de son hôte puisque de nombreux symptômes liés à son infestation on été mis en évidence, notamment sur la vessie natatoire (*e.g.* Schabuss et al. 2005 ; Palstra et al. 2007 ; Neto et al. 2010 ; Newbold et al. 2015 ; Schneebauer et al. 2016). *Pseudodactylogyrus* quant à lui est connu pour causer des problème en aquaculture (jusqu'à 90 % de mortalité en l'absence de traitement) (Kennedy 2007 ; Buchmann 2012). A ce jour, il n'existe aucune donnée sur la parasitofaune d'*A. anguilla* dans les eaux douces de Corse. Au

vu de cette absence de données en eau douce et de l'intérêt du suivi des parasites invasifs signalés dans les lagunes, cette espèce fera l'objet d'une attention particulière dans le cadre de cette étude.

(3) La blennie fluviatile, *Salariopsis fluviatilis* (Asso, 1801) syn. *Salaria fluviatilis* (Asso, 1801) (Figure 5c.) est un Blenniiformes, Blenniidae périméditerranéen du fleuve Guadiana à l'ouest au Jourdain à l'est. En France continentale, l'espèce est restreinte aux fleuves méditerranéens et à la Garonne, où elle a été introduite via le Canal du Midi. En Corse, *S. fluviatilis* est fréquente dans les grands fleuves côtiers où elle est très abondante jusqu'à 200 m d'altitude, voire plus (jusqu'à 450 m dans le bassin du Golo) (Roché 2001 ; Keith et al. 2020). L'espèce n'est pas prisée par les pêcheurs mais ses populations sont fragmentées et menacées par la dégradation des habitats (aménagement des cours d'eau, envasement lié aux gravières). Aucune donnée n'est disponible concernant la parasitofaune sauvage de cette espèce. Les seules informations existantes concernent des infestations expérimentales par des glochidies de la grande mulette *Pseudunio auricularius* (Spengler, 1793) et de la mulette méridionale *Unio mancus* Lamarck, 1819 (Altaba et López 2001 ; Araujo et al. 2001, 2017).

(4) L'épinoche, *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 est un Perciformes, Gasteroidae commun dans le nord des continents eurasiatique et américain, dans les plaines et la zone côtière. En France, l'espèce peuple la moitié du pays et est restreinte à quelques marais et dans le bas de certains cours d'eau. En Corse, *G. aculeatus* est très localisée et se trouve uniquement dans le bas des fleuves côtiers de la plaine orientale : l'Abatesco et le Fium'Orbo. Ces populations relictuelles peu abondantes semblent quasi-éteintes (Roché 2001 ; Keith et al. 2020). Aucune donnée n'est disponible concernant la parasitologie de cette espèce en Corse. Ce poisson est néanmoins un modèle apprécié en parasitologie en raison de son aire de répartition large et de la facilité avec laquelle il peut être élevé (Barber 2013). L'étude des relations hôte-parasite chez cette espèce a permis de nombreuses avancées en écologie parasitaire (Barber 2013).

Une dernière espèce native est rencontrée dans les eaux saumâtres : il s'agit de l'aphanius de Corse, *Aphanius fasciatus* (Valenciennes, 1821), un Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae présentant une vaste répartition en Méditerranée orientale. La Corse constitue sa limite septentrionale de répartition. Il est considéré comme une espèce rare, dont les densités de population sont variables en fonction des milieux, et qui pourrait être menacé par les pollutions domestiques et agricole des étangs littoraux, ainsi que l'anthropisation de ces derniers (Roché 2001).

A ces espèces dulçaquicoles et saumâtres s'ajoutent plusieurs espèces marines remontant ponctuellement les estuaires et pouvant se rencontrer dans la partie inférieure des cours d'eau. Parmi celles-ci, on peut notamment citer l'athérine de Boyer, *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Atheriniformes, Atherinidae)

3.3. Les espèces de poissons introduits et leur parasitofaune

Les introductions d'espèces viennent ajouter une complexité supplémentaire à celle du réseau hydrographique : celle de la composition de ses peuplements piscicoles. En effet, de nombreuses espèces de Teleostei sont arrivées en Corse, au cours de vagues d'introductions successives, contrôlées ou non, dans les cours d'eau et les plans d'eau de l'île. En Corse, les premières introductions d'espèces piscicoles remontent à la fin du 19ème siècle, avec l'acclimatation et le développement de **la gambusie *Gambusia holbrooki*** Girard, 1859. Elle a depuis été observée dans les canaux de drainage et les parties inférieures des cours d'eau en communication, ainsi que dans les secteurs littoraux en relation avec les estuaires des fleuves côtiers. Cette introduction s'est déroulée dans le cadre d'un programme de lutte contre le paludisme motivé par la voracité de *G. holbrooki* envers les larves de moustiques (singulièrement les anophèles) vecteurs de cette maladie. *G. holbrooki* ne semble pas avoir eu d'impact sur les peuplements piscicoles déjà présents. Par ailleurs, libérée de ses prédateurs, l'espèce a connu des développements non négligeables localement *e.g.* dans la retenue de barrage de Codole (Roche et Mattei 1997).

Ensuite, à partir des années 1970, plusieurs opérations d'introduction ont eu lieu, dont l'objectif était de créer des peuplements dans plusieurs lacs d'altitude et dans plusieurs retenues collinaires créées pendant la valorisation agricole de la plaine orientale.

La première opération a été menée de manière conjointe entre la Fédération Interdépartementale pour la Pêche et la Protection des Milieux Aquatiques et le Parc Naturel Régional, dans huit lacs d'altitude et a consisté en déversements de ***S. trutta* d'élevage** et d'**ombles de fontaine *Salvelinus fontinalis*** (Mitchill, 1814). Certains de ces lacs n'hébergeaient aucun peuplement piscicole tandis que d'autres abritaient des populations de *S. trutta* autochtones. Les études de suivis menées dans les années 1980 ont montré que ces tentatives d'introduction s'étaient soldées par un échec dans les lacs de Gloria, du Rotondo et de Bracca, et par un déclin des populations introduites dans le lac de Capitello (Gauthier et al.

1984 ; Roche et Mattei 1997). A l'opposé, des populations de *S. fontinalis* ont réussi à s'établir dans les lacs de Melo et Bastani. Dans le lac de Melo, ce succès a contribué à la disparition de la population de *S. trutta* autochtone qui y résidait. Il est intéressant de préciser que son impact ne s'est pas limité aux populations de *S. trutta* autochtones, puisque des analyses de contenus stomacaux ont montré que *S. fontinalis* exerçait une pression de prédation sur l'euprocte de Corse *Euproctus montanus* (Savi, 1838), une espèce de Salamandridae endémique.

La deuxième opération avait pour but de créer une seconde catégorie piscicole dans les réservoirs de Peri, de Teppe-Rosse et d'Alzitone, trois plans d'eau situés dans la plaine orientale et n'étant pas en communication avec le réseau hydrographique. Cette opération concernait plusieurs espèces : **le gardon *Rutilus rutilus*** (Linnaeus, 1758) (Figure 6a), **le rotengle *Scardinius erythrophthalmus*** (Linnaeus, 1758), **la tanche *Tinca tinca*** (Linnaeus, 1758), **la carpe commune *Cyprinus carpio*** Linnaeus, 1758 et **le sandre *Sander lucioperca*** (Linnaeus, 1758). Ces espèces auraient ensuite été disséminées de manière non-contrôlée par les pêcheurs dans plusieurs milieux : les retenues de barrage de Tolla et de l'Ospedale, les gravières abandonnées *e.g.* de Porto-Vecchio, ou en activité *e.g.* dans la Gravona, ainsi que dans la partie inférieure de fleuves comme la Gravona et le Tavignano (Roche et Mattei 1997 ; Roché 2001).

Il faut également noter que des introductions incontrôlées, en dehors de tout programme, ont également eu lieu. C'est le cas pour **le carassin doré *Carassius auratus*** (Linnaeus, 1758), **le carassin commun *Carassius carassius*** (Linnaeus, 1758), **la perche *Perca fluviatilis*** Linnaeus, 1758, **le brochet commun *Esox lucius*** Linnaeus, 1758, **les goujons *Gobio* spp.** (Figure 6b), **le chevaine *Squalius cephalus*** (Figure 6c), **le poisson-chat *Ameiurus melas*** (Rafinesque, 1820) et **la grémille *Gymnocephalus cernua*** (Linnaeus, 1758). **L'esturgeon commun *Acipenser sturio*** Linnaeus, 1758 aurait été présent dans la Gravona en raison d'échappées depuis une pisciculture de la commune de Bocognano et a été capturé une fois dans la réserve de Guazza dans le bassin du Golo. Cette espèce n'a cependant plus été signalée par la suite et serait vraisemblablement absente des eaux douces de l'île actuellement. **La truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*** (Walbaum, 1792) a fait l'objet de déversements réguliers par les associations agrées de pêche afin de développer la pêche récréative, mais l'espèce ne s'est pas acclimatée dans la région. La présence du **blageon *Telestes souffia*** (Risso, 1827) a été notée une seule fois (en 2016 dans le Taravo) dans le cadre d'une pêche de suivi OFB. L'introduction des **vairons *Phoxinus* spp.** (Figure 6d) est parmi les plus récentes en Corse. Ces espèces se sont bien acclimatées et forment maintenant des populations denses

dans de nombreux cours d'eau de l'île. L'introduction la plus récente semble être celle du **goujon asiatique *Pseudorasbora parva*** (Temminck & Schlegel, 1846) qui est présent notamment dans la retenue de barrage de Calaccucia.

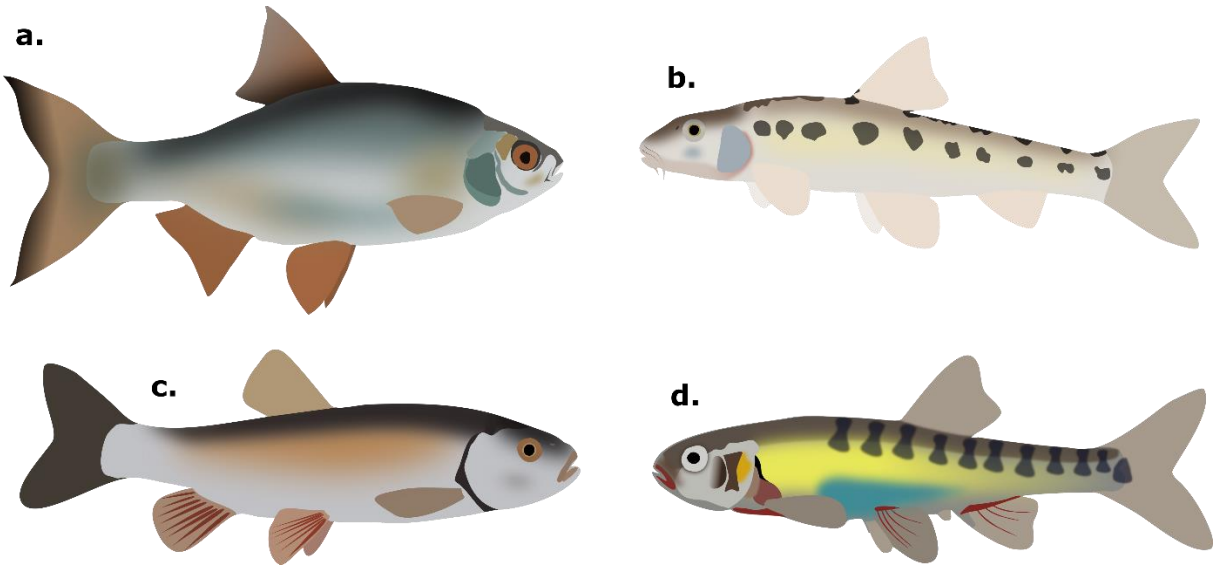


Figure 6. Quelques exemples de poissons introduits dans les cours d'eau de Corse : a. *Rutilus rutilus*, b. *Gobio gobio*, c. *Squalius cephalus*, d. *Phoxinus* sp.

Les seuls poissons introduits dans les eaux douces de Corse et pour lesquels des données parasitologiques sont :

(1) Les deux Salmonidae *O. mykiss* et *S. fontinalis* qui ont été étudiés lors du doctorat de Yann Quilichini. Le Digenea *C. metoecus*, le Nematoda *R. gnedini* et des larves non déterminées de Nematoda ont été observées chez *O. mykiss* tandis que chez *S. fontinalis*, seules des larves indéterminées de Nematoda ont été détectées (Quilichini 2007).

(2) Le goujon asiatique *P. parva* et un *Phoxinus* non identifié chez lesquels a été détecté l'agent rosette *Sphaerothecum destruens* Arkush, Mendoza, Adkison & Hedrick, 2003 un Ichthyosporea pathogène invasif (Gozlan 2019 ; Combe et al. 2022).

Les introductions des *Gobio* spp. et des *Phoxinus* spp. sont des cas particuliers, dans la mesure où il s'agit d'espèces cryptiques, c'est-à-dire plusieurs espèces incorrectement identifiées comme appartenant à la même espèce. En effet, deux espèces de *Gobio*, **le goujon *Gobio gobio*** (Linnaeus, 1758) et **le goujon occitan *Gobio occitaniae*** Kottelat & Persat, 2005 ont été introduites en Corse. Concernant le vairon, il a été montré récemment que deux espèces distinctes avaient été introduites en Corse (Denys et al. 2020) : **le vairon de la Manche *Phoxinus phoxinus*** (Linnaeus, 1758), introduit dans le Golo, et **le vairon de la Garonne**

Phoxinus dragarum Denys, Dettai, Persat, Daszkiewicz, Hautecoeur & Keith, 2020, introduit dans le Tavignano. Ces espèces sont difficiles à distinguer sur critères morphologiques et il n'est possible de les distinguer de manières fiables que lorsque les adultes arborent leur livrée nuptiale. Pour cette raison, lors des pêches annuelles de suivi piscicole menées en Corse dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) de l'Union Européenne, les *Phoxinus* ont tous été considérés comme appartenant à l'espèce *P. phoxinus*. En raison de ces difficultés, l'estimation fréquemment avancée d'une vingtaine d'espèces introduites dans les cours d'eau de l'île est une sous-estimation, et le nombre d'espèces, soit introduites et s'étant maintenues, soit non-natives ne s'étant pas maintenues serait au nombre de 24.

En raison de la problématique taxonomique existant sur l'hôte, de la large répartition de ses populations et de l'absence de données parasitologiques en Corse, les vairons *Phoxinus* ont été sélectionnés comme modèle d'étude. Les goujons et le chevaine ont également été ciblés, dans une moindre mesure, en raison de l'absence de données sur leur parasitofaune en Corse.

4. Problématique, objectifs et organisation de la thèse

Comme il a été expliqué dans la partie précédente, les vagues successives d'introductions d'espèces piscicoles dans les eaux douces de Corse ont contribué à rendre les Teleostei natifs très minoritaires du point de vue de la diversité spécifique. Une inquiétude émergeant de cette situation est liée au risque de co-introduction de pathogènes, notamment de parasites, en même temps que les espèces piscicoles. En effet, des parasites nouvellement introduits pourraient se montrer bien plus virulents envers les populations natives, du fait de l'absence de co-évolution entre eux. A l'inverse, les poissons introduits pourraient acquérir des parasites dans leur nouveau milieu. L'étude des ces phénomènes passe nécessairement par une meilleure connaissance des parasites présents chez les différentes espèces piscicoles peuplant le réseau hydrographique insulaire.

L'évitement de nouvelles introductions et l'atténuation des impacts des espèces déjà introduites préoccupent de plus en plus les gestionnaires de l'environnement, tant acteurs locaux que services de l'état, et ces problématiques requièrent une base scientifique.

Les problématiques auxquelles nous avons souhaité répondre au cours de cette thèse ont donc été les suivantes :

- Quelle est la composition de la parasitofaune des principales espèces piscicoles natives et introduites dans les cours d'eau de Corse ?
- Y-a-t-il des parasites de poissons susceptibles de présenter des risques en termes de santé animale ou humaine en Corse ?
- Existe-t-il des transferts de parasites des poissons introduits vers les natifs, ou inversement ?

Afin d'explorer ces problématiques, plusieurs objectifs ont été définis :

- Suivre et approfondir l'études des parasites signalés précédemment chez les principales espèces natives (anguille d'Europe et truite), notamment ceux à l'origine de pathologie chez ces espèces et/ou étant reconnus comme invasifs.
- Aborder pour la première fois l'étude des parasites présents chez les espèces natives jusque-là délaissées (blennie fluviatile et athérine) ainsi que chez les principales

espèces introduites qui n'ont encore jamais fait l'objet d'une attention pour leurs parasites (goujons, chevaine, et vairons).

- Déterminer précisément la richesse spécifique de certains hôtes (vairons) et tenter de retracer leur voie d'introduction dans l'île.
- Répondre aux sollicitations des partenaires de terrain et proposer une expertise concernant les remontées de signalements par les citoyens, notamment dans le cas où un parasite est susceptible d'avoir un impact en santé animale ou humaine *e.g.*, cas de la perche décrit ci-après.

Les études menées au cours de la thèse présentée ici sur 8 espèces de Teleostei natives et introduites en Corse, sont présentées suivant 6 chapitres détaillés ci-dessous. Les principaux résultats et conclusions acquis au cours de cette thèse de doctorat sont présentés sous la forme de chapitre intégrant ou non des articles scientifiques, qu'ils soient publiés ou soumis dans des revues scientifiques.

L'**Introduction Générale** pose les bases des notions abordées dans le manuscrit, en ce qui concerne la parasitologie, les espèces introduites et invasives, les communautés piscicoles de la Corse et les données parasitologiques disponibles chez ces dernières.

Chapitre 1 : ce chapitre décrit la stratégie globale de la thèse au niveau méthodologique. Le réseau hydrographique est présenté et la stratégie de sélection des sites est exposée, de même que les méthodes d'échantillonnage et d'analyses mises en place.

Chapitre 2 : ce chapitre est une review systématique concentrée sur les différents scénarios pouvant survenir dans le contexte des introductions d'espèces en termes de parasitologie. La publication illustre au travers d'exemples étudiés en Europe de manière approfondie les différents mécanismes susceptibles d'intervenir après l'introduction d'un Teleostei dulçaquicole, au niveau parasitologique.

Chapitre 3 : ce chapitre présente l'étude des communautés de macroparasites de l'anguille d'Europe *A. anguilla* dans les eaux douces et deux lagunes saumâtres de Corse, en apportant une attention particulière aux helminthes invasifs trouvés chez cette espèce.

Chapitre 4 : ce chapitre présente (1) une étude bibliographique ayant permis de produire une checklist des parasites signalés chez le genre *Phoxinus* dans son aire de répartition eurasiatique, avec une réassignation des espèces d'hôtes basée sur les travaux récents de

taxonomie ; et (2) une étude concernant à la fois la détermination spécifique des vairons et de leurs parasites en Corse.

Chapitre 5 : ce chapitre présente l'étude menée chez la perche à la suite d'un signalement de parasites par un pêcheur récréatif. Ce travail a permis de montrer la présence de deux parasites zoonotiques, *Eustrongylides* spp. et *Clinostomum complanatum*, chez un poisson régulièrement pêché et consommé.

Chapitre 6 : ce chapitre présente les résultats concernant la parasitologie de plusieurs espèces étudiées de manière mineure : *Salmo trutta*, *Salariopsis fluviatilis* et *Atherina boyeri*, et deux poissons introduits *Gobio* spp. et *Squalius cephalus*.

La partie **Discussion générale** aborde plusieurs thèmes : la faible richesse spécifique chez les espèces natives et introduites en milieu insulaire, les espèces parasites invasives et l'intérêt de leur suivi, les potentiels impacts sur la faune native, l'illustration du concept One Health, la nécessité d'une clarté taxonomique chez les hôtes pour l'étude des parasites et l'apport de la parasitologie à la biologie des invasions.

La partie **Conclusion et Perspectives** rappelle les principaux résultats et propose de nouvelles pistes de recherche visant à répondre aux interrogations suscitées par le travail mené au cours de la thèse.

Chapitre 1 : Matériel et méthodes

1. Review systématique : méthodologie

Afin de fournir une vision la plus complète possible sur les conséquences parasitologiques des introductions de poissons en Europe, une review systématique a été réalisée. Les lignes directrices de la méthodologie PRISMA (Moher et al. 2015 ; Page et al. 2021) ont été suivies pour identifier et sélectionner les publications pertinentes. Les bases de données Web of Science, Scopus et PubMed, rassemblant des articles publiés dans des revues internationales indexées, ont été sélectionnées pour mener la recherche bibliographique. Seuls les articles publiés en anglais ont été inclus dans la review. La période de recherche n'est pas limitée par une date de début et s'étend jusqu'au 2 novembre 2022, date à laquelle les bases de données ont été interrogées. Les mots-clés utilisés étaient Fish* AND Introduc* AND *chaque terme pouvant désigner un helminthe parasite d'après la définition de Mehlhorn* (Mehlhorn 2016) : (Helminth* OR Platyhelminth* OR Trematod* OR Hirudinea OR Leech* OR Acanthocephal* OR Cestod* OR Nematod* OR Pentastomid* OR Digenea* OR Monogenea* OR Aspidogastrea*) avec l'option « *topic* » pour sélectionner les articles dans lesquels les termes de recherche apparaissent dans le titre, le résumé ou les mots-clés. « * » est le caractère joker permettant d'étendre la recherche aux termes commençant par le même groupe de lettres. Seuls les articles de recherche ont été pris en considération ; les revues de la littérature ont été exclues, sauf lorsqu'elles présentaient également des données nouvelles, auquel cas seules les nouvelles données ont été compilées. Les doublons et les articles inaccessibles ont été exclus. Les titres et les abstracts ont été examinés et les critères d'inclusion/exclusion suivants ont été appliqués aux 1044 articles sélectionnés :

(1) L'étude a-t-elle été conduite dans un pays d'Europe ? Oui/Non
(2) Est-ce que l'étude inclut un hôte poisson ? Oui/Non
(3) Est-ce que l'étude porte sur un helminthe parasite introduit ou sur un helminthe parasite d'un hôte poisson introduit ? Oui/Non
(4) Est-ce que l'étude a été menée dans un environnement d'eau douce ? Oui/Non
(5) Les poissons étudiés ont-ils été capturés en milieu naturel et les infestations étaient-elles naturelles ? Oui/Non

Les articles ont été retenus si la réponse aux cinq questions était "oui" et ont été écartés dans le cas contraire. Les frontières considérées pour l'Europe sont ses frontières biogéographiques : les chaînes de montagnes de l'Oural et du Caucase et le détroit du Bosphore. Dans le cas des articles comprenant des milieux d'eau douce et des milieux saumâtres et/ou marins, seules les

données concernant les milieux d'eau douce ont été prises en compte. De même, dans le cas des études comportant des résultats d'infestations naturelles et expérimentales, seules les infestations naturelles ont été retenues. Les informations d'intérêt extraites des publications ont été compilées dans une base de données ; les articles ne répondant pas aux critères ont été exclus et la bibliographie des articles sélectionnés a été examinée. Les critères d'inclusion/exclusion décrits précédemment ont été appliqués aux nouveaux articles et les publications pertinentes ont été ajoutées à la revue.

Les informations d'intérêt concernant le sujet ont été compilées dans une matrice Excel préalablement testée sur un sous-échantillon de 20 articles. Ces informations sont les suivantes :

(1) Informations sur la publication : titre, date, auteurs.
(2) Localisation : pays, bassin hydrographique, nombre de sites d'échantillonnage, type d'habitat (*e.g.* rivière, lac, réservoir) et situation insulaire/continentale.
(3) Informations sur le parasite : taxonomie (phylum, classe, sous-classe, ordre et espèce), statut (natif/non-natif, et aire de répartition native pour les espèces non-natives), cycle de vie (direct/indirect, et statut d'hôte intermédiaire/définitif de l'hôte poisson), spécificité d'hôte, microhabitat, statut zoonotique (oui/non), impact sur l'hôte poisson, impact socio-économique et/ou écologique, tous deux montrés par l'étude considérée et/ou rapportés dans la bibliographie.
(4) Informations sur l'hôte poisson : taxonomie (famille, espèce), statut (natif/non-natif, et aire de répartition native pour les espèces non-natives), statut de conservation d'après l'UICN, type d'habitat (*e.g.* démersal, benthopélagique) et régime alimentaire, tels qu'extraits de la base de données Fishbase (https://www.fishbase.se consulté le 19 juin 2023, Froese et Pauly 2000), et nombre d'hôtes examinés.
(5) Méthodologie : méthode de détection et d'identification des parasites.

Une ligne de la matrice correspond à une interaction parasite/hôte, c'est-à-dire un enregistrement d'un parasite dans un hôte poisson dans une publication. Seules les interactions parasite natif/hôte non-natif, parasite non-natif/hôte natif et parasite non-natif/hôte non-natif ont été prises en compte et compilées. Au total, 199 publications ont été incluses dans la review.

La méthode PRISMA a également été utilisée afin de récolter les articles disponibles concernant la parasitofaune du genre *Phoxinus* afin d'établir une checklist des parasites signalés chez ces poissons. La méthode est détaillée dans le chapitre correspondant.

2. Le réseau hydrographique corse

Avec ses 3 000 km de linéaire de cours d'eau pour 1 000 km de littoral, la Corse possède un réseau hydrographique particulièrement dense et complexe (Figure 7). Cette densité et cette complexité sont des éléments contribuant à la difficulté de la gestion des milieux aquatiques sur ce territoire.

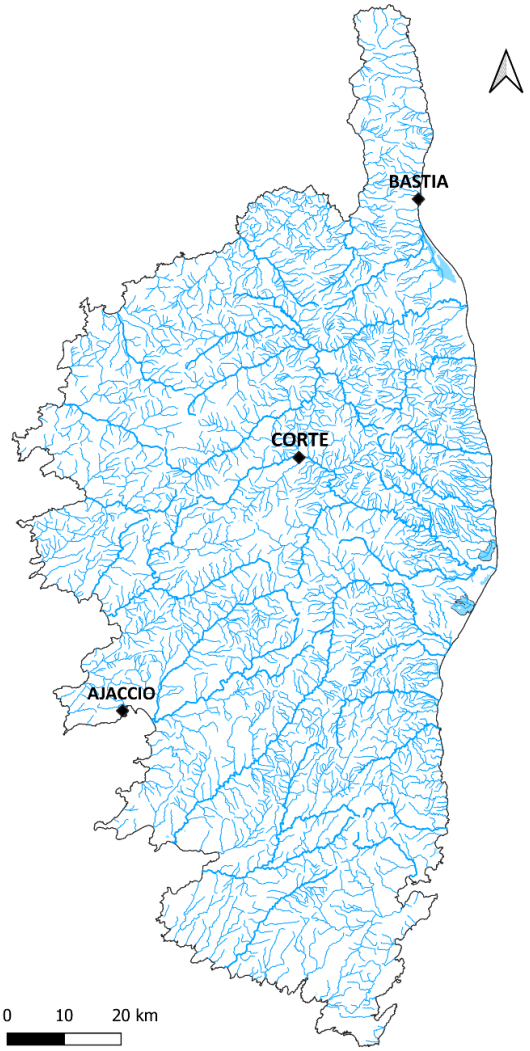


Figure 7. Réseau hydrographique de la Corse

Les deux plus longs fleuves de Corse sont le Golo et le Tavignano, avec leur 90 km chacun. Après le Golo et le Tavignano, les plus importants fleuves de l'île sont le Taravo (66 km de long), la Gravona (47 km), le Fium'Orbo (46 km), le Prunelli (45 km), le Rizzanese (45 km) et le Liamone (41 km) (Figure 8).

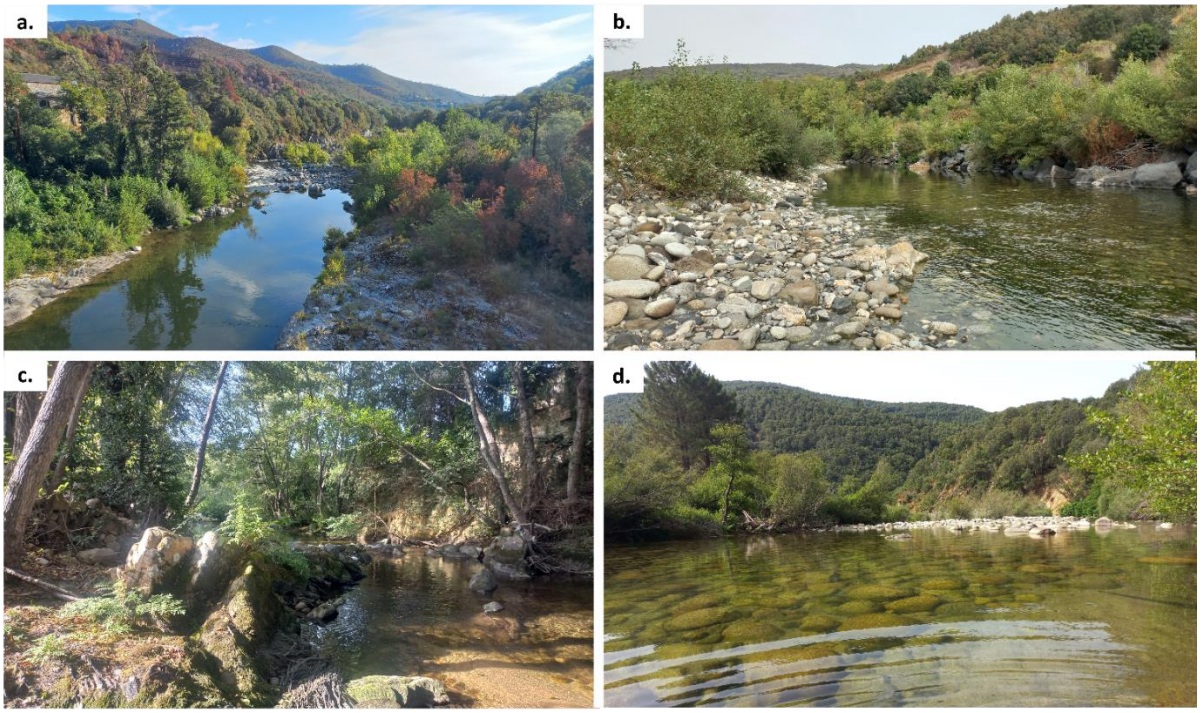


Figure 8. Parmi les plus importants fleuves de Corse : a) le Golo au niveau de la commune de Barchetta, b) le Tavignano à Saint Georges, c) le Prunelli à Bastellicaccia et d) le Liamone à Arbori

Le réseau hydrographique de la Corse ne se résume cependant pas à ses cours d'eau seuls. En effet, les eaux douces de l'île incluent aussi des lacs d'altitudes (*e.g.* Melo, Capitello, Nino, Bastani), des retenues de barrages (*e.g.* Padule, Calacuccia), des pozzines, des tourbières, des forêts alluviales et des mares temporaires.

En zone littorale, environ 200 zones humides sont dénombrées, parmi lesquelles les plus communes sont des lagunes saumâtres et des étangs littoraux. Au total, 95 lagunes côtières sont dénombrées, dont 4 ont une surface supérieure à 0,5 km^2 (Biguglia, Urbino, Palo et Diana) (Ghilardi 2020 ; Di Rita et al. 2022 ; Ligorini et al. 2023) (Figure 9). Ces lagunes côtières constituent des écosystèmes productifs, qui sont des hotspots de biodiversité et fournissent des services écosystémiques tels que la protection des côtes, le contrôle de l'érosion, la séquestration du carbone ou encore la maintenance des pêcheries (Barbier et al. 2011).

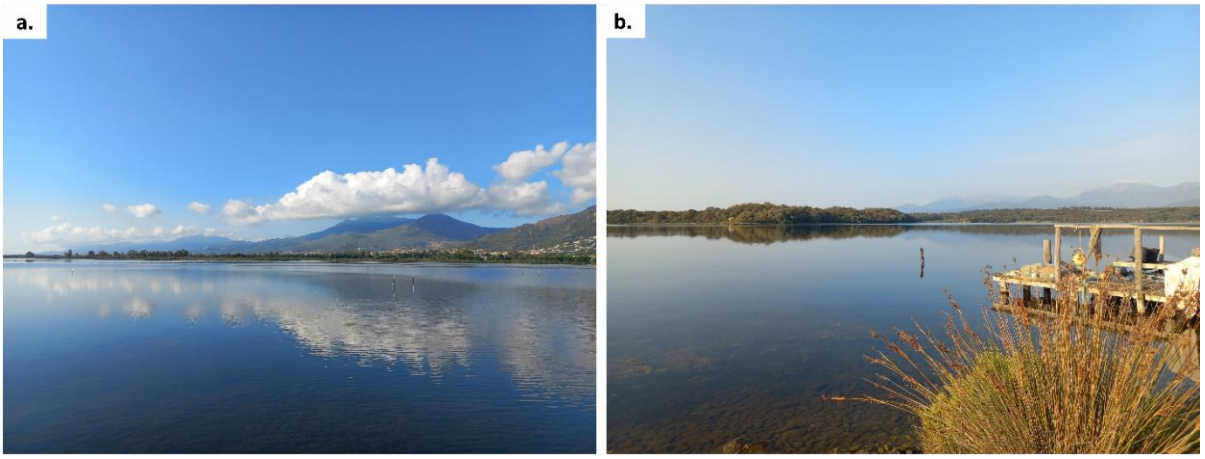


Figure 9. Lagunes côtières de la plaine orientale, a) Biguglia, b) Urbino

3. Campagnes d'échantillonnage

3.1. Mise en place des collaborations et récoltes des données préliminaires

Ancrage du sujet au niveau du territoire et mise en place des partenariats

Une première phase de prise de contact avec les partenaires a démarré dès le début de l'étude (septembre 2020). Les objectifs étaient de présenter le sujet, de recueillir des données sur la répartition des peuplements piscicoles des cours d'eau de Corse et de mettre en place des collaborations. Les acteurs suivants ont été sollicités :

(1) Le service départemental de l'Office Français de la Biodiversité (OFB) de Haute-Corse, et plus précisément Camille Albertini, auquel ont été présenté les objectifs de l'étude. Un avenant à la convention existant entre l'OFB et l'Université de Corse a été validé entre les deux parties. Cette collaboration a permis l'obtention des données issues des opérations de suivis piscicoles 1990-2019, qui comprennent des mesures de densité et de biomasse des poissons, et certaines caractéristiques physiques et hydromorphologiques des sites. Ces opérations de suivi sont menées dans le cadre de la directive européenne cadre sur l'eau (DCE). Ces données concernent les cours d'eau et certains plans d'eau et tiennent compte aussi bien des espèces piscicoles introduites qu'autochtones.

(2) L'Office de l'Environnement de la Corse (OEC), en la personne de Pierre-Jean Albertini, qui a accepté de fournir les données concernant les lacs d'altitude.

(3) Le Centre Permanent d'Initiatives pour l'Environnement (CPIE) Centre Corse/Casa di l'acqua (via Violette Foubert) a abouti sur un accord pour partager leurs données issues de leur programme de science participative incitant les pêcheurs à signaler la présence d'espèces introduites.

(4) EDF et l'Office d'Equipement Hydraulique de la Corse (OEHC) dans une tentative d'obtenir les données concernant les retenues de barrages hydroélectriques et les plans d'eau.

(5) La Fédération de pêche de la Corse avec laquelle une convention de partenariat avec l'Université de Corse est en cours.

(6) Le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins (CRPMEM) et plus précisément les pêcheurs d'anguilles professionnels des étangs de Corse.

Traitement des données, cartographie et sélection de sites de prélèvement

Les données de suivis piscicoles de l'OFB ont été récupérées et mises en forme afin, de réunir les données environnementales (*e.g.* altitude, pente, température de l'eau, couvert végétal) et les données de pêche (*e.g.* espèces, biomasse, densité) et de sélectionner les sites d'intérêts pour les campagnes de prélèvement. Une cartographie des points de suivi de l'OFB a été réalisée sous SIG à l'aide du logiciel QGIS (QGIS Association 2023) afin de visualiser la répartition en Corse des espèces choisies dans le cadre de l'étude et d'aider au travail de sélection des sites de prélèvement (Annexe 2).

Au terme de ce travail préliminaire, il est apparu pertinent de diversifier les localisations des prélèvements sur les principaux fleuves côtiers des façades orientale et occidentale, en présentant une variation latitudinale. L'autre paramètre pris en compte dans la sélection des points de prélèvement est la densité des espèces-cibles, notamment natives, lors des opérations de pêche les plus récentes *i.e.* entre 2015 et 2019. La quantité de poissons prélevés (15 individus par espèces par site) a été choisie afin de limiter au maximum l'impact de l'étude sur les populations de poissons, ainsi que pour des raisons de réalisme du temps d'analyse.

3.2. Méthode d'échantillonnage : pêche électrique

La pêche électrique repose sur un principe simple : la création d'un champ électrique dans l'eau cause une **réaction neuromusculaire chez le poisson**, ce qui facilite sa capture. La réaction recherchée est la nage forcée, ou galvanotaxie, permettant d'attirer le poisson et de le capturer à l'épuisette. Les équipements nécessaires à cette méthode de prélèvement sont un générateur produisant un courant alternatif, un transformateur utilisé pour convertir ce courant en courant continu et des électrodes (une anode et une cathode) placées dans l'eau afin de générer le champ électrique nécessaire. Le courant continu est préférable pour plusieurs raisons :

- Il permet de produire la zone d'attraction dans laquelle le poisson nage en direction de l'anode
- Il est moins susceptible de provoquer des blessures chez les poissons et est moins dangereux pour les opérateurs.

Cette méthode est utilisée aussi bien pour **des raisons scientifiques** *e.g.* estimation de la richesse spécifique d'un milieu aquatique, des abondances, des biomasses et des répartitions en classes de tailles, que pour **des raisons de gestion piscicoles** *e.g.* sauvetage en période de sécheresse, capture de géniteur dans le milieu naturel, transfert de populations ou encore destruction d'espèces invasives. La pêche électrique est d'ailleurs largement utilisée dans le cadre des pêches de suivi piscicole DCE exigées par l'Union Européenne.

La méthode présente plusieurs avantages, notamment sa faible sélectivité qui permet d'échantillonner une large gamme d'espèces, son applicabilité à des types de milieux variés, sa rapidité de mise en œuvre et son impact limité sur les individus échantillonnés qui peuvent être relâchés à la fin de l'opération de pêches. Elle est également considérée comme l'une des méthodes les plus efficaces pour la capture des poissons de taille modérée à grande. Il est cependant important de noter que de nombreux paramètres influencent l'efficacité de la méthode : la forme et la taille de l'anode, la conductivité, la température et la turbidité de l'eau, la conductivité du poisson, la forme du lit du cours d'eau et le substrat, l'espèce de poisson et sa taille, la période de la journée, et l'habilité des opérateurs (Lamarque 1965 ; Thompson et al. 1998 ; Lowe et al. 2017 ; Dodds et Whiles 2020 ; Pottier et al. 2022).

Les appareils utilisés dans le cadre des campagnes détaillées ci-après sont des équipements portatifs « Martin-pêcheur » et non-portatifs « Héron », produits par Dream Electronique

(Pessac, France). Afin de se dérouler dans les meilleures conditions de sécurité possibles, les chantiers de pêche à l'électricité sont supervisés par un responsable de chantier, dont le rôle est de veiller à l'organisation du chantier, à la sécurité sur celui-ci et à sa conformité à la législation. En plus des agents réalisant la pêche dans le cours d'eau, les chantiers de pêche électrique comprennent également des agents chargés de l'atelier biométrie et un responsable moteur chargé de veiller au bon fonctionnement des appareils, de la surveillance de la cathode, d'un éventuel arrêt d'urgence en cas de problème et de la liaison avec le responsable de la pêche. Ce responsable de pêche est porteur de la télécommande permettant de couper le courant en cas de besoin. Les agents dans l'eau se répartissent les missions de porteurs d'anodes, de porteurs d'épuisette, de porteurs de seaux (ou viviers mobiles) et de porteurs de fil si le milieu le nécessite. Les agents affectés à l'atelier de biométrie sont chargés de constituer les lots de poissons, de s'assurer de la qualité et de l'oxygénation de l'eau dans laquelle sont conservés les poissons et d'effectuer les pesées et les mesures de longueur, si besoin sous anesthésie (Figure 10).



Figure 10. Organisation de l'atelier biométrie sur un chantier de pêche électrique. a. mise en place des viviers, b. lots d'*A. anguilla*, c. pesée d'une *T. tinca*, d. mesure d'une *S. trutta*

Deux campagnes d'échantillonnage ont eu lieu simultanément lors de l'année 2021, une campagne multi-spécifique concernant plusieurs espèces natives et introduites, et une

campagne concentrée sur *A. anguilla* à la fois dans les cours d'eau et les lagunes saumâtre de la plaine orientale. La campagne multi-spécifique de l'année 2021 a permis de mettre en évidence l'intérêt des vairons du genre *Phoxinus* vis-à-vis du sujet exploré ici, ce qui a conduit à la mise en place d'une campagne concentrée sur ce genre au cours de l'année 2022.

3.3. Campagne multi-espèces

La campagne d'échantillonnage multi-spécifique a été menée entre juin et octobre 2021 et a permis la capture d'un total de 45 *S. trutta*, 60 *S. fluviatilis*, 30 *A. boyeri*, 71 *Phoxinus* spp., 30 *Gobio* spp. et 15 *S. cephalus*, dans 8 sites de prélèvement (Tableau 2, Figure 11). Deux partenaires sont intervenus sur les opérations de pêche : une partie des prélèvements ont été réalisés à l'occasion des pêches de suivi DCE menées par l'OFB, et la Fédération de Pêche est intervenue en renfort sur les points pour lesquels cette stratégie n'était pas applicable.

Tableau 2. Récapitulatif de la campagne d'échantillonnage multi-spécifique

Fleuve	Localisation	Abscisse (Lambert 93)	Ordonnée (Lambert 93)	Date	Partenaire	Espèces (Nombre d'individus prélevés)
Abatesco	Prunelli-di-Fiumorbu	1230928	6118770	24/06/2021	OFB	*A. boyeri* (15) ; *Phoxinus* spp. (15)
				30/06/2021	Fédération	*S. fluviatilis* (15)
Golo	Barchetta	1224875	6177962	06/09/2021	OFB	*S. fluviatilis* (15), *Phoxinus* spp. (7)
Tavignano	Saint George	1227226	6141584	08/09/2021	OFB	*A. boyeri* (15), *S. fluviatilis* (15), *Phoxinus* spp. (15)
Fium'Orbo	Ghisonnacia	1227687	6125061	22/09/2021	Eurofins	*Gobio* spp. (15), *Phoxinus* spp. (15)
				29/09/2021	Fédération	*S. fluviatilis* (15)
Prunelli	Cauro	1183936	6108059	24/09/2021	OFB	*S. cephalus* (15), *Gobio* spp. (15)
Tartagine	Castifao	1205448	6176725	27/09/2021	Fédération	*S. trutta* (15), *Phoxinus* spp. (4)
Fium'Orbo	Ghisoni	1216998	6132007	01/10/2021	Fédération	*S. trutta* (15), *Phoxinus* spp. (15)
Travo	Chisa	1223932	6112349	05/10/2021	OFB	*S. trutta* (15)

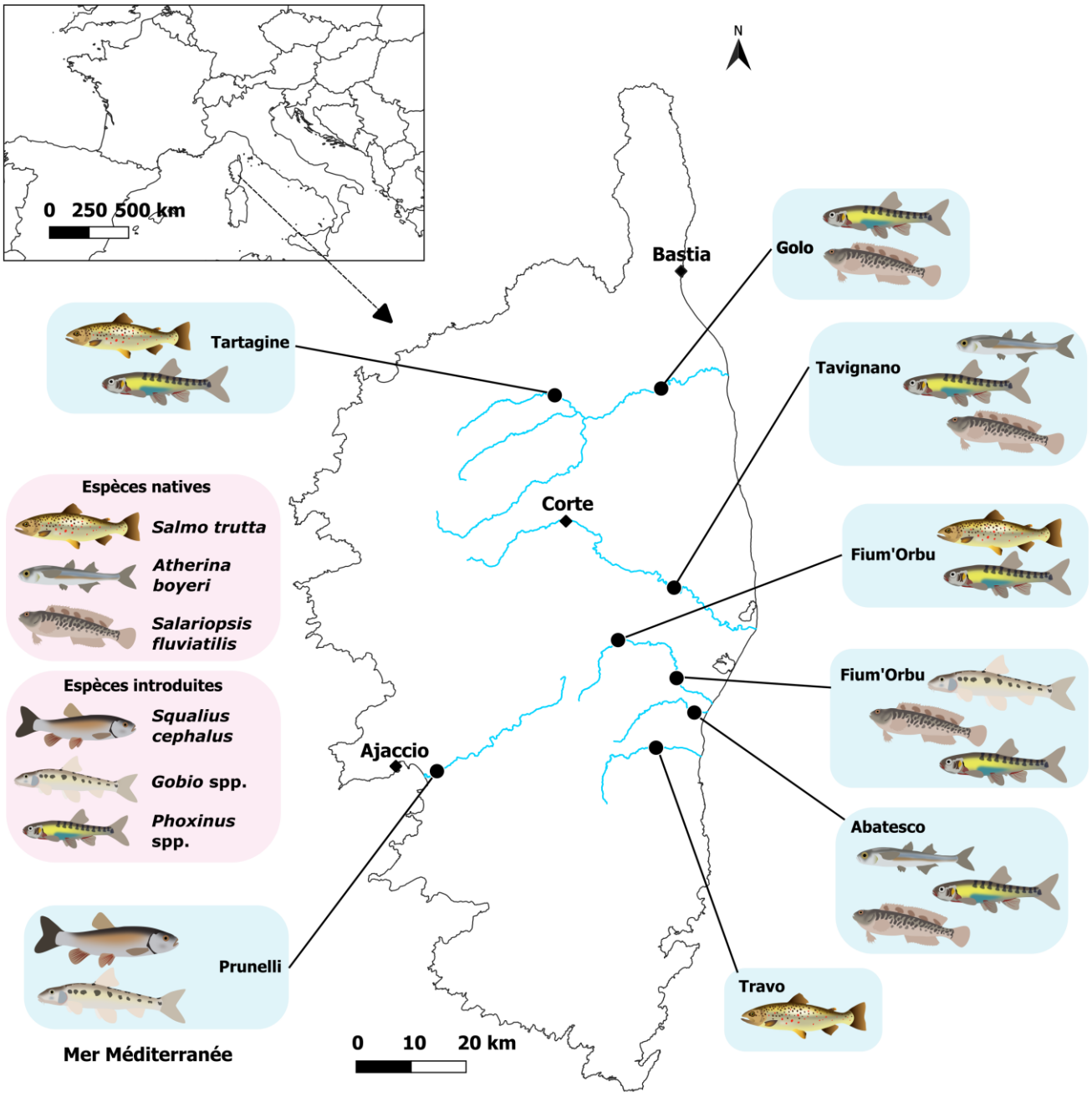


Figure 11. Sites d'échantillonnage de la campagne multi-espèces, composition spécifique des prélèvements

En complément des prélèvements de poissons, des échantillonnages d'invertébrés aquatiques ont été réalisés. Ces derniers ont été effectués en utilisant la méthode conseillée par Antoine Orsini, hydrobiologiste, qui consiste à prélever un maximum d'individus sur tous les types de substrats présents dans le milieu, pendant 30 min. Les individus sont récupérés par frottement des différents substrats, à l'aide du courant, dans un filet sorbeur. La distance échantillonnée correspond soit à 20 fois la largeur du cours d'eau, soit à la distance entre deux zones de mouille. Deux types de prélèvements sont effectués sur chaque site : un en courant « lent »,

l'autre en courant « rapide ». Les invertébrés sont ensuite conservés dans des flacons (2,5 l) dans de l'éthanol à 70 % puis triés sur des tamis et identifiés, si possible jusqu'à l'espèce. Pour des raisons de logistique, seuls quatre des prélèvements ont pu être analysés (Fium'Orbo à Ghisonaccia – courant lent, Fium'Orbo à Ghisoni – courant rapide, Golo à Barchetta – courant rapide et Abatesco à Prunelli-di-Fium'Orbo – courant lent). Les résultats correspondant à ces prélèvements sont disponibles en annexe – Annexe 3).

3.4. Campagne anguilles

La campagne de prélèvement anguilles a concerné **deux types de milieux** : (1) onze sites d'**eau douce** répartis en Haute-Corse et en Corse-du-Sud ont été échantillonnés en pêche électrique avec l'aide des partenaires cités précédemment (OFB et Fédération de Pêche) et (2) deux **lagunes saumâtres** de la plaine orientale ont fait l'objet d'un échantillonnage saisonnier entre le printemps 2021 et l'hiver 2021-2022 (Tableaux 3, 4, Figure 12). Les *A. anguilla* des lagunes ont été prélevées au hasard parmi les prises des pêcheurs professionnels destinées à la commercialisation. La lagune de Biguglia est la plus grande des lagunes de Corse, mesurant 14,5 km^2 de superficie, et la lagune d'Urbino est la deuxième plus grande avec une superficie de 7,6 km^2. Ces deux lagunes ont été sélectionnées pour leur représentativité des lagunes de la côte orientale de la Corse. Les lagunes diffèrent par leur gamme de salinité, Biguglia étant oligohaline à polyhaline (7,3 PSU à 27,2 PSU) et Urbino étant polyhaline à euhaline (35 PSU à 39 PSU) (Pergent-Martini et al. 1997 ; Pasqualini et al. 2017 ; Ligorini et al. 2022). Elles diffèrent également par leur température, plus élevée à Biguglia en raison d'une profondeur maximale de 2 m, alors que la profondeur maximale à Urbino est de 12 m, et de leur concentration en nutriments, Biguglia étant eutrophique et Urbino oligotrophique (Pergent-Martini et al. 1997 ; Orsoni et al. 2001 ; Pasqualini et al. 2017). Au total, 320 *A. anguilla* ont été prélevées : 20 individus par lagunes et par saison et 15 par cours d'eau lorsque l'abondance dans le site le permettait.

Tableau 3. Récapitulatif de la campagne d'échantillonnage *Anguilla anguilla* en cours d'eau

Fleuve	Localisation	Abscisse (Lambert 93)	Ordonnée (Lambert 93)	Date	Partenaire	Nombre d'*A. anguilla* prélevées
Abatesco	Prunelli-di-Fiumorbu	1230928	6118770	24/06/2021	OFB	15
San Clemente	Belgodère	1192541	6185835	07/07/2021	OFB	15
Liamone	Arbori	1181379	6130576	12/07/2021	Fédération	15
Taravo	Pila-Canale	1192897	6094880	19/07/2021	Fédération	15
Rizzanese	Sartene	1199037	6080515	22/07/2021	Fédération	15
Golo	Barchetta	1224875	6177962	06/09/2021	OFB	11
				15/09/2021	Fédération	15
Fium'Orbo	Ghisonnacia	1227687	6125061	29/09/2021	Fédération	15
Prunelli	Cauro	1183936	6108059	24/09/2021	OFB	15
Tartagine	Castifao	1205448	6176725	27/09/2021	Fédération	14
Travo	Chisa	1223932	6112349	05/10/2021	OFB	15

Tableau 4. Récapitulatif de la campagne d'échantillonnage *Anguilla anguilla* en lagune

Lagune	Date	Nombre d'*A. anguilla* prélevées
Biguglia	10/05/2021	20
Biguglia	01/09/2021	20
Biguglia	23/11/2021	10
Biguglia	01/12/2021	10
Biguglia	01/02/2022	20
Urbino	07/06/2021	20
Urbino	24/08/2021	20
Urbino	06/12/2021	20
Urbino	26/01/2022	20

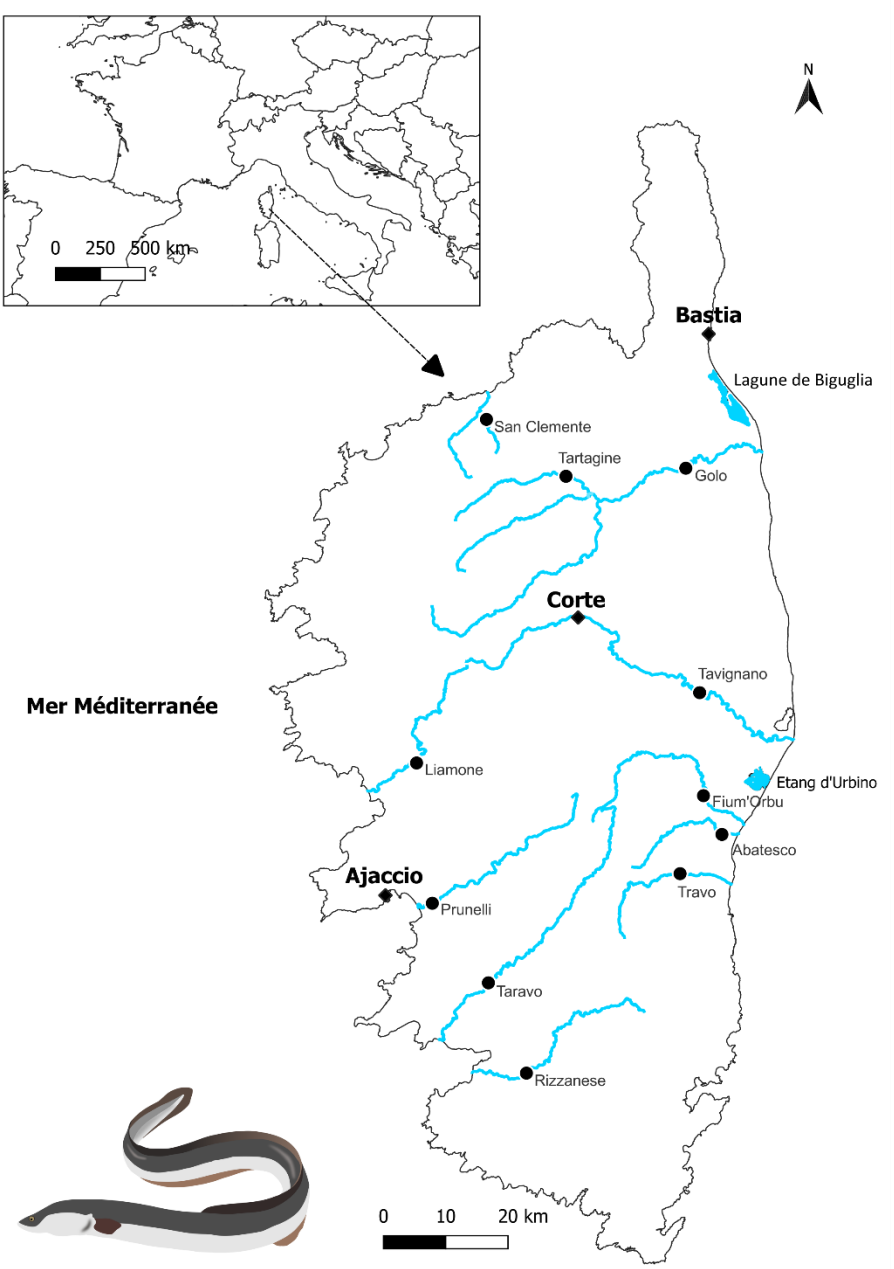


Figure 12. Sites d'échantillonnage de la campagne *Anguilla anguilla*

3.5. Campagne vairons

Au total, 225 individus de *Phoxinus* spp. ont été prélevés au cours de la campagne vairon menée lors de l'année 2022, entre 01/06/2022 et le 07/10/2022. Les prélèvements ont été réalisés dans 12 sites d'eau douce répartis sur le département de Haute-Corse et couvrant 10 cours d'eau et 5 bassins versant (Tableau 5, Figure 13). Comme pour les campagnes de l'année précédente, l'obtention des échantillons a été rendue possible par la participation aux pêches de suivi OFB et par l'aide apportée par la Fédération de pêche.

Tableau 5. Récapitulatif de la campagne d'échantillonnage vairon

Cours d'eau	Commune	Altitude (m)	Abscisse (Lambert 93)	Ordonnée (Lambert 93)	Date	Partenaire	Nombre d'individus prélevés
Tartagine	Castifao	250	1205448	6176726	01/06/2022	Fédération de pêche	20
Tavignano	Piedicorte-di-Gaggio	157	1221642	6144571	07/06/2022	Fédération de pêche	20
Tavignano	Altiani	157	1217704	6145157	10/06/2022	Fédération de pêche	20
Corsigliese	Pancheraccia	56	1230695	6142201	21/06/2022	Fédération de pêche	20
Casaluna	Gavignano	254	1212277	6168435	27/06/2022	OFB	20
Tavignano	Saint Georges	57	1227226	6141584	01/07/2022	Fédération de pêche	20
Fium'Orbo	Ghisonaccia	22	1227687	6125061	05/07/2022	Fédération de pêche	20
Vecchio	Venaco	199	1215908	6145702	11/07/2022	Fédération de pêche	20
FiumAlto	Taglio-Isolaccio	60	1232537	6171310	18/07/2022	Fédération de pêche	20
Asco	Moltifao	310	1202538	6171521	26/09/2022	Fédération de pêche	20
Abatesco	Prunellli-di-Fiumorbu	8	1230928	6118770	04/10/2022	OFB	20
Golo	Barchetta	81	1224875	6177962	07/10/2022	OFB	5

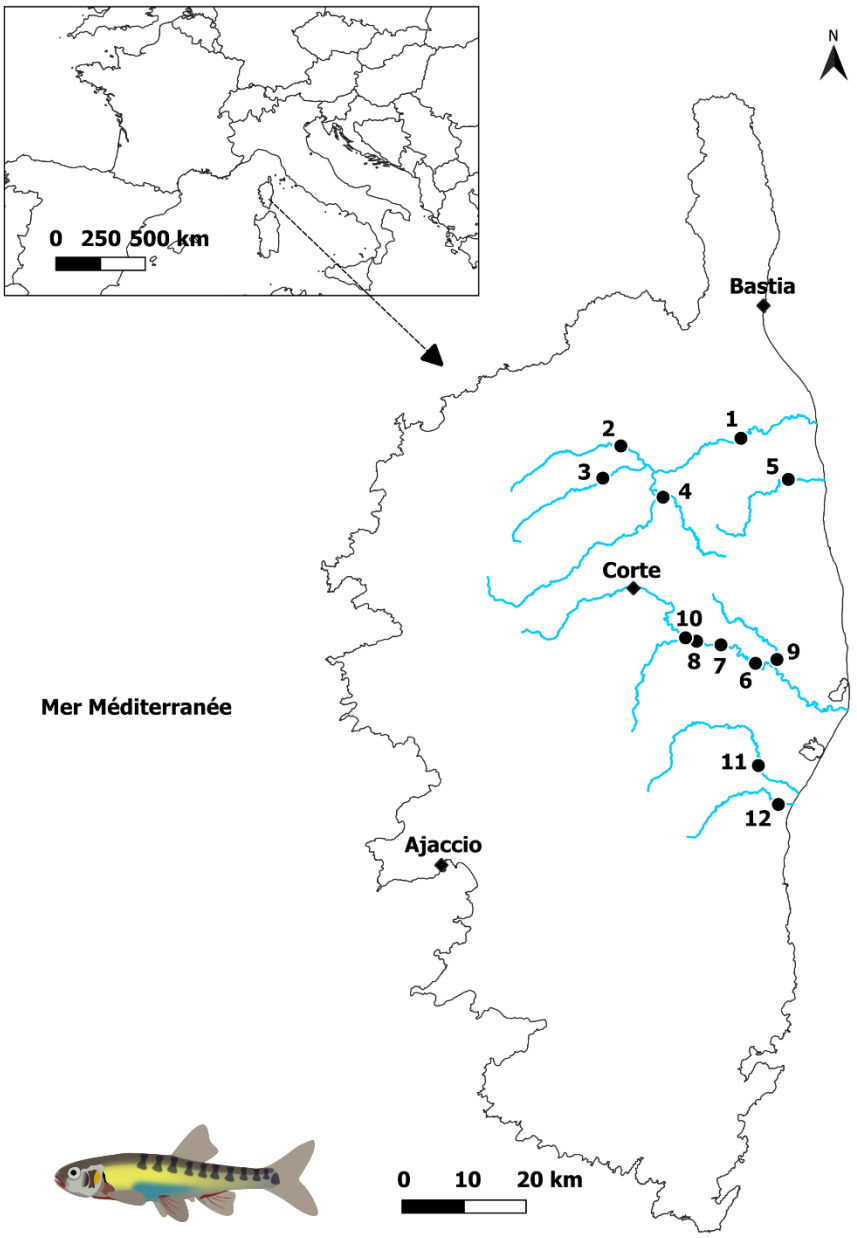


Figure 13. Sites d'échantillonnage des *Phoxinus*. (Numéro du site), rivière, commune : (1) Asco, Moltifao, (2) Casaluna, Gavignano, (3) Tartagine, Castifao, (4) Golo, Barchetta, (5) Fium'Alto, Taglio-Isolaccio, (6) Vecchio, Venaco, (7) Tavignano, Altiani, (8) Tavignano, Piedicorte-di-Gaggio, (9) Tavignano, Saint-Georges, (10) Corsigliese, Pancheraccia, (11) Fium'Orbo, Ghisonaccia, (12) Abatesco, Prunelli-di-Fium'Orbo

3.6. Sollicitations et apport d'échantillons par les partenaires

Aux échantillons issus des campagnes programmées se sont ajoutés divers prélèvements issus de sollicitations des partenaires présentés précédemment. L'espèce principalement concernée par ces sollicitations est *S. trutta*. Ont ainsi été analysées :

(1) **Examen des truites de Balagne** (mai 2021) : suite au signalement à la Fédération de pêche, par un pêcheur, de la présence de parasites dans plusieurs truites *Salmo trutta* en Balagne, le groupe parasitologie de l'UMR 6134 – SPE UCPP/CNRS a été contacté par M. Stéphane Muracciole (Responsable environnement ONF) afin d'effectuer une recherche des parasites présents.

(2) **Suivi de la gyrodactylose** (septembre 2021) : Dans le cadre du programme de gestion de la truite de Corse, un prélèvement de truites a été réalisé dans les sites de Veraculongu (Zicavo) et Calderamolla (Tolla) en septembre 2021 afin de procéder à un comptage des *Gyrodactylus* (total de 20 individus analysés). Ces prélèvements font suite à des analyses réalisées par Yann Quilichini en 2016.

(3) **Examen des truites du lac de Nino** (décembre 2022) : Cinq individus prélevés dans le lac d'altitude de Nino suite à un épisode de forte mortalité et à la demande de Stéphane Muracciole (ONF) et de la Fédération de pêche. Le rôle du groupe parasitologie a également été d'assurer la liaison et la demande d'analyses auprès du Laboratoire Départemental Vétérinaire de l'Hérault et du laboratoire Labocea (Côtes-d'Armor).

La perche *P. fluviatilis* est la seule autre espèce ayant fait l'objet d'une demande d'analyse par la fédération de pêche, lorsqu'un pêcheur de loisir a signalé la présence de parasites chez les individus capturés dans la retenue de barrage de Padula (Haute-Corse) et a fourni un prélèvement de 10 individus à l'Université (juin 2023).

4. Analyse des hôtes, récolte et identification des parasites

A l'issue des opérations de pêches électrique, les individus prélevés ont été euthanasiés en respectant la législation française (NOR : AGRG1238753A) avant d'être transportés et conservés au frais, dans une glacière avec des pains de glace, jusqu'à leur examen.

4.1. Morphométrie

Pour chaque individu analysé, la masse totale (g) et la longueur totale (mm) ont été mesurées. Dans le cas des *A. anguilla*, des mesures supplémentaires ont été réalisées, (1) le diamètre horizontal de l'œil, (2) le diamètre vertical de l'œil et (3) la longueur de la nageoire pectorale. Ces mesures ont permis de calculer un indice d'argenture en suivant la méthode proposée par (Durif et al. 2009a), et d'attribuer un des six stades de maturation suivants à chaque individu : résident non-différencié (I), femelle résidente (FII), femelle pré-migratrice (FIII), femelles migratrices (FIV et FV), et male migrateur (MII). Cette méthode nécessitant une grande précision sur les mesures, celles-ci ont été réalisées à l'aide d'un pied à coulisse CD-20PPX (Mitutoyo Corporation, Sakado, Japon).

4.2. Otolithométrie chez *Anguilla anguilla*

Afin de déterminer l'âge des *A. anguilla* analysées, des analyses d'otolithométrie ont été effectuées, dans le cadre de la thèse présentée ici et du stage de Master 2 de Charlotte Gerbaud (Master Gestion Intégrée du Littoral et Valorisation Halieutique, stage encadré par Eric Durieux, Yann Quilichini et Anaïs Esposito et co-encadré par Rémi Millot). Pour chaque *A. anguilla*, les deux otolithes sagittaux ont été prélevés et préparés conformément aux lignes directrices du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM). Le sagitta droit a été utilisé pour l'estimation de l'âge, sauf en cas d'endommagent au cours de l'extraction ou de la préparation, ou d'illisibilité, auquel cas, le sagitta gauche a été utilisé en remplacement. L'otolithe a d'abord été nettoyé dans de l'éthanol à 96 % pour une période pouvant aller jusqu'à jusqu'à 48 h en fonction de la taille de l'otolithe. Les otolithes ont été montés, face concave vers le bas sur des lames de microscope à l'aide de colle thermoplastique (Crystalbond^{TM}509, Aremco^{TM} products, New York, USA) et poncés à l'aide de papier abrasif (granulométrie de

400, 800, et 1200 µm, Wetordry™, 3M™) jusqu'à ce que le noyau soit visible. Ils ont ensuite été colorés en suivant les protocoles recommandés actuellement (Panfili et al. 2002) afin d'obtenir une qualité la lecture optimale des otolithes, par l'augmentation du contraste entre les bandes de croissance translucides et opaques. Les otolithes ponçés ont subi une attaque acide à l'EDTA 5% (5 min) puis ont été colorés avec du bleu de Toluidine 5% (2 min). Les otolithes préparés ont été examinés et photographiés sous loupe binoculaire (Zeiss Discovery V20, Zeiss, Oberkochen, Allemagne) connecté à une caméra (Sony XCD-U100CR, Sony, Tokyo, Japon). L'estimation de l'âge a été basée sur le comptage des annuli, comme décrit par ICES (2009), par trois lecteurs indépendants (Charlotte Gerbaud, Rémi Millot et Anaïs Esposito) (Figure 14).

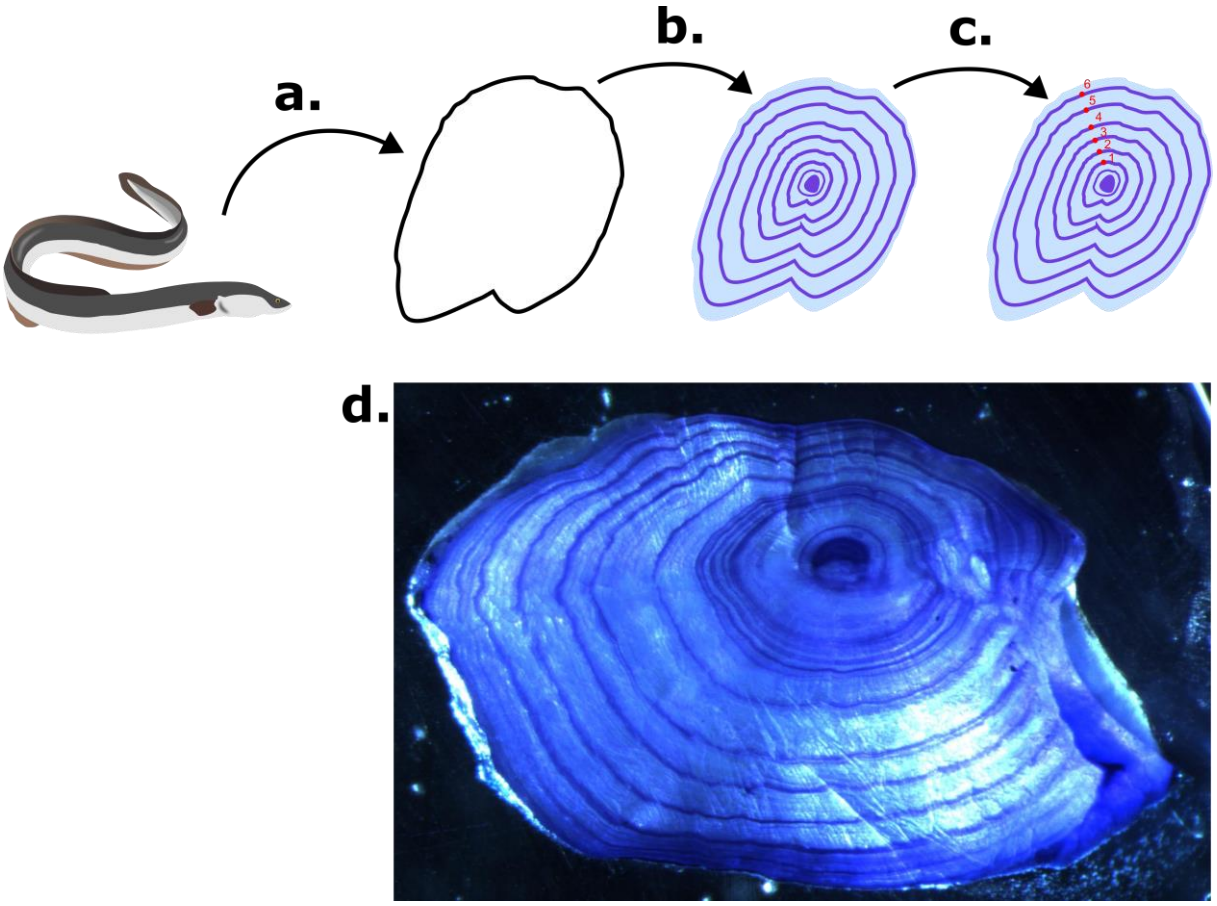


Figure 14. Déroulé des analyses d'otolithométrie. a. les sagittae sont extraits du poisson, b. le ponçage suivi de l'attaque acide à l'EDTA et de la coloration au bleu de toluidine permettent la mise en évidence des stries de croissance, c. le dénombrement des stries de croissance permet l'estimation de l'âge de l'individu, d. exemple d'otolithe coloré (Photographie : Charlotte Gerbaud)

4.3. Identification spécifique des *Phoxinus* : Barcoding

Les vairons de genre *Phoxinus* constituant un complexe d'espèces cryptiques qu'il n'est possible de distinguer que lors de leur période de reproduction (Denys et al. 2020), il a été nécessaire de recourir au barcoding pour identifier ces poissons à l'espèce. L'ADN total a été extrait à partir de clips de nageoires conservés dans de l'éthanol à 95 %, pour tous les individus, à l'aide du kit NucleoSpin® 96 Tissue (Macherey-Nagel, Düren, Allemagne) en suivant le protocole du fabricant. Un fragment (652 pb) du locus de la sous-unité I (COI) du gène codant pour la cytochrome oxydase (ADN mitochondrial) a été amplifié à l'aide des amorces spécifiques pour les poissons TelF1 et TelR1 (Dettai et al. 2011). L'amplification de l'ADN a été réalisée par PCR dans un volume de 20 µl contenant 5 % de DMSO, 1 µl de BSA, 0,8 µl de 6,6 µM de dNTP, 0,32 µl de chaque amorce (10 pmol/L), 0,08 µl de Taq ADN polymérase et 1,5 µl d'extrait d'ADN. Les cycles PCR ont été réalisés sur un Bio-Rad t100^{TM}, comme suit :

- Une phase de dénaturation de 30 s à 94 °C.
- 60 cycles de dénaturation à 94 °C pendant 20 s, appariement des amorces à 50 °C pendant 30 s et d'élongation à 72 °C pendant 60 s.
- Une phase d'élongation finale à 72 °C pendant 120 s.

Les PCR réussies ont été sélectionnées sur des gels d'agarose colorés au bromure d'éthidium. La lecture des séquences a été réalisée par séquençage Sanger par une société commerciale (Eurofins, Luxembourg, https://www.eurofins.fr/).

Toutes les séquences de COI obtenues ont ensuite été alignées automatiquement, puis vérifiées et ajustées manuellement à l'aide de CodonCode Aligner V 10.0.2 (CodonCode Co., USA). L'échantillonnage des séquences COI a été complété par les 77 séquences françaises disponibles dans GenBank à partir de (Denys et al. 2020). Les séquences ont été alignées et les arbres et réseaux d'haplotypes ont été construits en suivant la méthodologie détaillée dans les sections « matériel et méthodes » de l'article concerné (chapitre 4).

4.4. Etude des parasites

Les individus prélevés ont fait l'objet d'un examen parasitologique complet : la surface (peau, nageoires, opercules), cavité buccale et branchies des poissons ont été examinés, les organes internes (estomac, caeca digestifs, intestin, foie, vésicule biliaire, vessie natatoire) ont été

placés dans des boites de Petri dans de l'eau physiologique et examinés à la loupe binoculaire. La cavité abdominale a également été examinée. Dans le cas des *Phoxinus*, le cerveau a également été examiné entre deux lames de microscope, à la loupe binoculaire, d'après la méthode décrite par Müller (1995) afin de détecter la présence éventuelle de métacercaires de *Diplostomum phoxini* (Faust, 1959). Tous les parasites collectés ont été conservés dans de l'éthanol à 70 % ou 90 % ou dans une solution de glutaraldéhyde.

Les parasites ont été identifiés sur critères morphologiques, au besoin après une préparation adaptée.

- Les **Nematoda** ont été éclaircis à l'aide de lactophénol.
- Les **Digenea** ont été coloré au carmin alcoolique selon le protocole suivant : (1) les individus fixés dans l'éthanol sont placés dans la solution de carmin alcoolique pour une durée allant de quelques secondes à moins d'une minute, (2) ils sont ensuite placés dans une solution d'alcool acide à 50 % pour l'étape de différenciation, pour une durée permettant d'atteindre une coloration rose pâle, (3) les individus sont ensuite placés successivement dans deux bains d'éthanol à 80 % et 100 % pour une durée de 10 min chacun, (4) les individus sont ensuite éclaircis avant (5) d'être montés entre lame et lamelle dans de l'Eukitt, et d'être placé à sécher durant la nuit dans une étuve à 60 °C.

Les parasites d'intérêt (*Gyrodactylus* de *S. trutta* et *Phoxinus* spp., et parasites de la perche) qui ne pouvaient pas être identifiés sur critères morphologiques ont été déterminés en biologie moléculaire suivant la méthodologie détaillée dans les sections « matériel et méthodes » des articles concernés (chapitres 5 et 6).

Microscopie Electronique à Balayage (MEB)

Les spécimens sélectionnés pour l'observation en microscopie électronique à balayage ont été fixés dans une solution de glutaraldéhyde à 2,5 % (tampon de cacodylate de sodium 0,1 M à pH 7,2), déshydratés dans une série de bains d'éthanol de concentration croissante (30 %, 50 %, 70 %, 90 % et 100 %), puis par passage au point critique (CO2, Emitech K850, Quorum Technologies, Laughton, UK). Les échantillons ont été montés sur un plot en aluminium, puis recouverts de platine à l'aide d'un métalliseur Q150T-ES (Quorum Technologies, Laughton, UK) avant d'être examinés au microscope électronique à balayage (Regulus 8230, Hitachi, Tokyo, Japon) à une tension d'accélération de 2 kV.

5. Traitement statistique

5.1. Indices parasitologiques

La terminologie de Bush et al. (1997) a été suivie pour le calcul des indices parasitologiques classiques.

- La **prévalence** est le nombre d'hôtes infestés par au moins un individu d'une espèce parasitaire particulière divisé par le nombre d'hôtes examinés, exprimé en pourcentage.
- L'**abondance moyenne** est le nombre total d'individus d'une espèce parasite donnée dans un échantillon divisé par le nombre total d'hôtes dans cet échantillon.
- L'**intensité moyenne** est le nombre total d'individus d'une espèce parasite donnée dans un échantillon divisé par le nombre d'hôtes infestés par cette espèce de parasite dans cet échantillon.

5.2. Analyses des valeurs indicatrices

Une espèce est considérée comme bio-indicatrice lorsque son abondance et/ou sa fréquence dans un habitat particulier est élevée (Mouillot et al. 2002). Des analyses des **valeurs indicatrices** (IndVal) (Dufrêne et Legendre 1997) ont été utilisées afin de combiner l'abondance relative (**spécificité**) et la fréquence relative (**fidélité**) des espèces de parasites pour une variable donnée. La spécificité est l'abondance moyenne d'une espèce de parasite dans un groupe donné d'hôtes divisée par l'abondance de la même espèce de parasite infestant tous les hôtes. La fidélité est définie comme le pourcentage d'hôtes d'un groupe donné infestés par une espèce de parasite donnée. Un intérêt de l'analyse des valeurs indicatrice réside dans sa capacité à inclure à la fois la spécificité et la fidélité dans un même indice, qui constitue un avantage par rapport aux tests statistiques classiques (*e.g.* ANOVA) lors de la recherche d'espèces indicatrices dans des communautés très variables, telles que les parasites (Mouillot et al. 2002). Les calculs de l'IndVal et des p-values associées (10 000 permutations) ont été effectués à l'aide du progiciel R labdsv (Roberts 2019).

5.3. Analyse multivariée

Dans le cas de l'anguille, une Analyse Factorielle des Données Mixtes (FAMD) a été réalisée à l'aide du package R Factoshiny (Vaissie et al. 2021) en prenant en compte les espèces de parasites les plus significatives, la longueur totale, l'âge et l'indice de Fulton comme des variables quantitatives et l'habitat et la saison comme des variables qualitatives afin de permettre une meilleure visualisation des communautés de parasites.

Certaines analyses appliquées à une seule espèce hôte sont décrites dans les parties « Matériel et méthodes » des chapitres correspondants.

Chapitre 2 : Parasitic helminths and freshwater fish introduction in Europe: A systematic review of dynamic interactions

Anaïs Esposito[1,*], Joséphine Foata[1] and Yann Quilichini[1,*]

[1] UMR 6134 CNRS-Université de Corse Pascal Paoli Sciences Pour l'Environnement, 20250 Corte, France;

* Correspondance: esposito_a@univ-corse.fr (A.E.); quilichini_y@univ-corse.fr (Y.Q.)

Esposito A; Foata J; Quilichini Y 2023 Parasitic Helminths and Freshwater Fish Introduction in Europe: A Systematic Review of Dynamic Interactions. Fishes, 8, 450. https://doi.org/10.3390/fishes8090450

Résumé

L'introduction d'espèces non-natives de Teleostei dulçaquicoles est, à l'échelle mondiale, l'une des premières causes de l'érosion de la biodiversité aquatique. De telles introductions ont un impact lourd sur les écosystèmes d'eau douce, en termes de compétition, de prédation, d'altération de l'habitat, de pollution génétique et de transmission de maladies et de parasites. Une review systématique a été menée sur les helminthes parasites des poissons d'eau douce dans le contexte des introductions d'espèces en Europe. Au total, 199 publications ont été récupérées à partir des bases de données PubMed, Scopus et Web of Science, entre 1969 et novembre 2022. Lorsqu'une nouvelle espèce de poisson arrive dans une aire receveuse, plusieurs scenarios sont possibles. Les hôtes poissons non-natifs peuvent co-introduire leurs parasites sans qu'une transmission vers des poissons natifs ne se produise (*e.g.* le cas des Centrarchidae d'Amérique du nord et de leurs parasites Monogenea). Un autre dénouement possible est le transfert des parasites co-introduits à la faune piscicole native, un phénomène appelé *spillover* (*e.g.* les cas du Nematoda *Anguillicola crassus* Kuwahara, Niimi & Itagaki, 1974 parasite d'*A. anguilla* et du Monogenea *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, parasite de *S. salar*). Réciproquement, les hôtes poissons non-natifs peuvent acquérir des parasites dans leur nouvelle aire, que ces parasites soient natifs ou issus d'une introduction précédente (*e.g.* les cas des Gobiidae Ponto-Caspien et du dormeur de l'Amour *Perccottus glenii* Dybowski, 1877). Lorsqu'un hôte non-natif se révèle compétent pour un parasite, un résultat possible est l'augmentation de l'opportunité pour le parasite d'impacter son hôte natif, un mécanisme appelé *spillback*. Ce phénomène revêt un intérêt particulier lorsque des hôtes poissons non-natifs influencent la dynamique de parasites zoonotiques.

D'après la review bibliographique réalisée, les communautés de parasites qui ont le plus attiré l'attention de la recherche en Europe sont celles des Gobiidae Ponto-Caspiens, des Centrarchidae nord-américains et de l'Odontobutidae asiatique *P. glenii*. En ce qui concerne les parasites, *A. crassus* a le plus retenu l'attention, probablement en raison de sa pathogénicité envers une ressource aussi menacée qu'*A. anguilla*. Les introductions de poissons en Europe ont offert divers exemples de mécanismes écologiques connus (*e.g. spillover* et *spillback*). Aucun cas de dilution n'a été signalé, ce qui n'implique pas pour autant l'absence de ce mécanisme en Europe. Comme cela a déjà été démontré précédemment, la capacité à infester une large gamme d'hôtes intermédiaires et/ou paraténiques peut être un facteur clé dans le succès d'un parasite dans sa nouvelle aire de répartition. Cet effet est particulièrement visible

dans l'exemple d'*A. crassus*, qui a été signalé dans 35 espèces d'hôtes paraténiques appartenant à 12 familles. Ainsi, c'est également un exemple de la manière dont les hôtes poissons non-natifs peuvent faciliter la propagation de parasites natifs ou précédemment introduits. En ce qui concerne les parasites à cycle de vie complexe (*i.e.* hétéroxènes), ceux infestant leur hôte poisson à un stade immature (larve/sub-adulte) tendent à être les plus performants dans l'utilisation de poissons hôtes non-natifs. Une perspective envisagée serait d'étendre ce type d'étude à des systèmes hôte-parasites dans un contexte d'introduction d'espèces à d'autres régions du monde afin de savoir si cette observation est généralisable. Les introductions de poissons non-natifs en Europe peuvent influencer la dynamique des parasites zoonotiques, principalement via *spillback*, car les interactions signalées concernent principalement des parasites zoonotiques déjà présents en Europe, mais ayant gagné de nouveaux hôtes poissons non-natifs. Pour cette raison, il est nécessaire de tenir compte de l'acquisition par les parasites zoonotiques présents en Europe de nouveaux hôtes poissons. Dans un contexte de popularité croissante des plats à base du poisson cru ou légèrement mariné, tels que les sushis, les sashimis et les ceviches, cette question mérite une attention accrue. L'une des préoccupations soulevées par l'étude présentée ici est le très faible nombre de publications incluant les environnements insulaires dans l'étude des systèmes hôtes poissons/parasites dans le cadre des introductions d'espèces. Ces environnements sont pourtant particulièrement vulnérables à ces dernières et devraient faire l'objet d'une plus grande attention dans un avenir proche.

Mots-clés : Co-introduction de parasite, spillover, spillback, *Anguillicola crassus*, Gobiidae Ponto-Caspiens, Centrarchidae nord-américains

1. Introduction

The introduction of non-native freshwater fish is one of the main causes of the decline of aquatic fauna at a global scale [1,2]. Species introduction can occur at three spatial scales: inter-continental, intra-continental and small/intra-country scale [3]. Fish introductions have occurred intentionally, for aquaculture, recreational fishing, ornamental, conservation or biological control purposes, or accidentally, e.g., through transport by ballast water or indirectly with the construction of inter-basin canals [3,4,5]. As an example, several freshwater fishes from North America were introduced in Poland between the 1860s and the end of the 1950s, of which the brown bullhead *Ameiurus nebulosus* (Lesueur, 1919), the chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792) and the brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) were able to maintain natural reproduction in the country [6]. In South Africa, the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) was introduced for aquaculture in 1936 and is now established and widespread, including in estuarine and brackish environments [4]. The introduction of the mosquitofish *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853) in the Mediterranean island of Corsica at the end of the 19th century is a case of introduction for the purpose of biological control as part of an extensive malaria control program [7]. Consequences of freshwater fish introductions are various: alteration of interactions between fish (increase in prey availability for native predators, competition for trophic resource, increased predation pressure), alteration of habitat through changes in the trophic web structure, ecosystem function (trophic cascade) and eutrophication, genetic impact through hybridization and introgression, and socio-economic impact with financial loss for aquaculture and/or fisheries [4,5,6,8]. An additional impact of fish introductions is the co-introduction of associated parasites and diseases [4,5,8,9,10]. Non-native pathogens (viruses, bacteria, fungi and animal parasites) are frequently introduced along with their hosts in a recipient area [10,11]. The study of animal parasite carried by non-native hosts is of great importance as they may infect native populations of host species [12]. Helminths in particular encompass a vast diversity of organisms at different taxonomic levels: Annelida, Acanthocephala, Platyhelminthes, Cestodes, Trematodes, Nematodes, Pentastomida and Leeches [13]. Some of them are among the best-known examples of parasite transfer between non-native and native populations of host species, e.g., the Asian tapeworm *Schyzocotyle acheilognathi* (Yamaguti, 1934) is a known, important fish pathogen that spread in Australian freshwaters along with its original host the common carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, and was transferred to several native fish species [14].

In Europe, the first recorded freshwater fish introduction is the translocation of the common carp *C. carpio* during the Roman era [15]. Large-scale introductions of freshwater fish have, however, been continuous since the early 19th century, with the introduction of North American Centrarchidae *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) and *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) and Salmonidae *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) and *Salvelinus* spp., and have shown a steady increase since the 1850s [16]. The estimates for the number of introduced freshwater fish in Europe range from 76 species when excluding intra-European introductions and 134 species or subspecies when including intra-European introductions [16,17]. The majority of introduced species are Cyprinidae and Salmonidae, with also numerically notable Cichlidae, Centrarchidae, Poecilidae, Ictaluridae and Catostomidae, mainly originating for North-America and Asia [16].

The arrival of non-native host species in a recipient area can have several outcomes, parasitologically speaking (Figure 15):

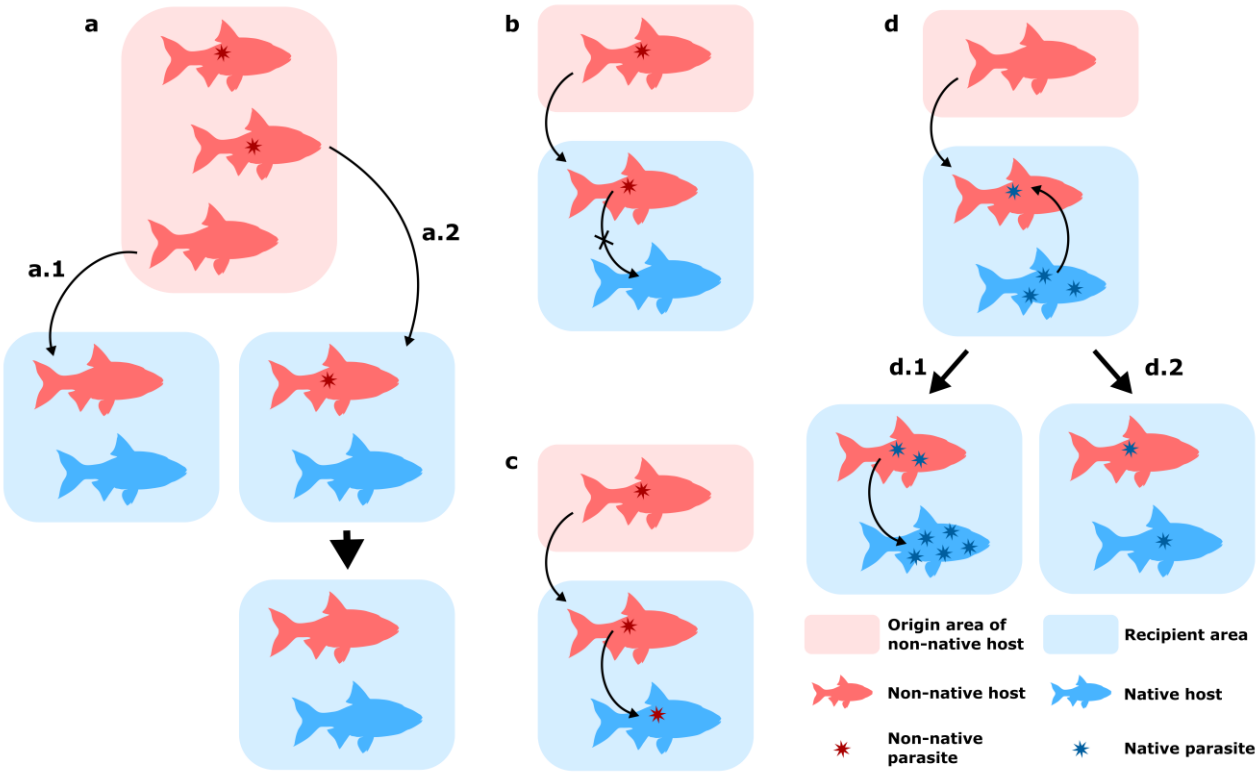


Figure 15. Possible outcomes for host–parasite systems after the introduction in a new habitat. (a) Parasite loss by either (a.1) missing the boat or (a.2) drowning on arrival (b), co-introduction of parasites with their host without transmission to native fauna, (c) transmission of novel parasites to native host (spillover) and (d) parasite acquisition by non-native fish host resulting in either (d.1) spillback effect or (d.2) dilution effect

(1) Parasite loss during translocation of their host: this can occur through two mechanisms, either by "missing the boat" (Figure 15a.1), when the introduced hosts do not carry the parasite, or by "drowning on arrival", when the host or the parasite fails to establish in the novel habitat (early extinction following host establishment, lack of suitable intermediate and/or final hosts in the recipient area) (Figure 15a.2) [18,19]. These mechanisms contribute to the often diminished parasite diversity observed in non-native organisms, e.g., [20,21]. This "release from the enemy" is often cited as a key factor in the success of non-native hosts in their new range [19,22,23]. The discretion of this specific case makes it rather difficult to monitor in the wild.

(2) Co-introduction of parasites with their host without transmission to native fauna (Figure 15b): Co-introduced parasites can establish and spread in their new range by only infecting their original host and not switching to native hosts. This absence of host switch can be attributed to a lack of suitable hosts in the recipient area and the parasite's host specificity [24].

(3) Transmission of novel parasites to native host (Figure 15c): Non-native hosts carrying parasites can transmit their parasites to native hosts, a host-switching mechanism termed 'parasite spillover' [12,24,25]. Pathogen co-introductions may give rise to particularly severe consequences because of the lack of co-evolution between non-native parasites and a native host, which thus does not possess adequate immune response to the infection [26].

(4) Parasite acquisition by non-native fish host: Depending on the host specificity of parasites already present in the recipient area (either native or previously introduced), a non-native host may acquire new parasites in their introduced range [12]. These new interactions can result in parasite spillback, when a non-native species is a competent host for a native parasite and the presence of this additional host results in an increased opportunity to impact native hosts (Figure 15d.1) [27]. Non-native species can also act as sink hosts by being less suitable for native parasites, and thus reduce transmission to native hosts through a dilution effect (Figure 15d.2) [23,28]. The case where a newly acquired parasite can bear noticeable pathogenicity on a non-native should also be noted, e.g., [29], a case which is termed "suppressive spillover" by Chalkowsky et al. [30].

As with any other species introduction, freshwater fish non-native to Europe constitute host–parasite systems subject to the previously described mechanisms. The aim of this review was to provide a wide-ranging view of the parasitological outcomes of freshwater fish

introductions in Europe, and illustrate them with well-studied cases involving helminths parasites. Our main focuses are as follows: to explore the temporal and geographical tendencies of the most thoroughly studied cases; identify trends associated with biotic parameters linked to the parasite or the host; isolate records of impacts associated with parasites in the context of species introduction; and highlight cases involving zoonotic parasites and potential human health-associated risks.

2. Material and Methods

A literature review was undertaken focusing on introductions of fish and parasitic helminths at a European scale. PRISMA guidelines [31] were followed to identify and select relevant studies. Because the registration in Prospero is not suitable for this manuscript, this review was not registered. Data gathered from these studies were compiled and analyzed. Articles taken into consideration were published in international journal indexed by Web of Science, Scopus and/or PubMed (Figure 16). Only articles published in English were included in the review. The search date range was not limited by a starting date and ran to 2 November 2022, the date on which the search was carried out. The keywords used were Fish* AND Introduc* AND each term designating helminth parasites (Helminth* OR Platyhelminth* OR Trematod* OR Hirudinea OR Leech* OR Acanthocephal* OR Cestod* OR Nematod* OR Pentastomid* OR Digenea* OR Monogenea* OR Aspidogastrea*) with the 'topic' option to retrieve articles in which search terms appeared in the title, abstract and keywords. Only research articles were considered; literature reviews were excluded except when they also presented new data, in which case only the new data were compiled. Duplicates and inaccessible articles were excluded. Titles and abstracts were reviewed and the following inclusion/exclusion criteria were applied to the 1044 selected articles.

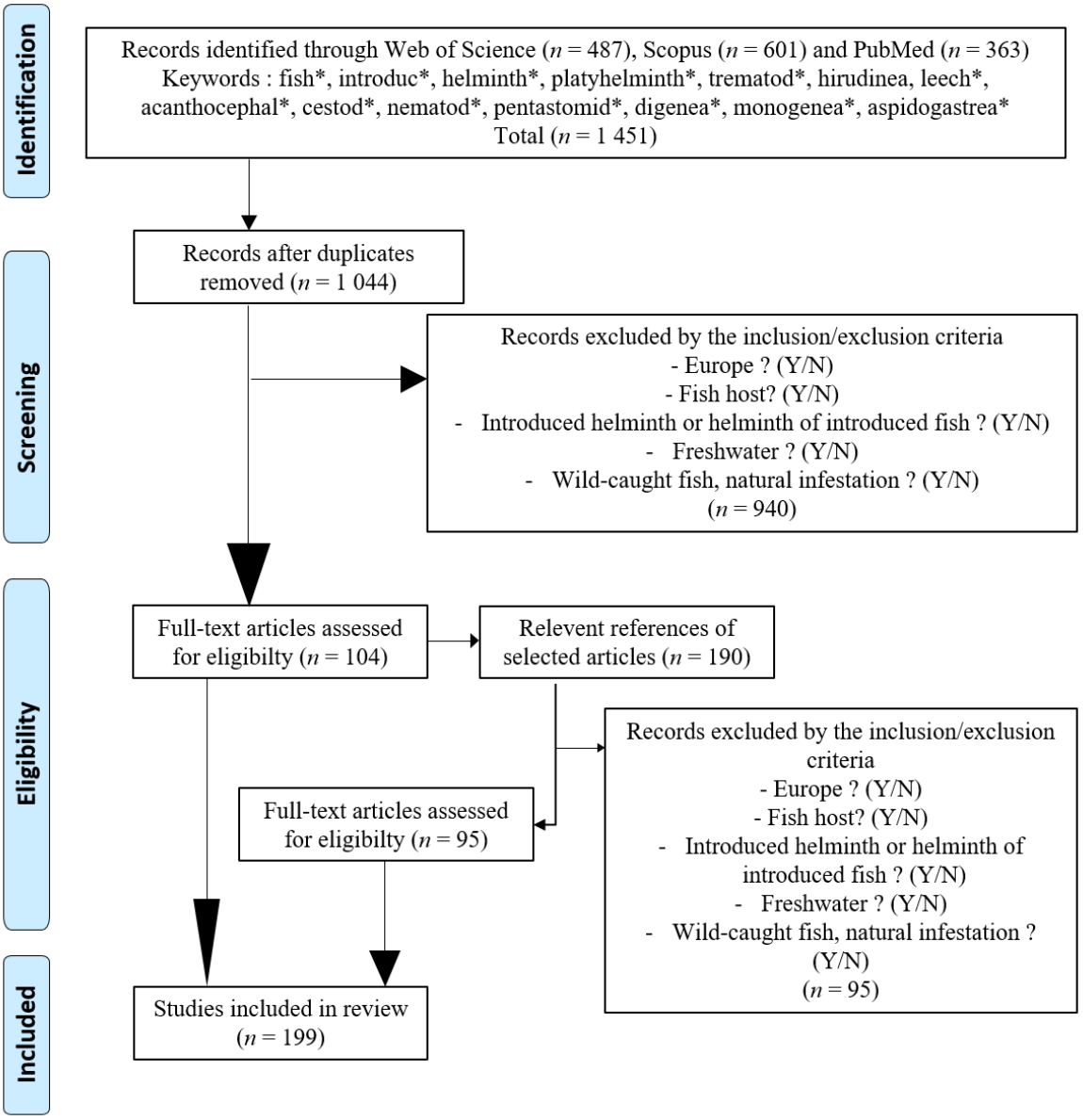


Figure 16. Workflow diagram used for the bibliographical search as defined in the PRISMA 2009 methodology, according to Moher et al. (2015). The '*' in search terms represent the wildcard symbol used to broaden the search to words starting with the same letters

1. Did the study include a European country? Yes/No
2. Did the study include a fish host? Yes/No
3. Did the study include an introduced parasite helminth or a parasite helminth of an introduced fish host? Yes/No
4. Did the study include a freshwater environment? Yes/No
5. Were the studied fish wild-caught and the infestations natural? Yes/No

The European frontiers considered were biogeographical frontiers: the Ural and Caucasus mountain ranges and the Bosporus strait. Some articles included freshwater and brackish and/or marine environments, in which case only data concerning freshwater environments were taken into account. Likewise, when a study included results from both natural and

experimental infestations, only natural infestations were included. The articles were retained if the answer to all five question was 'Yes' and were discarded otherwise. The data of interest retrieved from the full texts were compiled into a database; articles not meeting the criteria were excluded and the bibliography of selected articles was reviewed. The inclusion/exclusion criteria previously described were applied to the new articles of interest from the bibliography and relevant studies were added to the review.

The information of interest with regard to the topic was compiled in an Excel matrix that was previously tested using a subsample of 20 articles. All articles were screened by the same one reviewer. The following information was collected:

1. Main information concerning the study: title, date, authors.
2. Location: country, watershed, number of sampling sites, habitat type (e.g., river, lake, reservoir), and island/mainland situation.
3. Parasite-related information: taxonomy (phylum, class, subclass, order and species), status (native/non-native, and native distribution range for non-native), life cycle (direct/indirect and found on intermediate/final hosts), host specificity, microhabitat, zoonotic status, impact on fish host, socio-economic and/or ecological impact, both shown by the considered study and/or reported with the bibliography.
4. Fish host-related information: taxonomy (family, species), status (native/non-native, and native distribution range for non-native), IUCN status, habitat type (e.g., demersal, benthopelagic) and diet, as retrieved from the Fishbase database (https://www.fishbase.se (accessed on 19 June 2023, [32]), and number of hosts examined.
5. Methodology: method of detection and identification of parasites.

One line of the matrix corresponded to one parasite/host interaction, which is one record of one parasite in one host in one study. Only the native parasite/non-native host, non-native parasite/native host and non-native parasite/non-native hosts were taken into account. Native parasite/native host interactions were not compiled. Each of the synthesis presented in this review were illustrated by the most thoroughly studied (*i.e.*, where the most articles were available) and relevant cases, and thus not all retrieved publications were cited in the present article.

3. Bibliographical Analysis

The bibliography review yielded a total of 199 articles and 969 parasite/host interactions. The first article retrieved was published in 1969 and was the only article selected for that year. During the first two decades, few papers were published. The number of publications started to rise in 1986, which can be explained mainly by the introduction of *Anguillicola crassus* Kuwahara, Niimi & Itagaki, 1974, in Europe and the growing interest of researchers in this pathogenic parasite of eel. The number of publications continued to increase and reached its maximum in 2011, with articles focused on a diversity of non-native parasites and parasites of non-native fish, e.g., parasite communities of *L. gibbosus* [33,34] and *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 [35,36], the native *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843) on the invasive *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) [37] or *S. acheilognathi* and *Atractolytocestus huronensis* Anthony, 1958, both non-native Cestoda found on *C. carpio* [38,39]. Over the whole period (1969–2022), the mean number of articles was 3.7 per year, ranging from 0 to 13 articles.

Several non-native fish hosts and parasites attracted attention from researchers throughout Europe. The most widely studied non-native fish hosts were the Ponto-Caspian gobies (30 articles from 1994 to 2021), with the most focused-on species being *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (23 articles), followed by *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814) (14 articles), *Ponticola kessleri* (Günther, 1861) (9 articles) and *Babka gymnotrachelus* (Kessler, 1857) and *Proterorhinus semilunaris* (Heckel, 1837) (7 articles each). The less studied *Knipowitschia caucasica* (Berg, 1916) and *Ponticola gorlap* (Iljin, 1949) were the focus of one article each [40,41]. Centrarchidae originating from North America, also drew attention from researchers: the pumpkinseed *L. gibbosus* was the focus of 28 articles and the largemouth black bass *M. salmoides* was studied four times. The Chinese sleeper *P. glenii*, an Odonbutidae originating from eastern Eurasia (Amur river drainage) was the focus of 25 articles. From the host perspective, the family Gobiidae exhibited by far the greatest number of recorded host–parasite interactions (326 interactions), with all species being Ponto-Caspian invaders, followed by the Odontobutidae, exclusively represented by *P. glenii* (146 interactions), Centrarchidae (only *L. gibbosus* and *M. salmoides*, 110 interactions), Anguillidae (almost exclusively the native *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758)), Cyprinidae (numerous species, 79 interactions) and Salmonidae (mainly native or stocked *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, and stocked *O. mykiss*, 66 interactions). Seventy-nine articles focusing on or taking into account

the invasive Nematoda *A. crassus* were retrieved, making this species the most studied non-native fish parasite in Europe. The Ponto-Caspian Acanthocephala *Pomphorhynchus laevis* (Zoega in Müller, 1776) Porta, 1908 was also focused on (12 articles), as well as the Asian Cestoda *Khawia japonensis* (Yamaguti, 1934) Hsü, 1935 and *Khawia sinensis* Hsü, 1935 (5 articles). In terms of retrieved interactions, the most represented parasites were Nematoda (32%) and Digenea (27%), followed by Monogenea (19%). Acanthocephala and Cestoda accounted for 12% and 10% of recorded interactions, respectively.

The retrieved articles included fish samples originating mainly from the United Kingdom (41 articles) and Germany (33 articles), with about half the articles focusing on A. crassus. They were followed by Poland and Hungary (17 articles each), Slovakia (14 articles), Norway (13 articles), France and Austria (12 articles each) and Czech Republic (10 articles). The limited number of articles retrieved from European Russia is biased by the limited accessibility to these articles and the fact that a large number of them were written in Russian.

The studied habitats encompassed a wide range of water body types, with the most focused on being rivers (104 articles), lakes (74 articles), reservoirs (23 articles) and ponds (20 articles). Some minor habitats included brooks, streams, channels, canals, side-arms and gravel pits. This wide diversity of water bodies represents so many potential recipient habitats for introduced fish and parasites, with various abiotic parameters and potential intermediate hosts and/or final hosts that may allow potential new parasites to complete their life cycle. Reservoirs in particular were shown to contribute to the biotic homogenization of fish hosts as native riverine fish tend to be replaced with cosmopolitan lentic species [42,43].

Freshwater fish parasites co-introductions occur at three distinct spatial scales: (1) inter-continental scale, when parasites are co-introduced into Europe from another continent, e.g., the Cestoda *Nippotaenia perccotti* (Akhmerov, 1941) and the Monogenea *Gyrodactylus perccotti* Ergens & Yukhimenko, 1973, introduced from eastern Asia along with their host *P. glenii* [44,45,46,47]; or the Ancyrocephalidae Monogenea introduced from North America with *L. gibbosus* and *M. salmoides* [33,48,49,50]; (2) intra-European scale, with parasites co-introduced from one region of Europe to another, e.g., the Monogenea *Dactylogyrus chondrostomi* Malevitskaia, 1941, *Dactylogyrus dirigerus* Gusev, 1966, *Dactylogyrus ergensi* Molnár, 1964 and *Dactylogyrus vistulae* Prost, 1957, probably arriving in France from eastern Europe with the Leuciscidae *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758) [51] or the Monogenea *Thaparocleidus vistulensis* (Sivak, 1932) Lim, 1996 introduced from Central Europe to Italy with *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 [52,53,54]; and (3) small scale (intra-country scale), when

fish are transferred from one waterbody to another within a relatively short distance, e.g., the Monogenea *Gyrodactylus aphyae* Malmberg, 1957, *Gyrodactylus macronychus* Malmberg, 1957, *Gyrodactylus magnificus* Malmberg, 1957 and *Gyrodactylus phoxini* Malmberg, 1957, probably introduced from one Norwegian watercourse to another [55], or the Cestoda *Dibothriocephalus ditremus* (Creplin, 1825), and *Dibothriocephalus dendriticus* (Nitzsch, 1824), probably spread from one subarctic Norwegian lake to another with *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 [56]. As already pointed out by Kuhn et al. [56], small-scale parasite co-introductions are the least studied scale while the research effort is mainly directed at inter-continental co-introductions.

Insular environments suffer from a lack of attention from parasitology research. Only one article considering one such habitat could be retrieved and concerned the Åland Islands in Finland [57]. The term 'island', in this context, refers to those with limited surface area (<30,000 km2). No article was retrieved concerning islands in the Mediterranean, islands being, however, particularly vulnerable to biological invasions [58,59].

4. Co-Introduction of Parasites with Their Fish Host without Transmission to Native Fish

4.1. The Case of North American Centrarchidae and Their Monogenea

North American Centrarchidae, i.e., pumpkinseed *L. gibbosus* and largemouth black bass *M. salmoides*, drew attention from researchers, with a total of 29 articles focusing on their parasites. Both species originate from eastern drainage systems of North America (Canada and USA). They were first introduced at the end of the 19th century to numerous countries in all regions of Europe to serve as gamefish and aquarium and garden pond fish [17]. Despite their relatively early introduction, research has only started to focus on these fishes' parasites since 1991–1995 with five articles studying *L. gibbosus*. They have attracted more interest recently, with most articles concerning parasites of both Centrarchidae published between 2016–2020 (Figure 17).

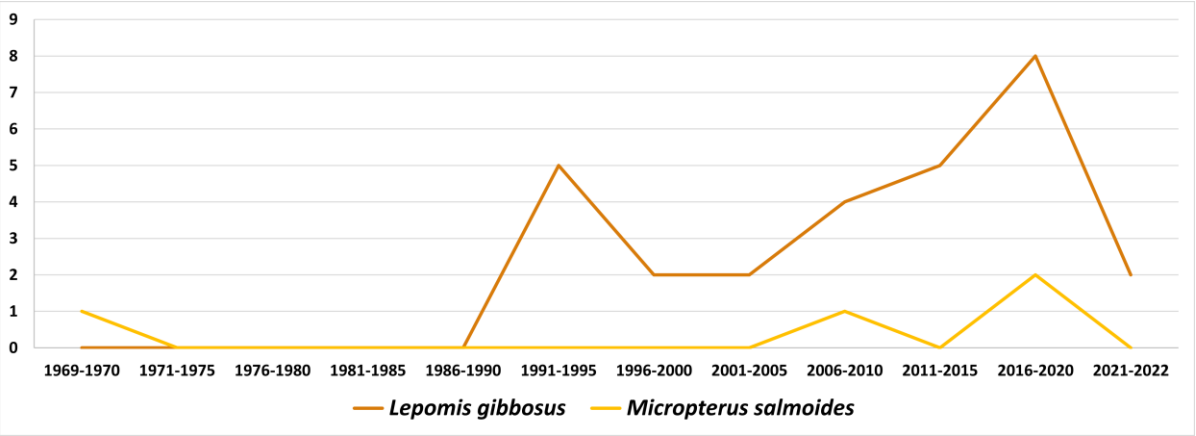


Figure 17. Progression over time of published studies concerning North American Centrarchidae in Europe

Since its introduction, *L. gibbosus* spread successfully into adjacent water bodies and established populations throughout Europe [60]. *Micropterus salmoides* is now mainly found in the Iberian Peninsula, France and Italy [8], and its parasites were mostly studied in southern Europe. Researchers who showed interest in these species' parasites carried out their studies mostly in eastern Europe (16 articles, e.g., [48,61,62,63,64]), followed by western (e.g., [49,65,66,67]) and southern (e.g., [53,54,68]) Europe (Figure 18).

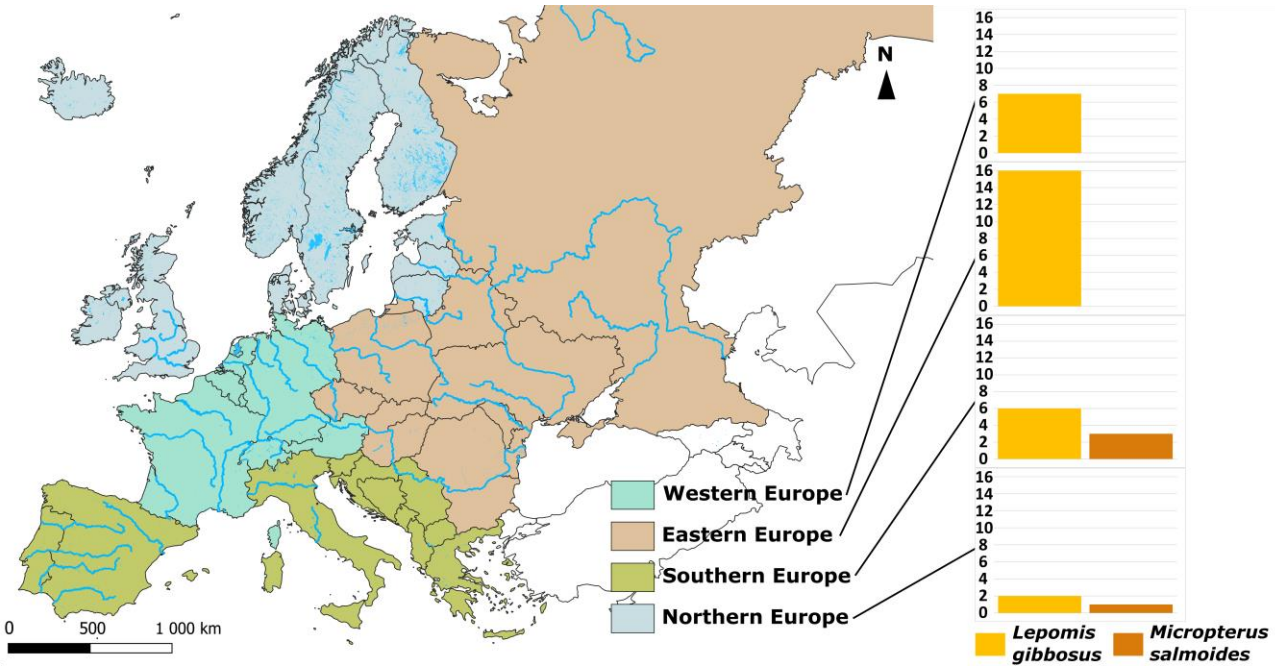


Figure 18. Geographical distribution of published studies concerning parasites of North American Centrarchidae in Europe

Of all the retrieved articles concerning parasites of North American Centrarchidae in Europe, 10 focused exclusively on Monogenea. At least nine species of North American Monogenea were co-introduced to Europe, with the majority being Centrarchidae-specific parasites

belonging to the Ancyrocephalidae family. Three species were widely found parasitizing *L. gibbosus* in Europe, namely *Actinocleidus recurvatus* Mizelle & Donahue, 1944, *Onchocleidus dispar* Mueller, 1936, and *Onchocleidus similis* Mueller, 1936 (Table 6). In contrast, several species seem to have a restricted non-native range, e.g., *Cleidodiscus robustus* Mueller, 1934, *Onchocleidus acer* Muller, 1936, and *Gyrodactylus macrochiri* Hoffman & Putz, 1964, were only reported from France [20,21] and *Gyrodactylus avalonia* Hanek & Threlfall, 1969, only from Ukraine [61].

Table 6. North American Monogenea co-introduced in Europe with their Centrarchidae hosts

Parasite		Host Species	Locality
Family	**Species**		
Ancyrocephalidae	*Actinocleidus oculatus*	*Lepomis gibbosus*	France [20,21], Germany [21,49], Italy [52,53,54]
	Actinocleidus recurvatus	*Lepomis gibbosus*	Austria [21], Croatia [33], France [20,21], Germany [21,49], Italy [52,53,54], Slovakia [33]
	Actinocleidus sp.	*Lepomis gibbosus*	Austria [21], France [21], Germany [21,49]
	Cleidodiscus robustus	*Lepomis gibbosus*	France [20,21]
	Onchocleidus acer	*Lepomis gibbosus*	France [20]
	Onchocleidus dispar	*Lepomis gibbosus*	Austria [21], Bulgaria [21,33,48], Croatia [33], Czech Republic [21,33], France [20,21], Germany [21,49], Italy [52,53,54], Portugal [69], Slovakia [33], Ukraine [63], United Kingdom [34]
		Micropterus salmoides	Portugal [69]
	Onchocleidus principalis	*Lepomis gibbosus*	Portugal [69]
		Micropterus salmoides	Italy [54], Portugal [69], United Kingdom [70]
	Onchocleidus similis	*Lepomis gibbosus*	Austria [21], Bulgaria [21,33,48], Croatia [33], Czech Republic [21,33], France [20,21], Norway [50], Germany [21,49], Italy [52,53,54], Slovakia [33], Ukraine [61]
	Onchocleidus sp.	*Lepomis gibbosus*	Germany [21,49], Norway [50]
	Unidentified Ancyrocephalidae	*Lepomis gibbosus*	Austria [21], France [21]
Gyrodactylidae	*Gyrodactylus avalonia*	*Lepomis gibbosus*	Ukraine [61]
	Gyrodactylus macrochiri	*Lepomis gibbosus*	France [20,21]

None of the reviewed articles reported any adverse effect of the co-introduction of these parasites, either on their hosts or in the recipient area. No documented case of transfer of these Monogenea to the native fish fauna could be found and they thus appear harmless for the time being. The only exception to this observation is the case of *G. avalonia*, as explained by Kvach et al. [61]; this species shows a low host specificity as well as a broad tolerance to environmental conditions and its principal host, *G. aculeatus*, is abundant in the Danube delta, where the parasite has been reported. For these reasons, the spread of *G. avalonia* is likely, and could be a threat as this Monogenea was shown to transfer pathogenic bacteria to its host [71].

4.2. Other Notable Co-Introductions of Fish Parasites in Europe

Other examples of parasite co-introduction with no transmission to native host are three specialists of the East Asian Chinese sleeper, *P. glenii*, an odontobutid introduced to central and eastern Europe as a result of aquaculture, release by an aquarist and their use as live bait by anglers [72,73]. One Cestoda, and *N. perccotti*, and one Monogenea, *G. perccotti* were introduced along with their host, and were recovered in Europe only from their host, e.g., [40,74]. As *N. perccotti* and *G. perccotti* are stenoxenous, the only impact they may have on native fish species is to give them a competitive advantage over the invasive *P. glenii*, especially since their abundance was qualified as relatively high in some invaded areas [75,76].

5. Co-Introduction of Parasites with Their Fish Host with Transmission to Native Fish

The infection of a new host species by a parasite endemic to one host species is a well-known mechanism in invasion biology called spillover [25,30]. The most striking and most studied case of this phenomenon in European fish is the infection of the European eel *Anguilla anguilla* by the Asian Nematoda *A. crassus*.

5.1. The Case of *Anguillicola crassus*

With 79 articles retrieved through the present bibliographical analysis, *A. crassus* is the parasite that has attracted the most attention from the scientific community. This Rhabditidae is thought to have been introduced in Germany in the 1980s with the importation of its native host *Anguilla japonica* Temminck & Schlegel, 1846, from Taiwan for aquaculture purposes.

The first article concerning *A. crassus* retrieved dates back to 1987 with the study of the then-recently introduced parasite by Taraschewki et al. [77] in Germany. Earlier occurrences were recorded but were either incorrectly identified or not available in English, so they were not included in the present study. The number of records rose during the following half-decade (1991–1995) to reach its maximum, and then started to decrease until the present day (Figure 19).

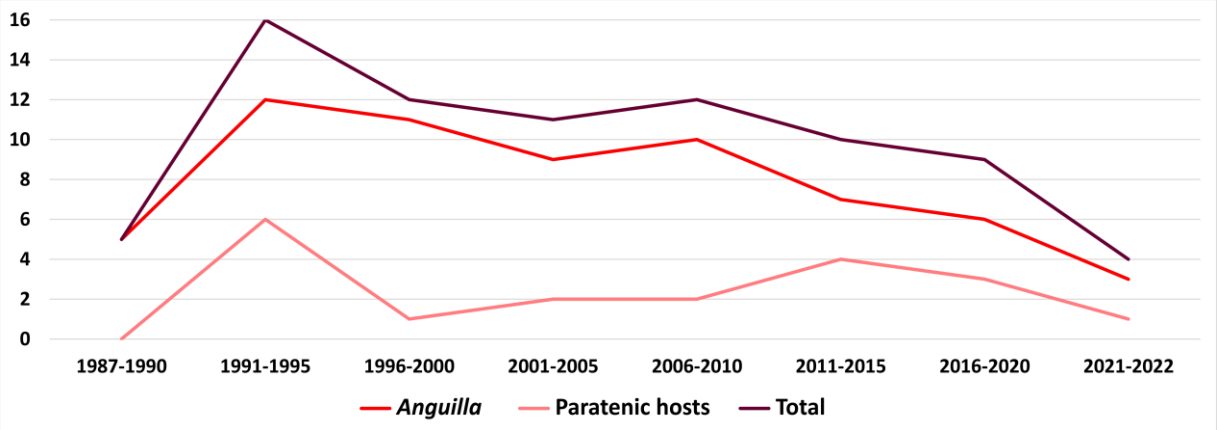


Figure 19. Progression over time of published studies concerning *A. crassus* in Europe

The parasite then spread throughout the distribution range of its newly acquired host in Europe and North Africa [78,79,80,81]. *Anguillicola crassus* was extensively studied in western Europe (34 articles retrieved), eastern Europe (23 articles) and northern Europe (24 articles) (Figure 20). It was a little less studied in southern Europe, but six articles were nonetheless retrieved. In western and eastern Europe, the attention was focused not only on the final host, but also on paratenic fish hosts (11 studies each).

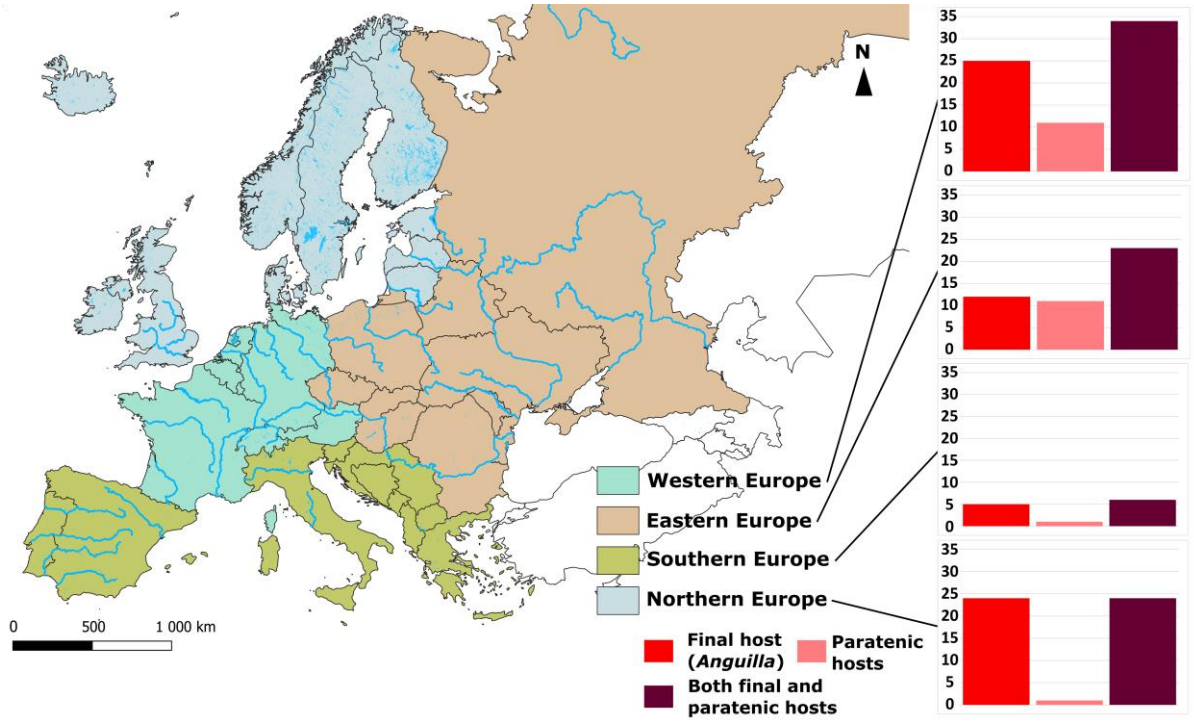


Figure 20. Geographical distribution of published studies concerning *Anguillicola crassus* in Europe

5.1.1. Pathogenicity of *Anguillicola crassus*

Anguillicola crassus is known to be pathogenic to *A. anguilla* and is frequently cited as one of the threats involved in the decline of this critically endangered species [82], along with other anthropogenic and natural factors such as barriers to migration, climate and oceanic currents changes, loss and degradation of habitat, pollution, predation, legal and illegal exploitation and trade, non-parasitic invasive species, diseases, and parasites [83,84]. Numerous studies highlighted the physical and physiological impacts of *A. crassus* on *A. anguilla* at the individual level. Symptoms include numerous alterations and deformities of the swimbladder altering its integrity, such as thickening of the swimbladder wall and fibrosis [85,86,87,88,89,90,91,92,93,94,95,96], reduced elasticity due to scar tissue resulting from perforation [97], inflammation [87,95,98,99,100], hemorrhages or hemorrhagic ulcers [87,89,91,92,95,100], rupture [89], blood vessel dilation or congestion [92,98,100]. The infection by *A. crassus* can also result in physiological impacts, such as decreased stress tolerance [90,95,101], exacerbation of corticoid stress response associated with severe hypoxia, increased metabolic cost, increased plasma cortisol concentration and lack of hyperglycemic response [102]. An impairment of the defense capacity against reactive oxygen species was also noted [103]. At least one episode of mass mortality linked to *A. crassus*

infection was recorded, in lake Balaton, Hungary [92]. Anguillicolosis was reported to impair the eels' swimming performances with a decreased cruising speed and increased energy consumption and an avoidance of accelerating flow [104,105]. Because of the damage to the functional capacity of an essential hydrostatic organ and the impact on swimming capacity, *A. crassus* is feared to hamper the transatlantic spawning migration of its host, thus contributing to its decline [104]. From a socio-economic perspective, *A. crassus* appears to be a threat to aquaculture production of eels by compromising their growth and yield [106].

5.1.2. Advances in Detection Methods

As *A. anguilla* is a critically endangered species, there is a need to carry on the study of its parasites, especially pathogenic ones, but there is also an urgent need to develop ethical, non-lethal methods to reduce the impact of research on its populations [107]. For this reason, various methods were tested for the detection of *A. crassus*. Beregi et al. [91] showed the potential of a radiography approach to assess the infection in the swimbladder and the severity of pathological changes while avoiding harming the fish. However, Frisch et al. [108] came to the conclusion that computed radiography, computed tomography and magnetic resonance imaging were not sensitive enough to replace post-mortem examination, and were not suited to the diagnosis of mildly infected eels. Recently, a protocol of molecular detection in fecal samples using specific microsatellite markers yielded promising results while being easy to implement and non-lethal [107].

5.1.3. Factors Involved in *A. crassus* Success and Importance of Paratenic Hosts

As Kennedy and Fitch [109] demonstrated, the successful colonization of Europe by *A. crassus* can be explained by some of its characteristics: a high reproductive potential, a relatively simple life cycle and low intermediate host-specificity, a capacity of both eggs and stage 2 larvae to survive and remain infective for a long period in freshwater and up to two weeks in seawater, a capacity to infect any size of eel and to transfer from eel to eel, a widespread final host tolerant to diverse habitat conditions, and a capacity to survive and reproduce under any conditions withstood by its host. Its capacity to use several species of the genus *Anguilla* as a final host can also explain the further spread of this parasite to the American eel *Anguilla rostrata* (Lesueur, 1817), both in its native [110] and introduced range [111]. It is worth noting

that the low intermediate host specificity also applies to paratenic hosts, as a lot of fish species were found to be suitable hosts for *A. crassus* larvae throughout Europe (Table 7). Indeed, of the retrieved articles, a total of 19 studies focused or took into account paratenic fish hosts. This capacity to use a wide range of paratenic hosts is undoubtedly an additional factor explaining the successful spread of this Nematoda in Europe, and its rapid range expansion [94,112,113,114]. *Anguillicola crassus* can use paratenic hosts pertaining to at least 12 families, and both native and non-native fish hosts. The most diversified native hosts are cyprinids, leuciscids and percids. A few examples of non-native paratenic hosts are the North American Centrarchidae *L. gibbosus* [94,112,115,116,117], the Central American cichlid *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867) [118], the Asian cyprinid *P. parva* [112,116,117] and a total of five well-studied Ponto-Caspian gobids [119,120,121,122]. The majority of these paratenic hosts are species living in close association with the substrate (benthopelagic and demersal species), as was previously pointed out in both Belgium and Sweden [94,123]. Most are known to consume zooplankton, which likely is their infection route as young *A. crassus* larvae use small cyclopoid copepods as intermediate hosts [124].

Invasional meltdown could also play a role in the spread of this parasite [125]. According to the invasional meltdown hypothesis, if several species invade the same habitat, then they can facilitate one another's establishment by acting as a food or energy resource for the other [126,127]. In the case of *A. crassus*, the Ponto-Caspian *N. melanostomus* introduced its Acanthocephala parasite *P. laevis* in the river Rhine since the 1990s [128], and cysts of *P. laevis* are suggested to serve as a 'hideout' allowing *A. crassus* to evade its paratenic host's immune response [129]. The presence of the co-introduced *P. laevis* could thus be another factor facilitating the spread of *A. crassus* through invasional meltdown [125,128,129].

Table 7. Paratenic hosts of *A. crassus* in Europe

Family	Species	Origin	Habitat	Diet	Locality
Centrarchidae	*Lepomis gibbosus*	Non-native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Detritus	Belgium [94], Czech Republic [21], Hungary [112,115,116,117]
Cichlidae	*Oreochromis niloticus*	Non-native	Benthopelagic	Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Belgium [94]
	Amatitlania nigrofasciata	Non-native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Detritus	Germany [118]
Cyprinidae	*Alburnus alburnus*	Native	Benthopelagic	Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Belgium [94], Hungary [112,115,116,117]
	Blicca bjoerkna	Native	Demersal	Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Hungary [112,116,117]
	Carassius carassius	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Detritus	Hungary [116,117]
	Carassius gibelio	Unclear	Benthopelagic	Zoobenthos, Detritus	Hungary [112,116,117]
	Cyprinus carpio	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Hungary [112,115,116,117]
	Leuciscus aspius	Native	Benthopelagic	Zooplankton, Nekton	Hungary [112,116,117]
	Phoxinus phoxinus	Native	Demersal	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	France [130]
	Pseudorasbora parva	Non-native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Plants	Hungary [112,115,116,117]
	Rhodeus amarus	Native	Benthopelagic	Zoobenthos, Plants	Hungary [112,116,117]
	Romanogobio albipinnatus	Native	Benthopelagic	Zoobenthos	Hungary [116,117]

Family	Species	Origin	Habitat	Diet	Locality
	Scardinius erythrophthalmus	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Belgium [94], Hungary [112,116,117]
	Tinca tinca	Native	Demersal	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Detritus	Belgium [94], Hungary [112,116,117]
Esocidae	*Esox lucius*	Native	Pelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton	Hungary [112,116]
Gasterosteidae	*Gasterosteus aculeatus*	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Plants	Belgium [94], France [130]
	Pungitius pungitius	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton	France [130]
Gobiidae	*Babka gymnotrachelus*	Non-native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos	Poland [119]
	Neogobius fluviatilis	Non-native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton	Germany [119,120], Hungary [112,116,117]
	Neogobius melanostomus	Non-native	Demersal	Zoobenthos	Austria [121,122,131], Croatia [122], Czech Republic [113], Germany [119,120,132], Slovakia [122]
	Ponticola kessleri	Non-native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Plants	Germany [119,120], Slovakia [131,133]
	Proterorhinus semilunaris	Non-native	Benthopelagic	No data available	Germany [119,120]
Gobionidae	*Gobio gobio*	Native	Benthopelagic	Zoobenthos, Zooplankton, Plants	Belgium [94], Hungary [112]
Ictaluridae	*Ameiurus nebulosus*	Non-native	Demersal	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Plants	Belgium [94], Hungary [116]

Family	Species	Origin	Habitat	Diet	Locality
Leuciscidae	*Abramis brama*	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Hungary [112,115,116]
	Chondrostoma nasus	Native	Benthopelagic	Detritus, Plants	Belgium [94]
	Leuciscus idus	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton	Belgium [94]
	Leuciscus leuciscus	Native	Benthopelagic	Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Belgium [94]
	Rutilus rutilus	Native	Benthopelagic	Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Belgium [94], Hungary [112,115,116,117]
	Squalius cephalus	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Plants	Belgium [94]
Osmeridae	*Osmerus eperlanus*	Native	Pelagic-neritic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton	Netherlands [100]
Percidae	*Gymnocephalus cernua*	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton, Detritus, Plants	Belgium [94], Germany [114], Hungary [112,115,116,117], Poland [114], United Kingdom [134]
	Perca fluviatilis	Native	Demersal	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton	Belgium [94], Hungary [112,116]
	Sander lucioperca	Native	Pelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton	Belgium [94], Hungary [112,115,116]
Siluridae	*Silurus glanis*	Native	Benthopelagic	Nekton, Zoobenthos, Zooplankton	Hungary [112,116,117]

Anguillicola crassus larvae usually seem to cause little to no damage to its paratenic hosts as no pathological change nor demonstrable sign of host reaction could be shown in *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) and *N. fluviatilis* [100,117]. Székely [117] noted the presence of proliferating tissue and connective tissue capsule in *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) and granulation tissue in *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), and parasite encapsulation was shown in a wide variety of hosts [112]. The only strong reactions were found in *S. glanis* with the presence of numerous nodules on the serous membrane around the gut and stomach, and in *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), which showed necrosis [117].

5.2. The Case of *Gyrodactylus salaris* in Norway

Co-introduced pathogenic parasites can also be external parasites with a direct cycle, as with the case of the Monogenea *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 in Norway. *Gyrodactylus salaris* was introduced to Norway in the 1970s through stocking of infected *Salmo salar* Linnaeus, 1758 smolts from infected hatcheries [135,136,137]. The arrival of this species in Norway has had serious consequences, both on the *S. salar* populations and from a socio-economic perspective. The most striking consequence was the heavy mortalities and quasi-disappearance of salmon parr populations in numerous rivers and lakes in Norway. This near-extinction of locally adapted stocks was accompanied by a serious and continuous risk of introducing the parasite from infected to neighboring rivers [135,136,137,138,139]. *Gyrodactylus salaris* caused secondary infections, e.g., *Saprolegnia* in its host, as well as osmoregulation imbalance due to its attachment and feeding on the skin and fins [139,140]. Additionally, this infection had a severe impact on local fishing tourism and led to costly countermeasures and substantial economic damages ($500,000,000 in Norway) [137,141]. The Norwegian authorities had to resort to rotenone treatments to eradicate the infected fish from the rivers [137]. An advantage that may have played a part in the success of *G. salaris* in Norway is its ability to use other Salmonidae as reservoir hosts, such as *Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758) and S. trutta [136,142,143].

5.3. Other Notable Co-Introductions of Parasites to Native Fish in Europe

A less-known case of transmission of a pathogenic parasite from a non-native to a native fish host is the case of the transfer of the Digenea *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) from the invasive Cottidae *Cottus gobio* Linnaeus, 1758, to the native *Salmo salar*, in Finland, described by Ieshko et al. [144]. This parasite is capable of causing hemorrhages and can lead to mortality in juvenile fish in the event of a high infection intensity [144].

The transmission of novel parasites to native fish not only impacts the new host but can also have repercussions on native parasites through competition. A total of 12 articles focusing on *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin & Sproston, 1948) and/or *Pseudodactylogyrus bini* (Kikuchi, 1929) infections in *A. anguilla* were retrieved. *Pseudodactylogyrus* were first recorded in Europe in a Soviet Union eel farm before spreading throughout its new host's range [145]. The parasite is known to cause gill impairment in its host [146], but was also reported to impact local parasite communities as it competed with and led to the disappearance of the native eel Monogenea *Gyrodactylus anguillae* Ergens, 1960, in the United Kingdom [147]. This situation is an example of ecological impact and loss of native biodiversity due to a biological invasion.

In some cases, the newly acquired parasite does not seem to noticeably impact its new host or habitat, e.g., the North American Acanthocephala *Paratenuisentis ambiguus* (Van Cleave, 1921) was not reported to affect its new host *A. anguilla* [77,148,149].

6. Non-Native Fish Host and Parasite Acquisition in the Recipient Area

Introduced fish host species may act as a suitable host for parasite species already present in the recipient habitat, whether these parasites are native or originate from a previous introduction. It is accepted that parasites infecting non-native hosts in the recipient area are mainly generalists capable of infecting a wide range of species [150,151].

6.1. Ponto-Caspian Gobiidae

With 30 articles retrieved, Ponto-Caspian Gobiidae were the most focused on non-native fish taxon. The three first articles retrieved in which host–parasite interactions were noted for a Ponto-Caspian Gobiidae correspond to the rise in interest toward the invasive *A. crassus* and record *N. fluviatilis* as a paratenic host for this eel pathogen [112,116,117]. The invasion by Ponto-Caspian Gobiidae is considered one of the most impressive invasions of European continental waters in recent years [3]. Four species (*Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814), *N. melanostomus*, *N. fluviatilis* and *P. gorlap*) began to expand up the river Volga during the period 1970–2000 [3]. The construction of canals connecting contiguous basins played a role in the spread of these species, e.g., *N. fluviatilis* and *B. gymnotrachelus* were able to expand their range up the river Dnieper via the Pripyat-Bug canal connecting the river Vistula and the river Dnieper [152]. The first range expansion was noted in the 1960s for *N. fluviatilis* in the river Danube in Serbia, then in Hungary in the late 1990s and in Slovakia in the early 2000s [153,154,155]. The interest shown toward these fishes' parasite communities started to increase shortly after, with the first retrieved article published in 2005 [133] (Figure 21). Of the four mainly studied Ponto-Caspian Gobiidae, the research effort directed at parasite communities peaked during the period 2011–2015 for *N. fluviatilis*, *N. melanostomus* and *P. semilunaris*. Research continues to be carried out on these species even though with seemingly reduced intensity over the past decade.

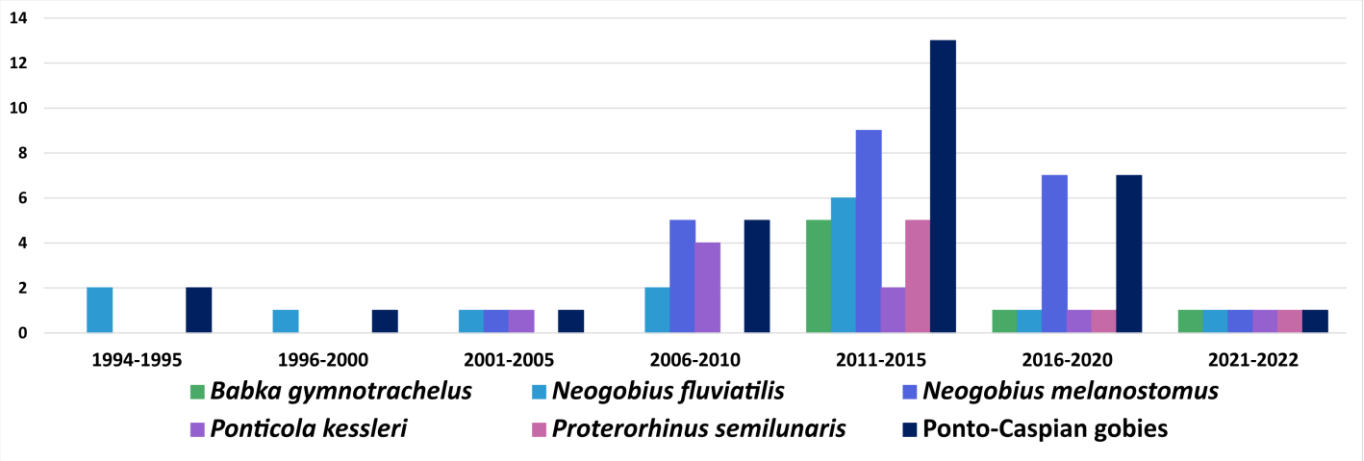


Figure 21. Progression over time of published studies concerning Ponto-Caspian Gobiidae in Europe

Eastern and Western Europe were the most involved regions in the study of Ponto-Caspian Gobiidae parasites, with 19 and 16 articles, respectively. *N. fluviatilis* was more focused on in western Europe whereas *B. gymnotrachelus* and *N. fluviatilis* were more studied in eastern

Europe, including in the lower Volga river [156]. Few articles were retrieved from southern Europe (two in total), directed only at *N. melanostomus* and *P. kessleri* (Figure 22). No publication was retrieved from northern Europe. This distribution pattern of publications is consistent with the invaded range of Ponto-Caspian Gobiidae.

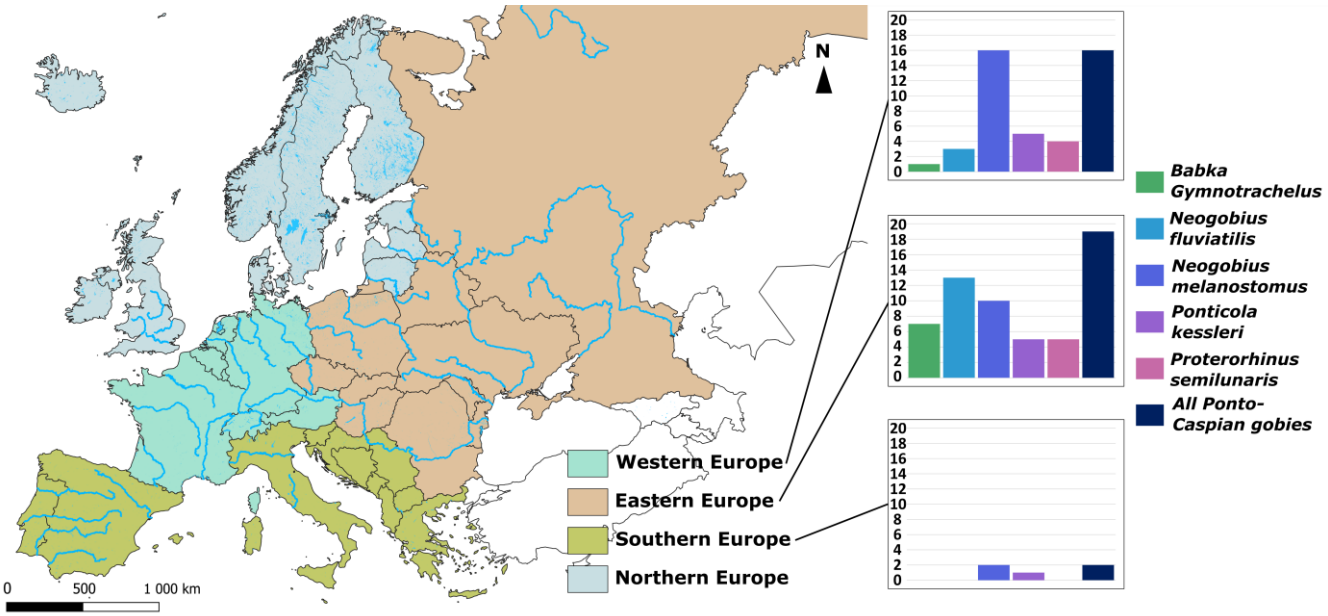


Figure 22. Geographical distribution of published studies concerning parasites of Ponto-Caspian Gobiidae in Europe

6.1.1. Acquisition and Subsequent Spread of Native Parasite

According to the reviewed articles, at least 43 parasites species were recovered from Ponto-Caspian Gobiidae in their non-native range. Among these species, several were acquired by Gobiidae in their newly invaded habitat. A first example is the Digenea *Bucephalus polymorphus* von Baer, 1827, which was supposed to be introduced with Ponto-Caspian Gobiidae in Austria [157], but not in other regions, such as the river Morava basin, in which the parasite was known to occur since the 1950s [158]. As the occurrence of this parasite was not documented from the native area of Ponto-Caspian Gobiidae [121,122,131], it is likely that its acquisition occurred in their non-native range and that they subsequently played a role in its spread to Austria. *B. polymorphus* was recorded from the four principal species of Ponto-Caspian Gobiidae in several countries in western and eastern Europe [119,121,122,159,160,161]. The hypothesis of an increase in parasite abundance by integration of these novel hosts has been put forward in several publications [119,160,162], as Mierzejewska et al. [160] noted a reinforcement of parasite population through infection of

new hosts (*B. gymnotrachelus* and *N. fluviatilis*), and Ondračková et al. [162] reported an increase in prevalence and abundance of *B. polymorphus* metacercariae in both native and non-native fish hosts after the invasion of Czech Republic by Ponto-Caspian Gobiidae. It thus seems likely that non-native Gobiidae will facilitate the transmission and spread of this Digenea through a spillback effect.

A few other species were concerned by spillback effect after the introduction of new Ponto-Caspian Gobiidae hosts: the Digenea *A. gracilis*, *Holostephanus cobitidis* Opravilova, 1968, and *Holostephanus luehei* Szidat, 1936, were recorded in these hosts in several countries in which they are native, and showed a reinforcement of their population in Poland and Russia [156,160]. A third parasite of the genus *Holostephanus*, *Holostephanus dubinini* Vojtek & Vojtkova, 1968 was found in *N. fluviatilis* in the lower Volga in Russia [156]. The Nematoda *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) showed an increase in prevalence in Germany [163]. Some other native parasite species were acquired in newly invaded habitat, without these new acquisition leading to any report of consequences for native fish species, e.g., *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776), was reported from *N. melanostomus* and *P. kessleri* in Austria and Germany [132,157], *P. kessleri* and *K. caucasica* hosted *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814), in Slovakia and Hungary [40,131] and metacercariae of *Diplostomum* were recovered from all main Ponto-Caspian Gobiidae species from numerous countries in western and eastern Europe, e.g., [131,157,159,160].

6.1.2. Acquisition of Previously Introduced Parasites

Not only can non-native hosts acquire native parasites species, they can also become new hosts to previously introduced non-native parasites. The example of *A. crassus* has already been discussed in the previous part of this review, but another example of this phenomenon is the case of *P. laevis*, a Ponto-Caspian Acanthocephala introduced to several western and eastern European countries with its intermediate Gammaridae host *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), which was also found to infect Ponto-Caspian Gobiidae in their non-native range [45,120,132,164,165]. *Pomphorhynchus laevis* was reported to infect native *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758) and *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758) in France through the spillover effect [164], and contribute to the extinction of a native Acanthocephala species, *Pomphorhynchus tereticollis* (Rudolphi, 1809) in Germany [163].

Ondračková et al. [119] showed that the parasites acquired by Ponto-Caspian Gobiidae in their non-native range are mainly immature parasites infecting their fish host at larval or subadult stage. The present review supports this idea as the majority of parasites previously cited were recorded as larval stages.

6.2. Other Notable Acquisitions of Parasites by Non-Native Fish in Europe: *Perccottus glenii*

The Chinese sleeper *P. glenii* was first introduced in western Russia at the beginning of the 20th century. Then, through other independent introduction events associated with commercial fish from the Amur river basin, and its use as live bait by recreational fishermen, this species reached numerous countries in Europe [72]. *Perccottus glenii* acquired native fish parasites during its invasion of Europe. Kvach et al. [166] and attracted attention to the potential spillback that several species, namely the Acanthocephala *Acanthocephalus anguillae* (Müller, 1780) and *A. lucii*, the Nematoda *Spiroxys contortus* (Rudolphi, 1819) and *P. tomentosa*, the Cestoda *Paradilepis scolecina* (Rudolphi, 1819), *Valipora campylancristrota* (Wedl, 1855) and *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963, the Monogenea *Gyrodactylus luciopercae* Gusev, 1962 and the Digenea *Metorchis xanthosomus* (Creplin, 1846) and *Schiginella schigini* (Bykhovskaja-Pavlovskaja, 1962), could undergo. *Ophiotaenia europea*, recorded from Germany, Ukraine and Russia, is of particular interest as it shows the possibility of establishing parasitological links between non-native fish and native reptiles, as it is transmitted to freshwater snakes *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) and *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) through fish consumption [35,166,167,168,169]. This scenario does not only affect wild fauna, but can also have a notable impact on pets, e.g., *M. xanthosomus* was found several times in the introduced *P. glenii* [74,75,166,169] and in *N. fluviatilis* [133] and is of veterinary importance as it is known to infect dogs [170].

Newly acquired parasites may negatively impact the fitness of a non-native species, as with the case of the infection by *Eustrongylides tubifex* (Nitzsch in Rudolphi, 1819). Mierzejewska et al. (2012) [29] noted a strong negative impact on health and condition with destruction of internal organs, inflammatory lesions and castration by *E. tubifex* on *P. glenii*, and thus considered the infection as a potential selective factor able to moderate the population growth of this non-native fish. This particular parasite could thus bring a competitive advantage to native fish species.

As with Ponto-Caspian Gobiidae, and according to the interactions recorded in this review, it seems that the majority of native parasites acquired by *P. glenii* in its non-native range are larval stages, e.g., larvae of *R. acus* [35,74], *S. contortus* [35,40,166,169], *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829) [74], *Triaenophorus crassus* Forel, 1868 [74], *Diplostomum chromatophorum* (Brown, 1931) [35,171] and *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) [35,40]. This observation could thus well be a general trend in non-native hosts/acquired parasites systems, complementary to the accepted idea that these systems include mainly generalist parasites.

7. Fish Introduction and Zoonosis

Non-native fish species can be used as hosts by zoonotic parasites and thus be a cause of concern with regard to human health. Fish-borne zoonotic diseases are caused by the consumption of live, raw (e.g., sushi, sashimi and ceviche), smoked, marinated, lightly or inadequately cooked fish [172,173,174,175], which serve as intermediate or paratenic host to the parasite. A variety of parasites are concerned with the most focused on being Nematoda, Digenea and Cestoda [172,175]. Well-known nematodiases are anisakidiasis (genus *Anisakis*, *Pseudoterranova* and *Contracaecum*), dioctophymiasis (e.g., genus *Dioctophyme* and *Eustrongylides*) and gnathostomiasis (genus *Gnathostoma*) [172,173]. Zoonotic Digenea comprise both liver flukes such as *Clonorchis sinensis* (Cobbold, 1875) and several species of *Opisthorchis,* and intestinal flukes (e.g., several species of *Metagonimus*, *Heterophyes* and *Haplorchis*) [172,175]. Finally, zoonotic Cestoda cause diphyllobothridasis (genus *Diphyllobothrium* and *Dibothriocephalus*) and ligulosis (*Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758)) [172,175].

7.1. *Eustrongylides*

Eustrongylides is a genus of parasitic cosmopolitan Nematoda [176,177,178,179]. These parasites are responsible for rare human infections, notably in North America and South Sudan; they cause severe abdominal pain and sometimes require surgery to be removed [180,181,182]. Their life cycle is complex: they use a first intermediate oligochaete host, a second intermediate fish host and a final piscivorous bird host [183]. In Europe, larval stage of *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909, *E. tubifex*, *Eustrongylides mergorum* (Rudolphi,

1809) and unidentified *Eustrongylides* were reported from several non-native fish species: the Ponto-Caspian gobies *B. gymnotrachelus*, *N. fluviatilis*, *N. melanostomus* and *P. semilunaris* [119,122,131,159,160], the East Asian *P. glenii* [29,35,74,169,184,185], and from two salmonids: *S. trutta* introduced into a reservoir in England and stocked *O. mykiss* in Scotland [186,187] (Table 8).

Table 8. Host-locality list for zoonotic *Eustrongylides*

Parasite Species	Host Species	Locality
Eustrongylides excisus	*Babka gymnotrachelus*	Poland [159,160]
	Neogobius fluviatilis	Poland [159], Ukraine [159]
	Neogobius melanostomus	Austria [122,131]
	Ponticola kessleri	Slovakia [74]
	Perccottus glenii	Poland [29]
Eustrongylides mergorum	*Perccottus glenii*	Russia [35]
Eustrongylides tubifex	*Babka gymnotrachelus*	Poland [160]
	Perccottus glenii	Poland [29], Ukraine [169]
Eustrongylides sp.	*Babka gymnotrachelus*	Poland [119]
	Neogobius fluviatilis	Poland [160]
	Neogobius melanostomus	Czech Republic [119]
	Proterorhinus semilunaris	Poland [160]
	Perccottus glenii	Serbia [184,185]
	Oncorhynchus mykiss	United Kingdom [186]
	Salmo trutta	United Kingdom [187]

Public health concerns may arise as these parasites were recovered from species such as *O. mykiss* and *S. trutta*, which are consumed and prized by anglers. Moreover, their reported presence in numerous non-native fish hosts could lead to a spillback effect, with the risk of increasing their prevalence and/or abundance in fish hosts already present in the habitat. This perspective is concerning, as *Eustrongylides* Nematoda are known to occur in Europe in fish caught in recreational fishing, such as *M. salmoides* and *P. fluviatilis* [177,188,189].

7.2. Anisakids: *Contracaecum* and *Anisakis*

Anisakid Nematoda are known to accidentally infect human through the consumption of raw or undercooked fish and cause gastro-intestinal pain, vomiting, diarrhea, nausea and allergic reaction [172,190,191,192,193]. The majority of cases are attributed to the genus *Anisakis* and *Pseudoterranova*, but *Contracaecum* larvae are also reported. Human cases of *Contracaecum*

infections were reported from Australia, Japan and Germany [192]. These parasites have a complex life cycle with a marine mammal or piscivorous bird final host, invertebrate intermediate host [194]. They also use a broad range of fish as paratenic hosts [192,195]. In the present literature review, larval stage of *Contracaecum ovale* (Linstow, 1907) Baylis, 1920, *Contracaecum rudolphii* Hartwich, 1964 and *Contracaecum* sp. were reported from four non-native fish: the Ponto-Caspian gobiids *N. melanostomus* and *N. fluviatilis*, the Centrarchidae *L. gibbosus* and the Leuciscid *C. nasus* (Table 9). Only one record of *Anisakis* Nematoda could be retrieved from stocked *S. trutta* and *O. mykiss* in the United Kingdom [196].

Table 9. Host-locality list for zoonotic *Contracaecum*

Parasite Species	Host Species	Locality
Contracaecum ovale	*Lepomis gibbosus*	Germany [21,49]
Contracaecum rudolphii	*Neogobius melanostomus*	Czech Republic [113]
Contracaecum sp.	*Lepomis gibbosus*	Bulgaria [48], United Kingdom [34], Poland [197]
	Neogobius fluviatilis	Slovakia [133]
	Chondrostoma nasus	France [51]

Attention should be paid to the presence of these zoonotic parasites in non-native fish hosts, as the new acquisition of paratenic hosts could result in a spillback to native species [48] and thus increase the abundance of parasites and the prevalence of infection in invertebrate, fish, and bird hosts in invaded habitats. An increased risk of transmission to human through an improperly cooked fish host should then not be excluded.

7.3. *Clinostomum complanatum*

Human infections by *Clinostomum* (Digenea, Clinostomidae) are rare but there are records of laryngitis caused by *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814) in Asia [198,199]. These parasites have a complex life cycle with a first intermediate snail host, a second intermediate fish host and a final piscivorous bird host. *Clinostomum complanatum* was reported from the East Asian *P. glenii* in Hungary [40]. This species is already known to occur in Europe in consumed gamefish *P. fluviatilis* and *B. barbus* [200,201]. Attention should be paid to the occurrence of this parasite, which gained an additional host with the invasion of *P. glenii* in Europe.

7.4. *Metagonimus yokogawai*

The Heterophyidae family (Digenea) are intestinal flukes of birds and mammals and contain numerous species reported from humans [172]. This group has been increasingly recognized since the 1990s. Among heterophyids, *Metagonimus yokogawai* (Katsurada, 1912) is considered as one of the most important species, and human cases were recorded from Asia, Middle East and at least two countries in Europe (Russia and Spain) [172,202]. This species is a parasite of the small intestine, where it causes inflammatory reactions; heavy infections can result in abdominal cramps, malabsorption and weight loss [174,175,203]. This species shows rather broad host specificity [172] and was reported in 2006 from three Ponto-Caspian gobies (*N. fluviatilis*, *N. melanostomus*, *P. kessleri*) in Hungary [165]. With the successful invasion of these newly acquired hosts in Europe, a possible spillback effect leading to an increased infection in native fish hosts cannot be ruled out. This parasite is known to occur in Serbia, in several consumed fish species such as *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), *A. alburnus* and *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) [204]. Even if there is no habitual human consumption of raw fish in this region, uncooked fish are frequently used as a supplementary food source in widespread pig farming [204] and could thus be of veterinary importance.

7.5. *Dibothriocephalus dendriticus* (Syn. *Diphyllobothrium dendriticum*)

Diphyllobothridasis is reported to be the most frequent fish-borne Cestoda infection in humans, which can be infected by at least 13 species of *Diphyllobothrium* [172]. They appear to have a broad intermediate and final host specificity [172]. As Chai et al. [172] pointed out, there may be a significant risk of spreading diphyllobothriids through the stocking of imported fish because they can act as intermediate hosts in the event of egg contamination. The bibliographical analysis enabled us to retrieve records of one species of *Dibothriocephalus*. *Dibothriocephalus dendriticus* was reported in *G. aculeatus* from Norway (small-scale introduction between two Norwegian lakes) [56] and from stocked *S. trutta* and *O. mykiss* in Scotland and in a reservoir in Essex (UK) [186,196]. Human cases attributed to this species have a circumpolar distribution, with most cases reported from the Lake Baikal region [172,205]. *Dibothriocephalus dendriticus* is the fourth most frequent causative agent of diphyllobothridasis [205]. As the only recent record of this parasite found in the present

bibliographical study is from *G. aculeatus* transferred from one Norwegian lake to another (small-scale introduction) [56], it is unlikely that fish introductions play a major role in human incidence of diphyllobothridasis in Europe.

8. Conclusions

According to the bibliographical review conducted here, the introduced fish species that have attracted the most attention in Europe with regard to their parasite communities were the Ponto-Caspian Gobiidae, the North American Centrarchidae and the Asian *P. glenii*. With regard to parasites, *A. crassus* was the most focused on, likely because of its pathogenicity towards such a threatened resource as the European eel. Freshwater fish introductions in Europe offered various examples of known mechanisms such as spillover and spillback. No occurrence of a dilution effect was recorded, but this does not imply the absence of this mechanism in Europe. As already evidenced before, the ability to infect a wide range of intermediate and/or paratenic hosts can be a key factor in the success of a parasite in its non-native range. This was particularly striking in the example of the successful *A. crassus*, which was reported from 35 paratenic host species belonging to 12 families. It is also an example of how non-native fish can facilitate the spread of native and previously introduced parasites. Concerning parasites with complex life cycles, those infecting their fish host at an immature (larval/sub adult) stage tend to be the most successful in using non-native fish hosts. It would be of interest to explore recorded fish host–parasite systems in the context of species introductions in other parts of the world to obtain some insight on whether this observation can be generalized. Non-native fish introductions in Europe may influence zoonotic parasites dynamics, mainly through a spillback effect, as recorded interactions primarily involved zoonotic parasites already present in Europe, but which gained additional non-native hosts. For this reason, the novel acquisition of non-native fish hosts for the zoonotic parasites present in Europe should be taken into account. In a context of growing popularity of dishes including raw or lightly marinated fish such as sushi, sashimi and ceviche, this issue is worthy of greater attention. A concern arising from the present study is the very low number of publications, including insular environments in the study of non-native freshwater fish/parasites. Yet such environments are particularly vulnerable to species introduction and should be more widely focused on in the near future.

Author Contributions: Conceived and designed the study, A.E., J.F. and Y.Q.; performed and discussed the work and edited the manuscript, A.E., J.F. and Y.Q. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: The present study was partially funded as a doctoral fellowship at the University of Corsica Pasquale Paoli and the Culletivittà di Corsica granted to A.E. This research is part of the GERHYCO interdisciplinary project dedicated to water management, ecology, and hydro-ecosystem services in an insular context, and it was financially supported by the Culletivittà di Corsica.

Institutional Review Board Statement: Not applicable.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: The authors confirm that the data supporting the findings of this study are available within the article and its supplementary material. Raw data that support the findings of this study are available from the corresponding author, upon reasonable request.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Cambray, J.A. Impact on Indigenous Species Biodiversity Caused by the Globalisation of Alien Recreational Freshwater Fisheries. *Hydrobiologia* **2003**, *500*, 217–230. https://doi.org/10.1023/A:1024648719995.
2. Clavero, M.; Garcia-Berthou, E. Invasive Species Are a Leading Cause of Animal Extinctions. *Trends Ecol. Evol.* **2005**, *20*, 110–110. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003.
3. Copp, G.H.; Bianco, P.G.; Bogutskaya, N.G.; Erős, T.; Falka, I.; Ferreira, M.T.; Fox, M.G.; Freyhof, J.; Gozlan, R.E.; Grabowska, J.; et al. To Be, or Not to Be, a Non-Native Freshwater Fish? *J. Appl. Ichthyol.* **2005**, *21*, 242–262. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x.
4. Ellender, B.; Weyl, O. A Review of Current Knowledge, Risk and Ecological Impacts Associated with Non-Native Freshwater Fish Introductions in South Africa. *Aquat. Invasions* **2014**, *9*, 117–132. https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.2.01.
5. Tadese, D.A.; Wubie, A. Impact of the Introduction and Domestication of Alien Fishes. *Int. Res. J. Eng. Technol.* **2021**, *08*, 8.
6. Witkowski, A.; Grabowska, J. The Non-Indigenous Freshwater Fishes of Poland: Threats for Native Ichthyofauna and Consequence for Fishery: A Review. *Acta Ichthyol. Piscat.* **2012**, *42*, 77–87. https://doi.org/10.3750/AIP2011.42.2.01.
7. Roche, B.; Mattei, J. Les espèces animales introduites dans les eaux douces de Corse. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **1997**, *344–345*, 233–239. https://doi.org/10.1051/kmae:1997025.

8. Ribeiro, F.; Leunda, P.M. Non-Native Fish Impacts on Mediterranean Freshwater Ecosystems: Current Knowledge and Research Needs. *Fish. Manag. Ecol.* **2012**, *19*, 142–156. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00842.x.
9. Goedknegt, M.A.; Feis, M.E.; Wegner, K.M.; Luttikhuizen, P.C.; Buschbaum, C.; Camphuysen, K. (C. J.); van der Meer, J.; Thieltges, D.W. Parasites and Marine Invasions: Ecological and Evolutionary Perspectives. *J. Sea Res.* **2016**, *113*, 11–27. https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.12.003.
10. Taraschewski, H. Hosts and Parasites as Aliens. *J. Helminthol.* **2006**, *80*, 99–128. https://doi.org/10.1079/JOH2006364.
11. Lambert, A. Introduction de Poissons Dans Les Milieux Aquatiques Continentaux:«Quid de Leurs Parasites?». *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **1997**, *344–345*, 323–333. https://doi.org/10.1051/kmae:1997032.
12. Prenter, J.; MacNeil, C.; Dick, J.T.A.; Dunn, A.M. Roles of Parasites in Animal Invasions. *Trends Ecol. Evol.* **2004**, *19*, 385–390. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.002.
13. Mehlhorn, H. *Encyclopedia of Parasitology*, 4th ed.; Springer: Berlin, Heidelberg, 2016; ISBN 978-3-662-43978-4.
14. Dove, A.D.M.; Fletcher, A.S. The Distribution of the Introduced Tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi* in Australian Freshwater Fishes. *J. Helminthol.* **2000**, *74*, 121–127. https://doi.org/10.1017/S0022149X00000160.
15. Balon, E.K. Origin and Domestication of the Wild Carp, *Cyprinus carpio*: From Roman Gourmets to the Swimming Flowers. *Aquaculture* **1995**, *129*, 3–48. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00227-F.
16. Lehtonen, H. Alien Freshwater Fishes of Europe. In *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*; Leppäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S., Eds.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2002; pp. 153–161, ISBN 978-94-015-9956-6.
17. Holčík, J. Fish Introductions in Europe with Particular Reference to Its Central and Eastern Part. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **1991**, *48*, 13–23. https://doi.org/10.1139/f91-300.
18. MacLeod, C.J.; Paterson, A.M.; Tompkins, D.M.; Duncan, R.P. Parasites Lost—Do Invaders Miss the Boat or Drown on Arrival? *Ecol. Lett.* **2010**, *13*, 516–527. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01446.x.
19. Torchin, M.E.; Lafferty, K.D.; Dobson, A.P.; McKenzie, V.J.; Kuris, A.M. Introduced Species and Their Missing Parasites. *Nature* **2003**, *421*, 628–630. https://doi.org/10.1038/nature01346.
20. Havlatova, L.; Ondrackova, M.; Prikrylova, I. Monogenean Parasites of *Lepomis gibbosus* Linnaeus Introduced into the River Durance, France. *Helminthologia* **2015**, *52*, 323–330. https://doi.org/10.1515/helmin-2015-0051.
21. Ondračková, M.; Bartáková, V.; Kvach, Y.; Bryjová, A.; Trichkova, T.; Ribeiro, F.; Carassou, L.; Martens, A.; Masson, G.; Zechmeister, T.; et al. Parasite Infection Reflects Host Genetic Diversity among Non-Native Populations of Pumpkinseed Sunfish in Europe. *Hydrobiologia* **2021**, *848*, 2169–2187. https://doi.org/10.1007/s10750-020-04410-y.
22. Keane, R.M.; Crawley, M.J. Exotic Plant Invasions and the Enemy Release Hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* **2002**, *17*, 164–170. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0.
23. Dunn, A.M. Chapter 7 Parasites and Biological Invasions. In *Advances in Parasitology*; Elsevier: London, UK, 2009; Volume 68, pp. 161–184, ISBN 978-0-12-374787-7.

24. Lymbery, A.J.; Morine, M.; Kanani, H.G.; Beatty, S.J.; Morgan, D.L. Co-Invaders: The Effects of Alien Parasites on Native Hosts. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* **2014**, *3*, 171–177. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.04.002.

25. Daszak, P.; Cunningham, A.A.; Hyatt, A.D. Emerging Infectious Diseases of Wildlife—Threats to Biodiversity and Human Health. *Science* **2000**, *287*, 443–449. https://doi.org/10.1126/science.287.5452.443.

26. Gozlan, R.E. Introduction of Non-Native Freshwater Fish: Is It All Bad? *Fish Fish.* **2008**, *9*, 106–115. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00267.x.

27. Kelly, D.W.; Paterson, R.A.; Townsend, C.R.; Poulin, R.; Tompkins, D.M. Parasite Spillback: A Neglected Concept in Invasion Ecology? *Ecology* **2009**, *90*, 2047–2056. https://doi.org/10.1890/08-1085.1.

28. Kopp, K.; Jokela, J. Resistant Invaders Can Convey Benefits to Native Species. *Oikos* **2007**, *116*, 295–301. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15290.x.

29. Mierzejewska, K.; Kvach, Y.; Wozniak, M.; Kosowska, A.; Dziekonska-Rynko, J. Parasites of an Asian Fish, the Chinese Sleeper *Perccottus glenii*, in the Wloclawek Reservoir on the Lower Vistula River, Poland: In Search of the Key Species in the Host Expansion Process. *Comp. Parasitol.* **2012**, *79*, 23–29. https://doi.org/10.1654/4519.1.

30. Chalkowski, K.; Lepczyk, C.A.; Zohdy, S. Parasite Ecology of Invasive Species: Conceptual Framework and New Hypotheses. *Trends Parasitol.* **2018**, *34*, 655–663. https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.05.008.

31. Moher, D.; Shamseer, L.; Clarke, M.; Ghersi, D.; Liberati, A.; Petticrew, M.; Shekelle, P.; Stewart, L.A.; PRISMA-P Group. Preferred Reporting Items for Systematic Review and Meta-Analysis Protocols (PRISMA-P) 2015 Statement. *Syst. Rev.* **2015**, *4*, 1. https://doi.org/10.1186/2046-4053-4-1.

32. Froese, R.; Pauly, D. *FishBase 2000: Concepts, Design and Data Sources*; ICLARM: Los Baños, Philippines, 2000.

33. Ondrackova, M.; Davidova, M.; Prikrylova, I.; Pecinkova, M. Monogenean Parasites of Introduced Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae) in the Danube River Basin. *J. Helminthol.* **2011**, *85*, 435–441. https://doi.org/10.1017/S0022149X10000805.

34. Hockley, F.A.; Williams, C.F.; Reading, A.J.; Taylor, N.G.H.; Cable, J. Parasite Fauna of Introduced Pumpkinseed Fish *Lepomis gibbosus*: First British Record of Onchocleidus Dispar (Monogenea). *Dis. Aquat. Org.* **2011**, *97*, 65–73. https://doi.org/10.3354/dao02402.

35. Sokolov, S.G.; Protasova, E.N.; Reshetnikov, A.N. Parasite Fauna of Rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) in Some Waterbodies of European Russia. *Biol. Bull* **2013**, *40*, 862–871. https://doi.org/10.1134/S1062359013100087.

36. Reshetnikov, A.N.; Sokolov, S.G.; Protasova, E.N. The Host-Specific Parasite *Nippotaenia mogurndae* Confirms Introduction Vectors of the Fish *Perccottus glenii* in the Volga River Basin. *J. Appl. Ichthyol.* **2011**, *27*, 1226–1231. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01792.x.

37. Mihok, T.; Košuth, P.; Kočišová, A.; Pekárik, L.; Bártová, E.; Major, P. The Intestinal Parasite *Pseudocapillaria tomentosa* (Dujardin, 1843) of the Invasive Fish Species Topmouth Gudgeon, *Pseudorasbora parva* (Temminck and Schlegel), in Slovakia. *J. Fish Dis.* **2011**, *34*, 711–714. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2011.01278.x.

38. Britton, J.R.; Pegg, J.; Williams, C.F. Pathological and Ecological Host Consequences of Infection by an Introduced Fish Parasite. *PLoS ONE* **2011**, *6*, e26365. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026365.

39. Bazsalovicsová, E.; Králová-Hromadová, I.; Štefka, J.; Scholz, T.; Hanzelová, V.; Vávrová, S.; Szemes, T.; Kirk, R. Population Study of *Atractolytocestus huronensis* (Cestoda: Caryophyllidea), an Invasive Parasite of Common Carp Introduced to Europe: Mitochondrial Cox1 Haplotypes and Intragenomic Ribosomal ITS2 Variants. *Parasitol. Res.* **2011**, *109*, 125–131. https://doi.org/10.1007/s00436-010-2235-x.

40. Antal, L.; Szekely, C.; Molnar, K. Parasitic Infections of Two Invasive Fish Species, the Caucasian Dwarf Goby and the Amur Sleeper, in Hungary. *Acta Vet. Hung.* **2015**, *63*, 472–484. https://doi.org/10.1556/004.2015.044.

41. Mineeva, O.V. Infestation of Fish with the Alien Parasite *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Trematoda, Opecoelidae) in the Saratov Reservoir. *Russ. J. Biol. Invasions* **2016**, *7*, 268–274. https://doi.org/10.1134/S2075111716030073.

42. Rahel, F.J. Homogenization of Freshwater Faunas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **2002**, *33*, 291–315. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429.

43. Moyle, P.B.; Mount, J.F. Homogenous Rivers, Homogenous Faunas. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2007**, *104*, 5711–5712. https://doi.org/10.1073/pnas.0701457104.

44. Kvach, Y.; Drobiniak, O.; Kutsokon, Y.; Hoch, I. The Parasites of the Invasive Chinese Sleeper *Perccottus glenii* (Fam. Odontobutidae), with the First Report of *Nippotaenia mogurndae* in Ukraine. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* **2013**, *409*, 05. https://doi.org/10.1051/kmae/2013048.

45. Kosuthova, L.; Kosco, J.; Letkova, V.; Kosuth, P.; Manko, P. New Records of Endoparasitic Helminths in Alien Invasive Fishes from the Carpathian Region. *Biologia* **2009**, *64*, 776–780. https://doi.org/10.2478/s11756-009-0143-2.

46. Mierzejewska, K.; Martyniak, A.; Kakareko, T.; Hliwa, P. First Record of *Nippotaenia mogurndae* Yamaguti and Miyata, 1940 (Cestoda, Nippotaeniidae), a Parasite Introduced with Chinese Sleeper to Poland. *Parasitol. Res.* **2010**, *106*, 451–456. https://doi.org/10.1007/s00436-009-1685-5.

47. Ondrackova, M.; Matejusova, I.; Grabowska, J. Introduction of *Gyrodactylus perccotti* (Monogenea) into Europe on Its Invasive Fish Host, Amur Sleeper (*Perccottus glenii*, Dybowski 1877). *Helminthologia* **2012**, *49*, 21–26. https://doi.org/10.2478/s11687-012-0004-3.

48. Stoyanov, B.; Mutafchiev, Y.; Pankov, P.; Georgiev, B.B. Helminth Parasites in the Alien *Lepomis gibbosus* (L.) (Centrarchidae) from the Lake Atanasovsko Wetlands, Bulgaria: Survey of Species and Structure of Helminth Communities. *Acta Zool. Bulg.* **2017**, *69*, 555–574.

49. Ondrackova, M.; Kvach, Y.; Martens, A.; Jurajda, P. Limited Parasite Acquisition by Non-Native *Lepomis gibbosus* (Actinopterygii: Centrarchidae) at Two Ponds in the Upper Rhine Basin, Germany. *J. Helminthol.* **2019**, *93*, 453–460. https://doi.org/10.1017/S0022149X18000469.

50. Sterud, E.; Jørgensen, A. Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) (Centrarchidae) and Associated Parasites Introduced to Norway. *Aquat. Invasions* **2006**, *1*, 278–280. https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.4.10.

51. Šimková, A.; Navrátilová, P.; Dávidová, M.; Ondračková, M.; Sinama, M.; Chappaz, R.; Gilles, A.; Costedoat, C. Does Invasive *Chondrostoma nasus* Shift the Parasite Community Structure of Endemic *Parachondrostoma toxostoma* in Sympatric Zones? *Parasites Vectors* **2012**, *5*, 200. https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-200.

52. Galli, P.; Stefani, F.; Benzoni, F.; Crosa, G.; Zullini, A. New Records of Alien Monogeneans from *Lepomis gibbosus* and *Silurus glanis* in Italy. *Parassitologia* **2003**, *45*, 147–150.

53. Galli, P.; Stefani, F.; Benzoni, F.; Zullini, A. Introduction of Alien Host-Parasite Complexes in a Natural Environment and the Symbiota Concept. *Hydrobiologia* **2005**, *548*, 293–299. https://doi.org/10.1007/s10750-005-3645-0.

54. Galli, P.; Strona, G.; Benzoni, F.; Crosa, G.; Stefani, F. Monogenoids from Freshwater Fish in Italy, with Comments on Alien Species. *Comp. Parasitol.* **2007**, *74*, 264–272. https://doi.org/10.1654/4281.1.

55. Pettersen, R.A.; Østbye, K.; Holmen, J.; Vøllestad, L.A.; Mo, T.A. Gyrodactylus Spp. Diversity in Native and Introduced Minnow (*Phoxinus phoxinus*) Populations: No Support for "the Enemy Release" Hypothesis. *Parasites Vectors* **2016**, *9*, 51. https://doi.org/10.1186/s13071-016-1306-y.

56. Kuhn, J.A.; Kristoffersen, R.; Knudsen, R.; Jakobsen, J.; Marcogliese, D.J.; Locke, S.A.; Primicerio, R.; Amundsen, P.-A. Parasite Communities of Two Three-Spined Stickleback Populations in Subarctic Norway-Effects of a Small Spatial-Scale Host Introduction. *Parasitol. Res.* **2015**, *114*, 1327–1339. https://doi.org/10.1007/s00436-015-4309-2.

57. 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. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03855.x.

58. Simberloff, D. Why Do Introduced Species Appear to Devastate Islands More Than Mainland Areas?! *Pac. Sci.* **1995**, *49*, 87–97.

59. Vié, J-C; Hilton-Taylor, C.; Stuart, S.N.; IUCN—The World Conservation Union, IUCN Species Survival Commission. (Eds.) *Wildlife in a Changing World: An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*; IUCN: Gland, Switzerland; Lynx Edicions: Barcelona, Spain, 2009; ISBN 978-2-8317-1063-1.

60. Copp, G.H.; Fox, M.G. Growth and Life History Traits of Introduced Pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Europe, and the Relevance to Its Potential Invasiveness. In *Biological Invaders in Inland Waters: Profiles, Distribution, and Threats*; Invading Nature—Springer Series in Invasion Ecology; Gherardi, F., Ed.; Springer: Dordrecht, The Netherlands, 2007; pp. 289–306, ISBN 978-1-4020-6029-8.

61. Kvach, Y.; Ondrackova, M.; Kutsokon, Y.; Dzyziuk, N. New Record of Monogenean Parasites on Non-Indigenous Fishes in the Ukrainian Danube Delta. *BioInvasions Rec.* **2018**, *7*, 65–72. https://doi.org/10.3391/bir.2018.7.1.10.

62. Cech, G.; Sandor, D.; Molnar, K.; Paulus, P.; Papp, M.; Preiszner, B.; Vital, Z.; Varga, A.; Szekely, C. New Record of Metacercariae of the North American *Posthodiplostomum centrarchi* (Digenea, Diplostomidae) in Pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Hungary. *Acta Vet. Hung.* **2020**, *68*, 20–29. https://doi.org/10.1556/004.2020.00001.

63. Rubtsova, N.Y. First Record of *Onchocleidus dispar*, an Alien Monogenean from Introduced Pumpkinseed Fish *Lepomis gibbosus* (Pisces, Centrarchidae) in Ukraine. *Sci Parasitol.* **2015**, *16*, 83–88.

64. Kvach, Y.; Tkachenko, M.Y.; Bartáková, V.; Zięba, G.; Ondračková, M. The Role of the Non-Indigenous Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Actinopterygii: Centrarchidae) in the Life Cycle of *Bothriocephalus claviceps* (Cestoda: Bothriocephalidae) in Europe. *Parasitol. Res.* **2021**, *120*, 3163–3171. https://doi.org/10.1007/s00436-021-07268-8.

65. Brinker, A.; Hamers, R. First Description of Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (L.) as a Possible Second Intermediate Host for *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda, Pseudophyllidea) in Germany. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.* **2000**, *20*, 83–86.

66. Masson, G.; Vanacker, M.; Fox, M.G.; Beisel, J.-N. Impact of the Cestode *Triaenophorus nodulosus* on the Exotic *Lepomis gibbosus* and the Autochthonous *Perca fluviatilis*. *Parasitology* **2015**, *142*, 745–755. https://doi.org/10.1017/S0031182014001826.

67. Kvach, Y.; Seifertová, M.; Carassou, L.; Ondračková, M. First Record of the American Cestode *Proteocephalus ambloplitis* (Leidy, 1887) (Proteocephalidae) in Europe. *J. Helminthol.* **2020**, *94*, e144. https://doi.org/10.1017/S0022149X20000267.

68. Kvach, Y.; Jurajda, P.; Bryjová, A.; Trichkova, T.; Ribeiro, F.; Přikrylová, I.; Ondračková, M. European Distribution for Metacercariae of the North American Digenean *Posthodiplostomum cf. minimum centrarchi* (Strigeiformes: Diplostomidae). *Parasitol. Int.* **2017**, *66*, 635–642. https://doi.org/10.1016/j.parint.2017.06.003.

69. Ondrackova, M.; Pravdova, M.; Seifertova, M.; Peikrylova, I.; Kvach, Y.; Ribeiro, F. *Onchocleidus principalis* (Monogenea: Ancyrocephalidae) Co-Introduced to Europe with Centrarchid Fish. *Acta Parasitolog.* **2020**, *65*, 974–979. https://doi.org/10.2478/s11686-020-00217-y.

70. Maitland, P.S.; Price, C.E. *Urocleidus principalis* (Mizelle, 1936), a North American Monogenetic Trematode New to the British Isles, Probably Introduced with the Largemouth Bass *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802). *J. Fish Biol.* **1969**, *1*, 17–18. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1969.tb03839.x.

71. Cusack, R.; Cone, D.K. A Report of Bacterial Microcolonies on the Surface of *Gyrodactylus* (Monogenea). *J. Fish Dis.* **1985**, *8*, 125–127. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1985.tb01193.x.

72. Reshetnikov, A.N. The Fish *Perccottus glenii*: History of Introduction to Western Regions of Eurasia. *Hydrobiologia* **2004**, *522*, 349–350. https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000030060.29433.34.

73. Reshetnikov, A.N. The Current Range of Amur Sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Odontobutidae, Pisces) in Eurasia. *Russ. J. Biol. Invasions* **2010**, *1*, 119–126. https://doi.org/10.1134/S2075111710020116.

74. Ondrackova, M.; Davidova, M.; Blazek, 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. https://doi.org/10.1007/s00436-009-1384-2.

75. Kvach, Y.; Kutsokon, Y.; Janac, M.; Dykyy, I.; Dzyziuk, N.; Dudliv, I.; Nazaruk, K. Parasites of the Invasive Chinese Sleeper *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) in the Region of the First Introduction of the Carpathian Population. *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* **2022**, *51*, 1–9. https://doi.org/10.26881/oahs.2022.1.01.

76. Kvach, Y.; Kutsokon, Y.; Stepien, C.A.; Markovych, M. Role of the Invasive Chinese Sleeper *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) in the Distribution of Fish Parasites in Europe: New Data and a Review. *Biologia* **2016**, *71*, 941–951. https://doi.org/10.1515/biolog-2016-0112.

77. Taraschewski, H.; Moravec, F.; Lamah, T.; Anders, K. Distribution and Morphology of Two Helminths Recently Introduced into European Eel Populations: *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) and *Paratenuisentis ambiguus* (Acanthocephala, Tenuisentidae). *Dis. Aquat. Org.* **1987**, *3*, 167–176. https://doi.org/10.3354/dao003167.

78. Kirk, R.S. The Impact of *Anguillicola crassus* on European Eels. *Fish. Manage. Ecol.* **2003**, *10*, 385–394. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2003.00355.x.

79. Lefebvre, F.; Fazio, G.; Mounaix, B.; Crivelli, A.J. Is the Continental Life of the European Eel *Anguilla anguilla* Affected by the Parasitic Invader *Anguillicoloides crassus*? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **2013**, *280*, 20122916. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2916.

80. Gargouri Ben Abdallah, L.; Maamouri, F. Spatio-Temporal Dynamics of the Nematode *Anguillicola crassus* in Northeast Tunisian Lagoons. *C. R. Biol.* **2006**, *329*, 785–789. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2006.07.005.

81. Loukili, A.; Belghyti, D. The Dynamics of the Nematode *Anguillicola crassus*, Kuvahara 1974 in Eel *Anguilla anguilla* (L. 1758) in the Sebou Estuary (Morocco). *Parasitol. Res.* **2007**, *100*, 683–686. https://doi.org/10.1007/s00436-006-0349-y.

82. Kennedy, C.R. The Pathogenic Helminth Parasites of Eels. *J. Fish Dis.* **2007**, *30*, 319–334. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00821.x.

83. Pike, C.; Crook, V.; Gollock, M. *IUCN Red List of Threatened Species: Anguilla anguilla*. *IUCN Red List of Threatened Species*; International Union for Conservation of Nature and Natural Resources: Gland, Switzerland, 2020. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.20202.RLTS.T60344A152845178.en.

84. Drouineau, H.; Durif, C.; Castonguay, M.; Mateo, M.; Rochard, E.; Verreault, G.; Yokouchi, K.; Lambert, P. Freshwater Eels: A Symbol of the Effects of Global Change. *Fish Fish.* **2018**, *19*, 903–930. https://doi.org/10.1111/faf.12300.

85. Würtz, J.; Taraschewski, H. Histopathological Changes in the Swimbladder Wall of the European Eel *Anguilla anguilla* Due to Infections with *Anguillicola crassus*. *Dis. Aquat. Org.* **2000**, *39*, 121–134. https://doi.org/10.3354/dao039121.

86. Currie, H.A.L.; Martin, N.F.; Garcia, G.E.; Davis, F.M.; Kemp, P.S. A Mechanical Approach to Understanding the Impact of the Nematode *Anguillicoloides crassus* on the European Eel Swimbladder. *J. Exp. Biol.* **2020**, *223*, jeb219808. https://doi.org/10.1242/jeb.219808.

87. Békési, L.; Hornok, S.; Székely, C. Attempts to Analyse *Anguillicola crassus* Infection and the Humoral Host Response in Eels (*Anguilla anguilla*) of Lake Balaton, Hungary. *Acta Vet. Hung.* **1997**, *45*, 439–445.

88. Molnár, K.; Székely, C.; Perényi, M. Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) Infection in Eels of Lake Balaton, Hungary. *Folia Parasitol.* **1994**, *41*, 193–202.

89. Evans, D.W.; Matthews, M.A.; McClintock, C.A. The Spread of the Eel Swimbladder Nematode *Anguillicola crassus* through the Erne System, Ireland. *J. Fish Biol.* **2001**, *59*, 1416–1420. https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1735.

90. Molnár, K.; Baska, F.; Csaba, G.; Glávits, R.; Székely, C. Pathological and Histopathogical Studies of the Swimbladder of Eels *Anguilla anguilla* Infected by *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea). *Dis. Aquat. Org.* **1993**, *15*, 41–50.

91. Beregi, A.; Molnár, K.; Békési, L.; Székely, C. Radiodiagnostic Method for Studying Swimbladder Inflammation Caused by *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea). *Dis. Aquat. Org.* **1998**, *34*, 155–160. https://doi.org/10.3354/dao034155.

92. Molnár, K.; Székely, C.; Ferenc, B. Mass Mortality of Eel in Lake Balaton Due to *Anguillicola crassus* Infection. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.* **1991**, *11*, 211–2012.

93. Schabuss, M.; Kennedy, C.R.; Konecny, R.; Grillitsch, B.; Reckendorfer, W.; Schiemer, F.; Herzig, A. Dynamics and Predicted Decline of *Anguillicola crassus* Infection in European Eels, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria. *J. Helminthol.* **2005**, *79*, 159–167. https://doi.org/10.1079/JOH2005281.

94. Thomas, K.; Ollevier, F. Paratenic Hosts of the Swimbladder Nematode *Anguillicola crassus*. *Dis. Aquat. Org.* **1992**, *13*, 165–174. https://doi.org/10.3354/dao013165.

95. Cruz, E.; Silva, P.; Grazina Freitas, M.S.; Carvalho-Varela, M. First Report of *Anguillicola crassus* in the European Eel in Portugal. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* **1992**, *12*, 154–156.

96. Neto, A.F.; Costa, J.L.; Costa, M.J.; Domingos, I. Epidemiology and Pathology of *Anguillicoloides crassus* in European Eel *Anguilla anguilla* from the Tagus Estuary (Portugal). *Dis. Aquat. Org.* **2010**, *88*, 225–233. https://doi.org/10.3354/dao02166.

97. Barry, J.; Mcleish, J.; Dodd, J.A.; Turnbull, J.F.; Boylan, P.; Adams, C.E. Introduced Parasite *Anguillicola crassus* Infection Significantly Impedes Swim Bladder Function in the European Eel *Anguilla anguilla* (L.). *J. Fish Dis.* **2014**, *37*, 921–924. https://doi.org/10.1111/jfd.12215.

98. Würtz, J.; Knopf, K.; Taraschewski, H. Distribution and Prevalence of *Anguillicola crassus* (Nematoda) in Eels *Anguilla anguilla* of the Rivers Rhine and Naab, Germany. *Dis. Aquat. Org.* **1998**, *32*, 137–143. https://doi.org/10.3354/dao032137.

99. Molnár, K. Formation of Parasitic Nodules in the Swimbladder and Intestinal Walls of the Eel *Anguilla anguilla* Due to Infections with Larval Stages of *Anguillicola crassus*. *Dis. Aquat. Org.* **1995**, *20*, 163–170. https://doi.org/10.3354/dao020163.

100. Haenen, O.L.M.; van Banning, P.; Dekker, W. Infection of Eel *Anguilla anguilla* (L.) and Smelt *Osmerus eperlanus* (L.) with *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) in the Netherlands from 1986 to 1992. *Aquaculture* **1994**, *126*, 219–229. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90038-8.

101. Molnár, K. On Eels (*Anguilla anguilla*) Infected by *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea). *Acta Vet. Hung.* **1993**, *41*, 349–360.

102. Gollock, M.J.; Kennedy, C.R.; Brown, J.A. European Eels, *Anguilla anguilla* (L.), Infected with *Anguillicola crassus* Exhibit a More Pronounced Stress Response to Severe Hypoxia than Uninfected Eels. *J. Fish Dis.* **2005**, *28*, 429–436. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2005.00649.x.

103. Schneebauer, G.; Hanel, R.; Pelster, B. *Anguillicola crassus* Impairs the Silvering-Related Enhancements of the ROS Defense Capacity in Swimbladder Tissue of the European Eel (*Anguilla anguilla*). *J. Comp. Physiol. B* **2016**, *186*, 867–877. https://doi.org/10.1007/s00360-016-0994-0.

104. Palstra, A.P.; Heppener, D.F.M.; van Ginneken, V.J.T.; Székely, C.; van den Thillart, G.E.E.J.M. Swimming Performance of Silver Eels Is Severely Impaired by the Swim-Bladder Parasite *Anguillicola crassus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **2007**, *352*, 244–256. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.003.

105. Newbold, L.R.; Hockley, F.A.; Williams, C.F.; Cable, J.; Reading, A.J.; Auchterlonie, N.; Kemp, P.S. Relationship between European Eel *Anguilla anguilla* Infection with Non-Native Parasites and Swimming Behaviour on Encountering Accelerating Flow. *J. Fish Biol.* **2015**, *86*, 1519–1533. https://doi.org/10.1111/jfb.12659.

106. Gollock, M.J.; Kennedy, C.R.; Quabius, E.S.; Brown, J.A. The Effect of Parasitism of European Eels with the Nematode, *Anguillicola crassus* on the Impact of Netting and

Aerial Exposure. *Aquaculture* **2004**, *233*, 45–54. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.10.008.

107. Jousseaume, T.; Roussel, J.-M.; Beaulaton, L.; Bardonnet, A.; Faliex, E.; Amilhat, E.; Acou, A.; Feunteun, E.; Launey, S. Molecular Detection of the Swim Bladder Parasite *Anguillicola crassus* (Nematoda) in Fecal Samples of the Endangered European Eel *Anguilla anguilla*. *Parasitol. Res.* **2021**, *120*, 1897–1902. https://doi.org/10.1007/s00436-021-07100-3.

108. Frisch, K.; Davie, A.; Schwarz, T.; Turnbull, J.F. Comparative Imaging of European Eels (*Anguilla anguilla*) for the Evaluation of Swimbladder Nematode (*Anguillicoloides crassus*) Infestation. *J. Fish Dis.* **2016**, *39*, 635–647. https://doi.org/10.1111/jfd.12383.

109. Kennedy, C.R.; Fitch, D.J. Colonization, Larval Survival and Epidemiology of the Nematode *Anguillicola crassus*, Parasitic in the Eel, *Anguilla anguilla*, in Britain. *J. Fish Biol.* **1990**, *36*, 117–131. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05588.x.

110. Moser, M.L.; Patrick, W.S.; Crutchfield Jr, J.U. Infection of American Eels, *Anguilla rostrata*, by an Introduced Nematode Parasite, *Anguillicola crassus*, in North Carolina. *Copeia* **2001**, *2001*, 848–853.

111. Marohn, L.; Prigge, E.; Hanel, R. Introduced American Eels *Anguilla rostrata* in European Waters: Life-History Traits in a Non-Native Environment. *J. Fish Biol.* **2014**, *84*, 1740–1747. https://doi.org/10.1111/jfb.12394.

112. Székely, C. Paratenic Hosts for the Parasitic Nematode *Anguillicola crassus* in Lake Balaton, Hungary. *Dis. Aquat. Org.* **1994**, *18*, 11–20.

113. Kvach, Y.; Ondrackova, M.; Janac, M.; Jurajda, P. The Parasite Community of Round Goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Actinopterygii: Gobiidae) Newly Introduced into the Upper Elbe. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* **2017**, *418*, 19. https://doi.org/10.1051/kmae/2017010.

114. Pietrock, M.; Meinelt, T. Dynamics of *Anguillicola crassus* Larval Infections in a Paratenic Host, the Ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) from the Oder River on the Border of Germany and Poland. *J. Helminthol.* **2002**, *76*, 235–240. https://doi.org/10.1079/JOH2002124.

115. Pazooki, J.; Székely, C. Survey of the Paratenic Hosts of *Anguillicola crassus*. *Acta Vet. Hung.* **1994**, *42*, 87–97.

116. Székely, C. Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) Larval Infection in Paratenic Host Fishes of Lake Balaton, Hungary. *Acta Vet. Hung.* **1995**, *43*, 401–422.

117. Székely, C.S.; Pazooki, J.; Molnár, K. Host Reaction in Paratenic Fish Hosts against 3rd Stage Larvae of *Anguillicola crassus*. *Dis. Aquat. Org.* **1996**, *26*, 173–180. https://doi.org/10.3354/dao026173.

118. Emde, S.; Kochmann, J.; Kuhn, T.; Dörge, D.D.; Plath, M.; Miesen, F.W.; Klimpel, S. Cooling Water of Power Plant Creates "Hot Spots" for Tropical Fishes and Parasites. *Parasitol. Res.* **2016**, *115*, 85–98. https://doi.org/10.1007/s00436-015-4724-4.

119. Ondrackova, M.; Janac, M.; Borcherding, J.; Grabowska, J.; Bartakova, V.; Jurajda, P. Non-Native Gobies Share Predominantly Immature Parasites with Local Fish Hosts. *J. Vertebr. Biol.* **2021**, *70*, 21050. https://doi.org/10.25225/jvb.21050.

120. Ondrackova, M.; Valova, Z.; Hudcova, I.; Michalkova, V.; Simkova, A.; Borcherding, J.; Jurajda, P. Temporal Effects on Host-Parasite Associations in Four Naturalized Goby Species Living in Sympatry. *Hydrobiologia* **2015**, *746*, 233–243. https://doi.org/10.1007/s10750-014-1967-5.

121. Ondrackova, M.; Simkova, A.; Civanova, K.; Vyskocilova, M.; Jurajda, P. Parasite Diversity and Microsatellite Variability in Native and Introduced Populations of Four *Neogobius* Species (Gobiidae). *Parasitology* **2012**, *139*, 1493–1505. https://doi.org/10.1017/S0031182012000844.

122. Francová, K.; Ondračková, M.; Polačik, 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. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01582.x.

123. Hoglund, J.; Thomas, K. The Black Goby *Gobius niger* as a Potential Paratenic Host for the Parasitic Nematode *Anguillicola crassus* in a Thermal Effluent of the Baltic. *Dis. Aquat. Org.* **1992**, *13*, 175–180. https://doi.org/10.3354/dao013175.

124. De Charleroy, D.; Grisez, L.; Thomas, K.; Belpaire, C.; Ollevier, F. The Life Cycle of *Anguillicola crassus*. *Dis. Aquat. Org.* **1990**, *8*, 77–84. https://doi.org/10.3354/dao008077.

125. Hohenadler, M.A.A.; Honka, K.I.; Emde, S.; Klimpel, S.; Sures, B. First Evidence for a Possible Invasional Meltdown among Invasive Fish Parasites. *Sci. Rep.* **2018**, *8*, 15085. https://doi.org/10.1038/s41598-018-33445-4.

126. Simberloff, D.; Von Holle, B. Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? *Biol. Invasions* **1999**, *1*, 21–32.

127. Green, P.T.; O'Dowd, D.J.; Abbott, K.L.; Jeffery, M.; Retallick, K.; Mac Nally, R. Invasional Meltdown: Invader–Invader Mutualism Facilitates a Secondary Invasion. *Ecology* **2011**, *92*, 1758–1768. https://doi.org/10.1890/11-0050.1.

128. Hohenadler, M.A.A.; Nachev, M.; Thielen, F.; Taraschewski, H.; Grabner, D.; Sures, B. *Pomphorhynchus laevis*: An Invasive Species in the River Rhine? *Biol. Invasions* **2018**, *20*, 207–217. https://doi.org/10.1007/s10530-017-1527-9.

129. Emde, S.; Rueckert, S.; Kochmann, J.; Knopf, K.; Sures, B.; Klimpel, S. Nematode Eel Parasite Found inside Acanthocephalan Cysts—A "Trojan Horse" Strategy? *Parasites Vectors* **2014**, *7*, 504. https://doi.org/10.1186/s13071-014-0504-8.

130. Blanc, G.; Bonneau, S.; Biagianti, S.; Petter, A.J. Description of the Larval Stages of *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) Using Light and Scanning Electron Microscopy. *Aquat. Living Resour.* **1992**, *5*, 307–318.

131. Ondrackova, M.; Francova, K.; Davidova, M.; Polacik, M.; Jurajda, P. 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.* **2010**, *25*, 857–866. https://doi.org/10.1007/s11284-010-0716-0.

132. Kvach, Y.; Ondrackova, M.; Janac, M.; Krasnovyd, V.; Seifertova, M.; Jurajda, P. Parasites of Round Goby, *Neogobius melanostomus*, Currently Invading the Elbe River. *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* **2019**, *48*, 56–65. https://doi.org/10.1515/ohs-2019-0006.

133. Ondračková, M.; Dávidová, M.; Pečínková, 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. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00682.x.

134. Pegg, J.; Andreou, D.; Williams, C.F.; Britton, J.R. Head Morphology and Piscivory of European Eels, *Anguilla anguilla*, Predict Their Probability of Infection by the Invasive Parasitic Nematode *Anguillicoloides crassus*. *Freshw. Biol.* **2015**, *60*, 1977–1987. https://doi.org/10.1111/fwb.12624.

135. Johnsen, B.O.; Jensen, A.J. Infestations of Atlantic Salmon, *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian Rivers. *J. Fish Biol.* **1986**, *29*, 233–241. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb04941.x.

136. Johnsen, B.O.; Jensen, A.J. Introduction and Establishment of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, on Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., Fry and Parr in the River Vefsna, Northern Norway. *J. Fish Dis.* **1988**, *11*, 35–45. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1988.tb00521.x.

137. Sandodden, R.; Brazier, M.; Sandvik, M.; Moen, A.; Wist, A.; Adolfsen, P. Eradication of *Gyrodactylus salaris* Infested Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in the Rauma River, Norway, Using Rotenone. *Manag. Biol. Invasions* **2018**, *9*, 67–77. https://doi.org/10.3391/mbi.2018.9.1.07.

138. Cunningham, C.O.; Mo, T.A. Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD) Analysis of Three Norwegian *Gyrodactylus salaris* Populations (Monogenea; Gyrodactylidae). *J. Parasitol.* **1997**, *83*, 311–314. https://doi.org/10.2307/3284462.

139. Johnsen, B.O. The Effect of an Attack by the Parasite *Gyrodactylus salaris* on the Population of Salmon Parr in the River Lakselva, Misvaer in Northern Norway. *J. Arct. Biol.* **1978**, *11*, 7–9.

140. Pettersen, R.A.; Hytterød, S.; Vøllestad, L.A.; Mo, T.A. Osmoregulatory Disturbances in Atlantic Salmon, *Salmo salar* L., Caused by the Monogenean *Gyrodactylus salaris*. *J. Fish Dis.* **2013**, *36*, 67–70. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2012.01441.x.

141. Hansen, H.; Bachmann, L.; Bakke, T.A. Mitochondrial DNA Variation of Gyrodactylus Spp. (Monogenea, Gyrodactylidae) Populations Infecting Atlantic Salmon, Grayling, and Rainbow Trout in Norway and Sweden. *Int. J. Parasitol.* **2003**, *33*, 1471–1478. https://doi.org/10.1016/S0020-7519(03)00200-5.

142. Robertsen, G.; Hansen, H.; Bachmann, L.; Bakke, T.A. Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) Is a Suitable Host for *Gyrodactylus salaris* (Monogenea, Gyrodactylidae) in Norway. *Parasitology* **2007**, *134*, 257–267. https://doi.org/10.1017/S0031182006001223.

143. Adolfsen, P.; Bardal, H.; Aune, S. Fighting an Invasive Fish Parasite in Subarctic Norwegian Rivers The End of a Long Story? *Manag. Biol. Invasions* **2021**, *12*, 49–65. https://doi.org/10.3391/mbi.2021.12.1.04.

144. Ieshko, E.P.; Shul'man, B.S.; Lebedeva, D.I.; Barskaya, Y.Y.; Niemela, E. Bullhead (*Cottus gobio* L.) Invasion in the Utsjoki River (Northern Finland): Parasitological Aspects. *Russ. J. Biol. Invasions* **2013**, *4*, 17–23. https://doi.org/10.1134/S2075111713010049.

145. Golovin, P.P. Monogeneans of Eel during Its Culture Using Heated Water. In *Investigations of Monogenoidea in the USSR*; USSR Acad. Sci.: Leningrad, Russia, 1977; pp. 144–150.

146. Gérard, C.; Trancart, T.; Amilhat, E.; Faliex, E.; Virag, L.; Feunteun, E.; Acou, A. Influence of Introduced vs. Native Parasites on the Body Condition of Migrant Silver Eels. *Parasite* **2013**, *20*, 38. https://doi.org/10.1051/parasite/2013040.

147. Kennedy; Di Cave, D. *Gyrodactylus anguillae* (Monogenea): The Story of an Appearance and a Disappearance. *Folia Parasitol.* **2013**, *45*, 77–78.

148. Morozinska-Gogol, J. Alien Species of Fish Parasites in the Coastal Lakes and Lagoons of the Southern Baltic. *Oceanologia* **2009**, *51*, 105–115. https://doi.org/10.5697/oc.51-1.105.

149. Sures, B.; Knopf, K.; Würtz, J.; Hirt, J. Richness and Diversity of Parasite Communities in European Eels *Anguilla anguilla* of the River Rhine, Germany, with Special Reference

to Helminth Parasites. *Parasitology* **1999**, *119*, 323–330. https://doi.org/10.1017/S0031182099004655.

150. Poulin, R.; Mouillot, D. Host Introductions and the Geography of Parasite Taxonomic Diversity. *J. Biogeogr.* **2003**, *30*, 837–845. https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00868.x.

151. Schatz, A.M.; Park, A.W. Host and Parasite Traits Predict Cross-Species Parasite Acquisition by Introduced Mammals. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **2021**, *288*, 20210341. https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0341.

152. Grabowska, J. Reproductive Biology of Racer Goby *Neogobius gymnotrachelus* in the Włocławski Reservoir (Vistula River, Poland). *J. Appl. Ichthyol.* **2005**, *21*, 296–299. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00675.x.

153. Stráňai, I.; Andreji, J. The First Report of Round Goby, *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) in the Waters of Slovakia. *Folia Zool.* **2004**, *53*, 335–338.

154. Ahnelt, H.; Bănărescu, P.; Spolwind, R.; Harka, A.; Waidbacher, H. Occurence and Distribution of Three Gobiid Species (Pisces: Gobiidae) in the Middle and Upper Danube Region—Example of Different Dispersal Patterns? *Biológia* **1998**, *53*, 661–674.

155. Jurajda, P.; Černý, J.; Polačik, M.; Valová, Z.; Janáč, M.; Blažek, R.; Ondračková, M. The Recent Distribution and Abundance of Non-Native Neogobius Fishes in the Slovak Section of the River Danube. *J. Appl. Ichthyol.* **2005**, *21*, 319–323. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00688.x.

156. Kvach, Y.; Boldyrev, V.; Lohner, R.; Stepien, C.A. The Parasite Community of Gobiid Fishes (Actinopterygii: Gobiidae) from the Lower Volga River Region. *Biologia* **2015**, *70*, 948–957. https://doi.org/10.1515/biolog-2015-0108.

157. Mühlegger, J.M.; Jirsa, F.; Konecny, R.; Frank, C. Parasites of *Apollonia melanostoma* (Pallas 1814) and *Neogobius kessleri* (Guenther 1861) (Osteichthyes, Gobiidae) from the Danube River in Austria. *J. Helminthol.* **2010**, *84*, 87–92. https://doi.org/10.1017/S0022149X09990095.

158. Moravec, F. *Checklist of the Metazoan Parasites of Fishes of the Czech Republic and the Slovak Republic (1873–2000)*; Academia: Praha, Czech, 2001; ISBN 978-80-200-0907-4.

159. Kvach, Y.; Kornyychuk, Y.; Mierzejewska, K.; Rubtsova, N.; Yurakhno, V.; Grabowska, J.; Ovcharenko, M. Parasitization of Invasive Gobiids in the Eastern Part of the Central Trans-European Corridor of Invasion of Ponto-Caspian Hydrobionts. *Parasitol. Res.* **2014**, *113*, 1605–1624. https://doi.org/10.1007/s00436-014-3791-2.

160. Mierzejewska, K.; Kvach, Y.; Stańczak, K.; Grabowska, J.; Woźniak, M.; Dziekońska-Rynko, J.; Ovcharenko, M. Parasites of Non-Native Gobies in the Włocławek Reservoir on the Lower Vistula River, First Comprehensive Study in Poland. *Knowl. Managt. Aquat. Ecosyst.* **2014**, *414*, 1. https://doi.org/10.1051/kmae/2014011.

161. Kvach, Y.; Mierzejewska, K. Non-Indigenous Benthic Fishes as New Hosts for *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827 (Digenea: Bucephalidae) in the Vistula River Basin, Poland. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* **2011**, 400, 2. https://doi.org/10.1051/kmae/2010034.

162. Ondračková, M.; Hudcová, I.; Dávidová, M.; Adámek, Z.; Kašnỳ, M.; Jurajda, P. Non-Native Gobies Facilitate the Transmission of *Bucephalus polymorphus* (Trematoda). *Parasites Vectors* **2015**, *8*, 382. https://doi.org/10.1186/s13071-015-0999-7.

163. Hohenadler, M.A.A.; Nachev, M.; Freese, M.; Pohlmann, J.D.; Hanel, R.; Sures, B. How Ponto-Caspian Invaders Affect Local Parasite Communities of Native Fish. *Parasitol. Res.* **2019**, *118*, 2543–2555. https://doi.org/10.1007/s00436-019-06399-3.

164. David, G.M.; Staentzel, C.; Schlumberger, O.; Perrot-Minnot, M.-J.; Beisel, J.-N.; Hardion, L. A Minimalist Macroparasite Diversity in the Round Goby of the Upper Rhine Reduced to an Exotic Acanthocephalan Lineage. *Parasitology* **2018**, *145*, 1020–1026. https://doi.org/10.1017/S0031182017002177.

165. 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 szekelyi* sp. n. (Apicomplexa: Eimeriidae). *J. Appl. Ichthyol.* **2006**, *22*, 395–400. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00742.x.

166. Kvach, Y.; Janáč, M.; Nehring, S.; Ondračková, M.; Jurajda, P. Parasite Communities and Infection Levels of the Invasive Chinese Sleeper *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) from the Naab River Basin, Germany. *J. Helminthol.* **2017**, *91*, 703–710. https://doi.org/10.1017/S0022149X16000791.

167. Reshetnikov, A.N.; Sokolov, S.G.; Chikhlyaev, I.V.; Fayzulin, A.I.; Kirillov, A.A.; Kuzovenko, A.E.; Protasova, E.N.; Skomorokhov, M.O. Direct and Indirect Interactions between an Invasive Alien Fish (*Perccottus glenii*) and Two Native Semi-Aquatic Snakes. *Copeia* **2013**, *2013*, 103–110. https://doi.org/10.1643/CE-12-007.

168. Sokolov, S.G.; Protasova, E.N.; Reshetnikov, A.N. First Data on Parasites of the Rotan, *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae), from Germany, with a Detection of the Previously Unknown Merocercoid of the Gryporhynchid Cestode *Mashonalepis macrosphincter* (Fuhrmann, 1909). *Acta Zool. Bulg.* **2015**, *67*, 557–560.

169. Kvach, Y.; Kutsokon, I.; Roman, A.; Čeirāns, A.; Pupins, M.; Kirjušina, M. Parasite Acquisition by the Invasive Chinese Sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) (Gobiiformes: Odontobutidae) in Latvia and Ukraine. *J. Appl. Ichthyol.* **2020**, *36*, 785–794. https://doi.org/10.1111/jai.14100.

170. Moskvina, T.V.; Ermolenko, A.V. Helminth Infections in Domestic Dogs from Russia. *Vet. World* **2016**, *9*, 1248–1258. https://doi.org/10.14202/vetworld.2016.1248-1258.

171. Sokolov, S.G.; Protasova, E.N.; Reshetnikov, A.N.; Voropaeva, E.L. Interactions of the Introduced Rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) with Aboriginal Fish Species: The Parasitological Aspect. *Biol. Bull* **2012**, *39*, 829–833. https://doi.org/10.1134/S1062359012100081.

172. Chai, J.-Y.; Darwin Murrell, K.; Lymbery, A.J. Fish-Borne Parasitic Zoonoses: Status and Issues. *Int. J. Parasitol.* **2005**, *35*, 1233–1254. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.07.013.

173. Eiras, J.C.; Pavanelli, G.C.; Takemoto, R.M.; Nawa, Y. Fish-Borne Nematodiases in South America: Neglected Emerging Diseases. *J. Helminthol.* **2018**, *92*, 649–654. https://doi.org/10.1017/S0022149X17001006.

174. Cong, W.; Elsheikha, H.M. Biology, Epidemiology, Clinical Features, Diagnosis, and Treatment of Selected Fish-Borne Parasitic Zoonoses. *Yale J Biol Med* **2021**, *94*, 297–309.

175. Bardhan, A. Fish-Borne Parasites Proficient in Zoonotic Diseases: A Mini Review. *Insights Vet. Sci.* **2022**, *6*, 005–012. https://doi.org/10.29328/journal.ivs.1001035.

176. Guagliardo, S.; Viozzi, G.; Brugni, N. Pathology Associated with Larval *Eustrongylides* sp. (Nematoda: Dioctophymatoidea) Infection in *Galaxias maculatus* (Actinopterygii:

Galaxiidae) from Patagonia, Argentina. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* **2019**, *10*, 113–116. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.08.004.

177. Menconi, V.; Riina, M.V.; Pastorino, P.; Mugetti, D.; Canola, S.; Pizzul, E.; Bona, M.C.; Dondo, A.; Acutis, P.L.; Prearo, M. First Occurrence of *Eustrongylides* spp. (Nematoda: Dioctophymatidae) in a Subalpine Lake in Northwest Italy: New Data on Distribution and Host Range. *Int. J. Environ. Res. Public Health* **2020**, *17*, 4171. https://doi.org/10.3390/ijerph17114171.

178. Xiong, F.; Wang, G.T.; Wu, S.G.; Nie, P. Development of *Eustrongylides ignotus* (Nematoda: Dioctophmida) in Domestic Ducks (*Anas platyrhynchos domestica* (L.)). *J. Parasitol.* **2009**, *95*, 1035–1039. https://doi.org/10.1645/GE-2057.1.

179. Williams, M.; Hernandez-Jover, M.; Shamsi, S. Parasites of Zoonotic Interest in Selected Edible Freshwater Fish Imported to Australia. *Food Waterborne Parasitol.* **2021**, *26*, e00138. https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2021.e00138.

180. Eberhard, M.L.; Hurwitz, H.; Sun, A.M.; Coletta, D. Intestinal Perforation Caused by Larval *Eustrongylides* (Nematoda: Dioctophymatoidae) in New Jersey. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **1989**, *40*, 648–650. https://doi.org/10.4269/ajtmh.1989.40.648.

181. Eberhard, M.L.; Ruiz-Tiben, E. Cutaneous Emergence of *Eustrongylides* in Two Persons from South Sudan. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* **2014**, *90*, 315–317. https://doi.org/10.4269/ajtmh.13-0638.

182. Wittner, M.; Turner, J.W.; Jacquette, G.; Ash, L.R.; Salgo, M.P.; Tanowitz, H.B. Eustrongylidiasis—A Parasitic Infection Acquired by Eating Sushi. *N. Engl. J. Med.* **1989**, *320*, 1124–1126. https://doi.org/10.1056/NEJM198904273201706.

183. Moravec, F. *Parasitic Nematodes of Freshwater Fishes of Europe*, 1st ed.; Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, The Netherlands, 1994; ISBN 978-0-7923-2172-9.

184. Nikolic, V.; Zimonovic, P.; Znidarsic, T.K. First Record in Europe of a Nematode Parasite in Amur Sleeper *Perccottus glenii* Dybowski. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* **2007**, *27*, 36.

185. Moravec, F. Misidentification of Nematodes from the Chinese Sleeper *Perccottus glenii* in Europe. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.* **2008**, *28*, 86–87.

186. Dorucu, M.; Crompton, D.W.; Huntingford, F.A.; Walters, D.E. The Ecology of Endoparasitic Helminth Infections of Brown Trout (*Salmo trutta*) and Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Scotland. *Folia Parasitol.* **1995**, *42*, 29–35.

187. Kennedy, C.R.; Lie, S.F. The Distribution and Pathogenicity of Larvae of *Eustrongylides* (Nematoda) in Brown Trout *Salmo trutta* L. in Fernworthy Reservoir, Devon. *J. Fish Biol.* **1976**, *8*, 293–302. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1976.tb03952.x.

188. Castiglione, D.; Di Maggio, M.; Guardone, L.; Ricci, E.; Tinacci, L.; Guglielmone, G.; Coltraro, M.; Susini, F.; Armani, A. *Eustrongylides excisus* in Fish Species Caught in the Massaciuccoli Lake (Northwest Tuscany, Italy): Implications for Freshwater Fish Quality and Public Health. *Food Control* **2023**, *153*, 109894. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2023.109894.

189. Mazzone, A.; Caffara, M.; Gustinelli, A.; Agnetti, F.; Sgariglia, E.; Lo Vaglio, G.; Quaglio, F.; Fioravanti, M.L. Morphological and Molecular Characterization of Larval and Adult Stages of *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatoidea) with Histopathological Observations. *J. Parasitol.* **2019**, *105*, 882–889. https://doi.org/10.1645/19-44.

190. Shamsi, S.; Turner, A.; Wassens, S. Description and Genetic Characterization of a New *Contracaecum* Larval Type (Nematoda: Anisakidae) from Australia. *J. Helminthol.* **2018**, *92*, 216–222. https://doi.org/10.1017/S0022149X17000360.

191. Dorny, P.; Praet, N.; Deckers, N.; Gabriel, S. Emerging Food-Borne Parasites. *Vet. Parasitol.* **2009**, *163*, 196–206. https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2009.05.026.

192. Buchmann, K.; Mehrdana, F. Effects of Anisakid Nematodes *Anisakis simplex* (s.l.), *Pseudoterranova decipiens* (s.l.) and *Contracaecum osculatum* (s.l.) on Fish and Consumer Health. *Food Waterborne Parasitol.* **2016**, *4*, 13–22. https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2016.07.003.

193. Audicana, M.T.; Kennedy, M.W. *Anisakis simplex*: From Obscure Infectious Worm to Inducer of Immune Hypersensitivity. *Clin. Microbiol. Rev.* **2008**, *21*, 360–379. https://doi.org/10.1128/CMR.00012-07.

194. Køie, M.; Fagerholm, H.-P. The Life Cycle of *Contracaecum osculatum* (Rudolphi, 1802) Sensu Stricto (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) in View of Experimental Infections. *Parasitol. Res.* **1995**, *81*, 481–489. https://doi.org/10.1007/BF00931790.

195. Salati, F.; Meloni, M.; Cau, M.; Angelucci, G. Presence of *Contracaecum* spp. in Teleosts Cultured and Fished in Sardinia. *Vet. Parasitol.* **2013**, *196*, 382–387. https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2013.03.014.

196. Wootten, R. The Metazoan Parasite-fauna of Fish from Hanningfield Reservoir, Essex in Relation to Features of the Habitat and Host Populations. *J. Zool.* **1973**, *171*, 323–331. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb05342.x.

197. Pilecka-Rapacz, M.; Sobecka, E. Parasitic Nematodes of Pumpkinseed Sunfish [*Lepomis gibbosus* L., 1758] from Warm-Water Canal of a Power Plant in Szczecin, Poland. *Wiad. Parazytol.* **2008**, *54*, 213–216.

198. Park, C.-W.; Kim, J.-S.; Joo, H.-S.; Kim, J. A Human Case of *Clinostomum complanatum* Infection in Korea. *Korean J Parasitol* **2009**, *47*, 401–404. https://doi.org/10.3347/kjp.2009.47.4.401.

199. Hara, H.; Miyauchi, Y.; Tahara, S.; Yamashita, H. Human Laryngitis Caused by *Clinostomum complanatum*. *Nagoya J. Med. Sci.* **2014**, *76*, 181.

200. Menconi, V.; Manfrin, C.; Pastorino, P.; Mugetti, D.; Cortinovis, L.; Pizzul, E.; Pallavicini, A.; Prearo, M. First Report of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Digenea) in European Perch (*Perca fluviatilis*) from an Italian Subalpine Lake: A Risk for Public Health? *Int. J. Environ. Res. Public Health* **2020**, *17*, 1389. https://doi.org/10.3390/ijerph17041389.

201. Caffara, M.; Locke, S.A.; Gustinelli, A.; Marcogliese, D.J.; Fioravanti, M.L. Morphological and Molecular Differentiation of *Clinostomum complanatum* and *Clinostomum marginatum* (Digenea: Clinostomidae) Metacercariae and Adults. *J. Parasitol.* **2011**, *97*, 884–891. https://doi.org/10.1645/GE-2781.1.

202. Yu, S.-H.; Mott, K.E. *Epidemiology and Morbidity of Food-Borne Intestinal Trematode Infections*; World Health Organization: Geneva, Switzerland, 1994; p. 26.

203. Chai, J.-Y. Study on *Metagonimus yokogawai* (Katsurada, 1912) in Korea. V. Intestinal Pathology in Experimentally Infected Albino Rats. *Seoul J. Med.* **1979**, *20*, 104–117.

204. Cakić, P.; Paunović, M.; Stojanović, B.; Đikanović, V.; Kulišić, Z. *Metagonimus yokogawai*: A New Parasitic Trematoda Species in Ichtyoparasitofauna of the Serbia. *Acta Vet.* **2007**, *57*, 537–543. https://doi.org/10.2298/AVB0706537C.

205. Scholz, T.; Kuchta, R. Fish-Borne, Zoonotic Cestodes (*Diphyllobothrium* and Relatives) in Cold Climates: A Never-Ending Story of Neglected and (Re)-Emergent Parasites. *Food Waterborne Parasitol.* **2016**, *4*, 23–38. https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2016.07.002.

Chapitre 3 : Macroparasite communities with special attention to invasive helminths in European eels *Anguilla anguilla* from freshwaters and brackish lagoons of a Mediterranean island

Anaïs Esposito[1,*], Jean-José Filippi[2], Charlotte Gerbaud[1,2], Quentin Godeaux[1], Rémi Millot[2], Paul-Jean Agostini[3], Camille Albertini[4], Eric Durieux[1,2], Joséphine Foata[1] and Yann Quilichini[1,*]

1 UMR 6134 CNRS-Université de Corse Pascal Paoli Sciences Pour l'Environnement, 20250 Corte, France;

2 UMS 3514 CNRS-Université de Corse Pascal Paoli Plateforme Marine Stella Mare, 20620 Biguglia, France;

3 Fédération Départementale de Pêche de la Corse, 20090 Ajaccio, France;

4 Office Français de la Biodiversité, Service Départemental de Haute-Corse, 20401 Bastia, France;

* Correspondance: esposito_a@univ-corse.fr (A.E.); quilichini_y@univ-corse.fr (Y.Q.)

Esposito A, Filippi J-J, Gerbaud C, Godeaux Q, Millot R, Agostini P-J, Albertini C, Durieux E, Foata J, Quilichini Y, 2023. Macroparasite Communities with Special Attention to Invasive Helminths in European Eels *Anguilla anguilla* from Freshwaters and Brackish Lagoons of a Mediterranean Island. Fishes 8, 375. https://doi.org/10.3390/fishes8070375

Résumé

L'anguille d'Europe *A. anguilla* est une espèce exploitée, en déclin depuis quatre décennies, et qui a été classée en danger critique d'extinction par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN). La fragilité des populations d'anguilles a conduit l'Union Européenne à exiger de ses états membres la mise en place de plans de gestion pour cette espèce, pour chaque bassin versant où elle est présente. Plusieurs causes, anthropiques et naturelles, sont avancées pour expliquer le déclin de l'anguille : les obstacles à la migration, le changement climatique et les modifications des courants océaniques, la perte et la dégradation d'habitat, la pollution, la prédation et l'exploitation et le commerce légal et illégal. A ces causes s'en ajoutent deux supplémentaires qui font l'objet de cette étude : les espèces invasives (libres ou parasites) et les maladies et parasites, qui ont une influence sur la pertinence d'un milieu pour un éventuel repeuplement. Pour cette raison, les objectifs de cette étude étaient d'apporter des connaissances nouvelles sur les parasites d'*A. anguilla* en Corse, de comparer la parasitofaune entre les eaux douces et les lagunes côtières, d'étudier l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la composition spécifique des communautés de parasites, d'évaluer les variations à long-terme des parasites dans les lagunes en comparant les données récentes à celles obtenues lors de la thèse de Jean-José Filippi (Filippi, 2013), et de déterminer les implications vis-à-vis du management de cette ressource halieutique menacée.

Cette étude a permis de mettre en évidence plusieurs caractéristiques des communautés de parasites chez *A. anguilla* en Corse. (1) **La diversité de parasites en milieu insulaire méditerranéen est faible** : l'étude constitue le premier inventaire de la faune parasitaire de l'anguille dans les eaux douces de Corse. Au total, dans les cours d'eau de l'île et les deux lagunes étudiées, dix-neuf espèces de parasites ont été recensées : un Copepoda, trois Cestoda, quatre Digenea, deux Monogenea, cinq Nematoda et quatre Acanthocephala. La diversité spécifique est parmi les plus faibles observées en Europe, avec l'absence notable de certaines espèces telle que le Digenea *Helicometra fasciata*, un parasite commun chez les Teleostei du sud de l'Europe. De même, les Acanthocephala sont complètement absents des eaux douces de l'île alors qu'ils sont le taxon dominant en milieu continental. (2) **Les parasites des *A. anguilla* de Corse montrent une préférence vis-à-vis de l'habitat de leur hôte et de plusieurs paramètres biotiques et abiotiques** *i.e.* saison, âge de l'hôte et stade d'argenture de l'hôte. En effet, les communautés de parasites des lagunes de Biguglia et d'Urbino et des cours d'eau montraient des différences marquées, ce qui soutient l'idée d'une dépendance de

la composition en espèces chez les parasites de l'anguille à la salinité. Dans la lagune de Biguglia, les espèces caractéristiques sont les deux Monogenea *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin and Sproston, 1948 and Gusev, 1965) et *Pseudodactylogyrus bini* (Kikuchi, 1929), et un copépode, *Ergasilus gibbus* von Nordmann, 1832, trois parasites branchiaux. Dans la lagune d'Urbino, ce sont plusieurs espèces de Digenea spécifiques du système digestif de l'anguille qui sont caractéristiques : *Deropristis inflata* (Molin, 1859) Odhner, 1902, *Lecithochirium musculus* (Looss, 1907) Nasir & Diaz, 1971 et *Bucephalus anguillae* Spakulova, Macko, Berrilli & Dezfuli, 2002, ainsi que les stades larvaires du Nematoda *Contracaecum* Railliet & Henry, 1912 et de l'Acanthocephala *Southwellina hispida* (Van Cleave, 1925) Witenberg, 1932. Enfin, dans les eaux douces de l'île, la seule espèce caractéristique est le Nematoda *Paraquimperia tenerrima* (von Linstow, 1878) Baylis, 1934. (3) **L'abondance des parasites invasifs a augmenté durant la dernière décennie**. Parmi les parasites signalés dans notre étude, trois sont des espèces invasives. Il s'agit d'*A. crassus*, *P. bini* et *P. anguillae*. Les *Pseudodactylogyrus* ont été introduit en Europe dans les années 70 (Golovin 1977) et *A. crassus* dans les années 80 ou peu avant (Taraschewski 2006). *Pseudodactylogyrus* présente un fort potentiel de propagation en raison de son cycle de vie simple lui permettant d'infester facilement de nouveaux hôtes. Il est connu pour avoir un impact sur la structure des branchies et la respiration et, en aquaculture, peut causer jusqu'à 90 % de mortalité en l'absence de traitement (Buchmann 2012). *A. crassus* cause des dommages sur la vessie natatoire, un organe indispensable à l'équilibre du poisson et à sa migration de reproduction, et est l'un des facteurs fréquemment cités comme contribuant au déclin de l'anguille. Déjà signalées dans les lagunes lors de la thèse de Jean-José Filippi (Filippi 2013), ces espèces se sont maintenues chez les *A. anguilla* en Corse. Leur abondance a augmenté entre 2009-2012 et 2021-2022.

Cette étude a ainsi permis de mettre en évidence le **besoin de prendre en compte les préférences environnementales des parasites pathogènes** les plus problématiques lors de la mise en place des plans de gestion. Les espèces invasives problématiques chez l'anguille ne sont que faiblement présentes, voire absentes, dans les eaux plus salées comme celles de la lagune d'Urbino. Pour cette raison, nous considérons raisonnable de déconseiller la capture de civelles dans le but de les relâcher dans les eaux douces.

Mots-clés : Parasites, *Anguilla anguilla*, espèces invasives, *Anguillicola crassus*, *Pseudodactylogyrus*, Corse

1. Introduction

The European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) is a threatened catadromous teleost that migrates to the Sargasso Sea to reproduce. Leptocephalus larvae then migrate towards European and North African coasts, undergoing two metamorphoses: into glass eels upon reaching the continental shelf, and then into yellow eels after entering coastal, brackish, and freshwater habitats [1]. This commercial species has been declining for four decades, reaching 1–10% of its recruitment rate in the 1980s, and it was therefore assessed as critically endangered by the IUCN [2,3]. This decline has driven the European Commission to release a regulation [4] establishing a framework for the protection and sustainable use of the European eel stock. All European Union member states are called on to prepare an eel management plan per river basin aiming at the reduction of anthropogenic mortalities. *Anguilla anguilla* is vulnerable to several anthropogenic and natural threats: barriers to migration, climate change and changes in oceanic currents, habitat loss and degradation, pollution, predation, legal and illegal exploitation and trade, non-parasitic invasive species, diseases, and parasites [3,5]. Parasites can be particularly linked to invasive species, as the latter can introduce and transmit their parasites to native species [6,7,8]. This issue is not to be overlooked in the context of management plans, as the occurrence of diseases and parasites influences the suitability of waterbodies for the restocking of juveniles and the growth of healthy spawners [9]. The parasite community of *A. anguilla* has drawn the attention of scientists throughout the host's distribution range, and more advanced and updated data are needed to better assess its evolution over time and amongst habitats. In this context, and on the basis of 148 research articles retrieved from Scopus and Web of Science concerning the parasitology of wild-caught eels since the year 2000, more than half of the studies concerning European eel parasites during the last two decades were conducted in Western Europe. Eels from France, Italy, the United Kingdom, Germany, and Spain received considerable attention. Mediterranean islands have been poorly studied, and only four articles could be retrieved during the period considered (in Corsica (France [10,11]) and Sardinia (Italy [12,13])). In Corsica, the topic was addressed in 2013 as part of the PhD thesis of Filippi [14], who provided a baseline for further studies on parasite communities of *A. anguilla* only in the Mediterranean coastal lagoons of the island. Studying Mediterranean islands, especially Corsica, is relevant to the knowledge of the European eel's parasite community, as the island is centrally located in this species' distribution range and encompasses a wide diversity of habitats. At the scale of the European eel distribution range, most studies were carried out in freshwater (e.g., [15,16,17]) and

brackish (e.g., [18,19,20]) environments. Less attention has been paid to the marine environment (e.g., [9]). In Corsica, parasite communities of *A. anguilla* have only been studied in brackish coastal lagoons. Data for the freshwater environment are thus lacking despite the high density of rivers (3000 km of waterways for 1000 km of coastline) on the island.

The silvering stage is mostly disregarded and is unspecified in most studies. A few studies have focused on silver eels, yellow eels, and/or considered both (e.g., [9,11]). Elvers and glass eels are rarely studied. The lack of attention towards the silvering stage is unfortunate, as this process induces changes in the metabolism and behavior of the eel and has been shown to influence parasite communities. In eels, the growth rate has been shown to vary according to the habitat and sex, with faster growth in saline and brackish habitats than in freshwater habitats [21,22,23] and for females [24]. For this reason, the silvering stage and age are not always correlated, and individual age should also be considered when studying parasite communities, as well as individual length.

The swim bladder nematode *Anguillicola crassus* Kuwahara, Niimi, and Itagaki, 1974 has drawn a lot of attention from researchers, as have the branchial monogeneans *Pseudodactylogyrus bini* (Kikuchi, 1929) and *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin and Sproston, 1948) Gusev, 1965 to a lesser extent. Out of the 100 publications focused on one or two parasite species, 73 focused on *A. crassus*, 6 on *P. bini*, and 5 on *P. anguillae*. The introduction of these parasites to Western Europe resulted from the intercontinental transfer of live Japanese eels *Anguilla japonica* Temminck and Schlegel, 1846 [25,26,27]. These invasive parasites are considered serious pathogens, as *A. crassus* is known to impair the functioning of the swim bladder and thus threatens the success of transatlantic breeding migration [28,29,30]; furthermore, *P. bini* and *P. anguillae* are known to cause mortality (up to 90% if left untreated) and economic losses in aquaculture [29,31]. A few other parasites have attracted attention: Acantocephala *Acanthocephalus rhinensis* Amin, Thielen, Münderl, Taraschewski, and Sures, 2008, *Paratenuisentis ambiguus* (Van Cleave, 1921) Bullock & Samuel, 1975 and *Pomphorhynchus laevis* (Zoega in Müller, 1776) Porta, 1908, the Digenea *Bucephalus anguillae* Spakulova, Macko, Berrilli, and Dezfuli, 2002, Nematoda *Contracaecum rudolphii* Hartwich, 1964, and *Paraquimperia tenerrima* (von Linstow, 1878) Baylis, 1934.

The aims of the present investigation are: (1) to fill in the gaps concerning knowledge of the *A. anguilla* parasite community in a Mediterranean island by examining, for the first time, freshwater European eels in Corsica; (2) to compare parasite communities between freshwater

and brackish habitats in Corsica through the use of a variety of statistical tools, and to compare them to continental regions and other islands throughout the host's distribution range; (3) to assess the distribution of fish parasites according to both biotic (silvering stage and age) and abiotic (habitat and season) factors; (4) to study the long-term variations in the parasite community on the basis of comparisons with lagoon community data from a decade ago [11]; and (5) to focus on species considered invasive in the European eel's distribution range and discuss this issue with regard to the management of this threatened resource.

2. Material and Methods

2.1. Sample Collection and Study Site

A total of 320 *A. anguilla* were taken from 13 different sampling sites across the island of Corsica (French Mediterranean, Figure 23, Table 10). Two brackish lagoons were sampled seasonally from spring 2021 to winter 2021–2022 by professional fishermen using fyke nets. Biguglia lagoon is the largest Corsican lagoon (14.5 km2), and Urbino lagoon is the second largest (7.6 km2). Both lagoons were selected for this study as representative of the eastern coast lagoons of Corsica and taking into account the availability of eel samples from fishermen. The lagoons differ with regard to their salinity range, Biguglia being oligohaline to polyhaline (7.3 PSU to 27.2 PSU) and Urbino being polyhaline to euhaline (35 PSU to 39 PSU) [32,33,34]. They also differ in terms of temperature (which is higher in Biguglia because of a maximum depth of 2 m, while the maximum depth in Urbino is 12 m) and nutrient concentration (Biguglia is eutrophic while Urbino is oligotrophic) [32,33,35]. Eleven freshwater sites were sampled from spring to fall 2021 via electrofishing in compliance with French legislation with the help of the Office Français de la Biodiversité (OFB) and of the Fédération de la Corse pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique. Sampled watercourses were selected for their sufficient eel abundance on the basis of data obtained through the European Union Water Framework Directive fish monitoring conducted by the OFB. Samples were taken randomly among fishermen's catches and electrofishing catches, with a total length in the range 18–77 cm.

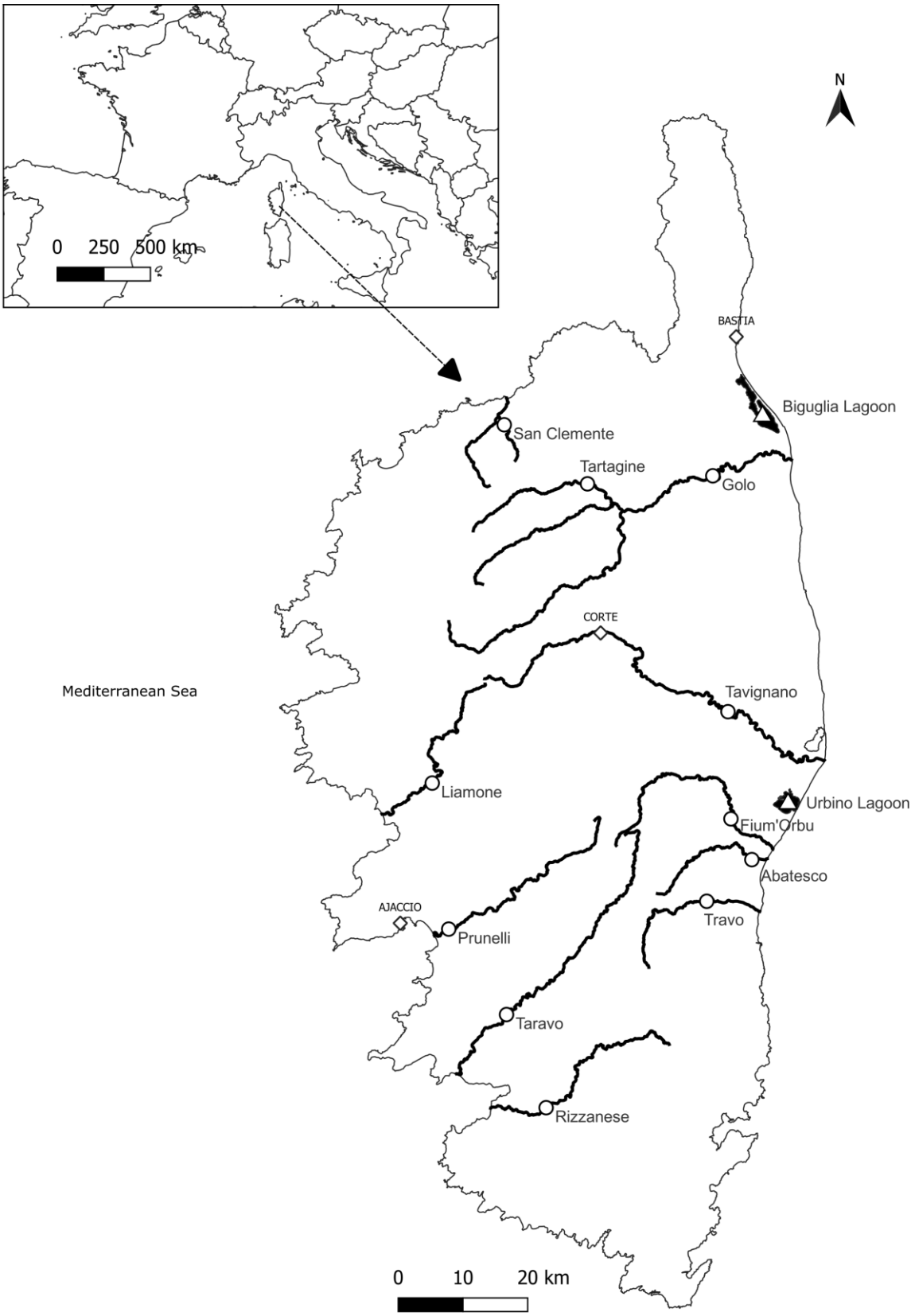


Figure 23. Sampling sites for eels in Corsica from the watercourses (circles) and both brackish lagoons, Biguglia and Urbino (triangles). Diamonds are the major cities in Corsica

Table 10. Total length, weight, age, Fulton condition factor (mean ± standard deviation (minimum–maximum)), and silvering stage (determined following Durif, Guibert, and Elie 2009) for eels sampled in two brackish lagoons and eleven rivers in Corsica. I, undifferentiated resident; FII, female resident; FIII, pre-migrant female; FIV and FV, migrant females; MII, migrant male; N, number of eels

		N	Total Length (mm)	Total Weight (g)	Age (a)	Fulton Condition Index	N I	N FII	N FIII	N FV	N MII
Lagoon	**Season**										
Biguglia	Spring 2021	20	386 ± 54 (313–525)	117 ± 63 (54–315)	6 ± 1 (4–7)	0.19 ± 0.02 (0.15–0.24)	18	2	0	0	0
	Summer 2021	20	409 ± 44 (355–517)	126 ± 49 (80–287)	6 ± 1 (5–7)	0.18 ± 0.03 (0.09–0.21)	14	3	0	0	3
	Fall 2021	20	382 ± 29 (305–425)	98 ± 26 (35–150)	6 ± 1 (4–7)	0.17 ± 0.02 (0.12–0.21)	4	0	0	0	16
	Winter 2021–2022	20	380 ± 23 (334–449)	92 ± 18 (61–149)	6 ± 1 (5–8)	0.17 ± 0.01 (0.15–0.18)	3	1	0	0	16
Urbino	Spring 2021	20	421 ± 41 (341–510)	105 ± 29 (58–184)	8 ± 2 (6–13)	0.14 ± 0.05 (0.09–0.34)	8	9	0	1	2
	Summer 2021	20	466 ± 121 (327–771)	178 ± 159 (47–661)	9 ± 3 (6–17)	0.15 ± 0.02 (0.12–0.21)	11	5	4	0	0
	Fall 2021	20	432 ± 64 (344–597)	149 ± 75 (59–379)	8 ± 2 (6–14)	0.17 ± 0.02 (0.14–0.22)	10	7	0	0	3
	Winter 2021–2022	20	379 ± 61 (307–580)	94 ± 60 (40–319)	8 ± 2 (5–14)	0.16 ± 0.01 (0.13–0.19)	15	1	0	1	3
River											
Abatesco		15	368 ± 83 (278–541)	123 ± 86 (41–295)	11.1 ± 2.8 (7–16)	0.21 ± 0.03 (0.18–0.27)	12	3	0	0	0
Fium'Orbo		15	320 ± 77 (256–582)	79 ± 86 (25–377)	8.3 ± 2.7 (5–17)	0.18 ± 0.03 (0.15–0.26)	12	0	1	0	2
Golo		11	3717 ± 87 (234–504)	126 ± 81 (48–280)	9.3 ± 3.5 (5–15)	0.24 ± 0.12 (0.17–0.58)	7	2	1	0	1
Liamone		15	332 ± 47 (282–479)	89 ± 54 (45–273)	8.3 ± 1.6 (6–13)	0.22 ± 0.03 (0.19–0.26)	14	0	0	0	1

	N	Total Length (mm)	Total Weight (g)	Age (a)	Fulton Condition Index	N I	N FII	N FIII	N FV	N MII
Prunelli	15	370 ± 62 (304–493)	90 ± 47 (46–194)	8.5 ± 1.8 (6–12)	0.17 ± 0.02 (0.13–0.2)	11	2	1	0	1
Rizzanese	15	309 ± 31 (266–363)	53 ± 19 (31–88)	6.5 ± 1.1 (5–9)	0.17 ± 0.02 (0.14–0.23)	15	0	0	0	0
San Clemente	15	305 ± 17 (280–340)	60 ± 13 (41–80)	6.9 ± 1.0 (5–8)	0.21 ± 0.04 (0.16–0.29)	13	0	0	0	2
Taravo	15	295 ± 78 (181–406)	60 ± 46 (8–154)	7.2 ± 2.5 (3–12)	0.18 ± 0.03 (0.13–0.23)	15	0	0	0	0
Tartagine	14	386 ± 71 (266–512)	117 ± 86 (29–321)	7.4 ± 2.2 (3–11)	0.18 ± 0.03 (0.15–0.24)	11	1	1	0	1
Tavignano	15	335 ± 59 (259–502)	74 ± 47 (26–217)	7.5 ± 1.6 (5–11)	0.18 ± 0.02 (0.15–0.21)	13	1	0	0	1
Travo	15	309 ± 28 (259–367)	59 ± 17 (28–93)	9.1 ± 1.4 (7–12)	0.20 ± 0.03 (0.16–0.24)	11	0	0	0	4

2.2. Morphometry and Parasitological Examination

Eels were euthanized in compliance with French legislation, transported on ice in individual bags to the laboratory, and kept on ice until examination. Each eel was weighed to the nearest gram (TW, in g), and the total length (TL, in mm), the vertical and horizontal eye diameters, and the length of the pectoral fin were measured (in mm). Those external measurements were used to calculate a silvering index following the method described in Durif et al. [36] in order to classify the eels into six maturation stages. These stages corresponded to growth phases: undifferentiated resident (I), female resident (FII), pre-migrant female (FIII), migrant females (FIV and FV), and migrant male (MII). The body condition was measured through Fulton's condition factor ($K = 100 \cdot TW \cdot TL^{-3}$) (Table 10).

The gills, fins, stomach, intestine, gall bladder, swim bladder, spleen, and liver were placed in separate Petri dishes with physiological saline and examined under a stereomicroscope for parasites. The skin, mouth, and abdominal cavity were also checked for parasites. All parasites collected were preserved in 70% ethanol.

Additionally, data on parasite communities of eels from Biguglia and Urbino lagoons sampled from 2009 to 2012 were obtained from Filippi et al. (2013) [11] (Supplementary Table S1 – *ces données supplémentaires sont présentées en annexe du present manuscrit, Annexe 4*). Parasitological examination followed the same procedure as described earlier.

2.3. Otolithometry

For each European eel, both sagittal otoliths were removed and prepared following the International Council for the Exploration on the Sea (ICES) guidelines. The right sagitta was used for age estimation except if damaged during either extraction from the fish or the sectioning process or unreadable; in these cases, the left sagitta was used. The otolith was initially cleaned in 96% ethanol in a small vial up to 48 h (time depending on sagitta size). Otoliths were mounted in concave face-down position on microscope slides with thermoplastic glue (CrystalbondTM509; AremcoTM products, New York, NY, USA) and ground or polished using an abrasive sheet (400, 800, and 1200 grit WetordryTM, 3MTM) until the nucleus was reached. Otoliths were colored following current protocols [37] in order to improve otolith reading by increasing the contrast between the translucent and opaque growth

bands. Thus, sections were etched with EDTA 5% for 5 min and subsequently stained with Toluidine Blue 5% for 2 min. These sections were examined and captured under a stereomicroscope (Zeiss Discovery V20, Zeiss, Oberkochen, Germany) connected to a camera (Sony XCD-U100CR, Sony, Tokyo, Japan). The age estimation was based on counting of the annuli, as described in ICES (2009) [38], by three independent readers.

2.4. Statistical Analysis

Parasite indices were calculated following the terminology of Bush et al. [39]: prevalence is the number of hosts infected with at least one individual of a particular parasite species divided by the number of hosts examined and expressed as a percentage; mean abundance is the total number of individuals of a given parasite species in a sample divided by the total number of hosts in that sample; and mean intensity is the total number of individuals of a given parasite species in a sample divided by the number of infected hosts in that sample.

The Shannon diversity index and the Berger–Parker dominance index were calculated at the individual level. These indices were used to compare parasite diversity and dominance between habitats through pairwise Wilcoxon tests. Pairwise Wilcoxon tests were also used to compare Pseudodactylogyrus spp. and A. crassus abundances between 2009–2012 and 2021–2022 for each season.

A Factor Analysis of Mixed Data (FAMD) was performed using the Factoshiny R package [40] by considering the most significant parasite species, total length, age, and Fulton index as quantitative variables and the habitat and season as qualitative variables to allow a better visualization of parasite communities.

Species are considered bio-indicators when their abundance and/or occurrence in a particular habitat are high [41]. An analysis of indicator values (IndVal) [42] was used to combine the parasite species' relative abundance (specificity) and relative occurrence (fidelity) for a given variable. Three habitats were considered (both lagoons and freshwater) for this analysis, and then the seasons and the eels' silvering stage and age were studied for each habitat. A test for correlation using Kendall's tau showed that age and total length were significantly associated; thus, only age was selected for indicator value analysis. Specificity is the mean abundance of a parasite species in a given group of European eels divided by the same parasite abundance infecting all European eels. Fidelity is defined as the percentage of European eels in a given

group infected by a given parasite species. The indicator values analysis's capacity to include both specificity and fidelity in the same index constitutes an advantage over classical statistical tests (e.g., ANOVA) when looking for indicator species in highly variable communities, such as parasites [41]. Calculations of IndVal and associated p-values (10,000 permutations) were conducted using the labdsv R package [43].

3. Results

3.1. Parasite Diversity in European Eels in Corsica

Nineteen macroparasites were identified in Corsican eels in 2021–2022 (Table 11 and Table 12), including two Monogea, four Digenea, one Copepoda, four Acanthocephala, three Cestoda, and five Nematoda (*des photographies des parasites les plus couramment observés sont présentées en annexe du manuscrit, Annexe 5*).

Table 11. Composition of parasite communities of *Anguilla anguilla* in Corsican lagoons in 2021–2022, with information on prevalence, mean abundance (±standard deviation), mean intensity (±standard deviation), and diversity indices: the Shannon diversity index and Berger–Parker's dominance index; N, number of eels

	Biguglia											
	Spring 2021			**Summer 2021**			**Fall 2021**			**Winter 2021–2022**		
N	20			20			20			20		
Shannon index	0.71 ± 0.27 (0.32–1.47)			0.6 ± 0.23 (0.06–1.17)			0.47 ± 0.27 (0.05–1.17)			0.47 ± 0.27 (0.03–0.93)		
Berger–Parker dominance index	0.7 ± 0.15 (0.41–0.92)			0.72 ± 0.14 (0.43–0.99)			0.83 ± 0.13 (0.49–0.99)			0.81 ± 0.15 (0.53–1)		
	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity
Copepoda												
Ergasilus gibbus	100	11.15 ± 6.75	11.15 ± 6.75	100	38.5 ± 32.13	38.5 ± 32.13	75	12.7 ± 15.2	16.93 ± 15.39	85	38.7 ± 49.86	33.76 ± 52.63
Cestoda												
Bothriocephalus claviceps	0	-	-	0	-	-	0	-	-	5	0.1 ± 0.45	2 ± -
Proteocephalus macrocephalus	10	0.7 ± 2.7	7 ± 7.07	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Larvae indet.	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Digenea												
Bucephalus anguillae	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Deropristis inflata	0	-	-	0	-	-	5	0.3 ± 1.34	6 ± -	15	0.15 ± 0.37	1 ± 0
Lecithochirium musculus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Monogenea												
Pseudodactylogyrus anguillae + *P. bini*	100	35.85 ± 24.36	35.85 ± 24.36	100	126.65 ± 133.75	126.65 ± 133.75	100	161.5 ± 273.96	161.5 ± 273.96	100	131.25 ± 141.62	131.25 ± 141.62
Acanthocephala												
Solearhynchus rhytidotes	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Southwellina hispida (cystacanth)	5	0.05 ± 0.22	1 ± -	0	-	-	5	0.05 ± 0.22	1 ± -	0	-	-

	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity
Telosentis exiguus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Acanthocephala indet.	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Nematoda												
Anguillicola crassus	75	5.35 ± 9.52	7.13 ± 10.46	50	1.25 ± 1.94	2.5 ± 2.12	95	3.6 ± 2.72	3.79 ± 2.66	60	2.55 ± 2.12	4.25 ± 2.99
Contracaecum sp. (encysted larvae)	5	1.3 ± 5.81	26 ± -	15	4.8 ± 14.63	32 ± 26.96	35	3.74 ± 10.83	11.83 ± 17.53	25	0.74 ± 1.79	3.5 ± 2.2

Urbino

	Spring 2021	**Summer 2021**	**Fall 2021**	**Winter 2021–2022**
N	20	20	20	20
Shannon index	0.26 ± 0.26 (0–0.69)	0.43 ± 0.3 (0–0.86)	0.62 ± 0.43 (0–1.78)	0.55 ± 0.42 (0–1.18)
Berger–Parker dominance index	0.88 ± 0.15 (0.5–1)	0.8 ± 0.16 (0.52–1)	0.72 ± 0.21 (0.29–1)	0.75 ± 0.2 (0.47–1)

	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity
Copepoda												
Ergasilus gibbus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Cestoda												
Bothriocephalus claviceps	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Proteocephalus macrocephalus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Larvae indet.	0	-	-	0	-	-	10	0.1 ± 0.31	1 ± 0	5	0.05 ± 0.22	1 ± -
Digenea												
Bucephalus anguillae	55	14.25 ± 44.4	25.91 ± 58.43	50	23.05 ± 48.82	46.1 ± 62.06	45	6.25 ± 19.47	13.89 ± 27.95	44	4.19 ± 7.03	9.57 ± 7.96
Deropristis inflata	25	1.35 ± 4.25	5.4 ± 7.64	0	-	-	55	6.65 ± 17.85	12.09 ± 23.09	78	34.83 ± 88.41	44.79 ± 98.7
Lecithochirium musculus	15	0.15 ± 0.37	1 ± 0	35	4.05 ± 9.71	11.57 ± 14.05	50	10.5 ± 15.26	21 ± 15.71	68	3.94 ± 6.68	5.77 ± 7.45

	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity
Monogenea												
Pseudodactylogyrus anguillae + *P. bini*	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Acanthocephala												
Solearhynchus rhytidotes	0	-	-	0	-	-	10	0.1 ± 0.31	1 ± 0	0	-	-
Southwellina hispida (cystacanth)	11	0.32 ± 1.16	3 ± 2.83	55	2.4 ± 4.51	4.36 ± 5.41	55	3.15 ± 5.21	5.73 ± 5.95	0	-	-
Telosentis exiguus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	5	0.1 ± 0.45	2 ± -
Acanthocephala indet.	0	-	-	5	0.05 ± 0.22	1 ± -	15	0.35 ± 1.14	2.33 ± 2.31	0	-	-
Nematoda												
Anguillicola crassus	10	0.2 ± 0.7	2 ± 1.41	15	0.3 ± 0.8	2 ± 1	0	-	-	15	0.15 ± 0.37	1 ± 0
Contracaecum sp. (encysted larvae)	68	33.11 ± 52.44	48.38 ± 57.65	70	53.15 ± 137.43	75.93 ± 160.44	70	36.85 ± 68.12	52.64 ± 76.72	55	6.68 ± 12.15	12.7 ± 14.5

Table 12. Composition of parasite communities of *Anguilla anguilla* in Corsican rivers in 2021–2022, with information on prevalence, mean abundance (±standard deviation), mean intensity (±standard deviation), and diversity indices: the Shannon diversity index and Berger–Parker's dominance index; N, number of eels

	Abatesco			**Fium'Orbo**			**Golo**			**Liamone**		
N	**15**			**15**			**11**			**15**		
Shannon index	0.53 ± 0.39 (0–1.33)			0.16 ± 0.25 (0–0.69)			0.14 ± 0.22 (0–0.64)			0.55 ± 0.38 (0–1.01)		
Berger–Parker dominance index	0.7 ± 0.19 (0.33–1)			0.91 ± 0.17 (0.5–1)			0.94 ± 0.11 (0.67–1)			0.76 ± 0.18 (0.5–1)		
	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity
Copepoda												
Ergasilus gibbus	6.67	0.27 ± 1.03	4 ± -	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Cestoda												
Bothriocephalus claviceps	0	-	-	0	-	-	0	-	-	13.33	0.13 ± 0.35	1 ± 0
Digenea												
Unidentified Digenea	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Monogenea												
Pseudodactylogyrus anguillae + *P. bini*	66.67	4.13 ± 4.41	6.2 ± 5. 59	60	7.93 ± 17.58	13.22 ± 21.5	81.81	10 ± 13.51	12.22 ± 14.05	86.67	6.8 ± 10.51	7.85 ± 10.95
Nematoda												
Anguillicola crassus	53.33	2.67 ± 3.96	5 ± 4.24	53.33	1.33 ± 1.76	2.5 ± 1.69	36.36	1.18 ± 2.44	3.25 ± 3.3	53.33	1 ± 1.56	1.88 ± 1.73
Contracaecum sp. (encysted larvae)	0	-	-	6.67	0.47 ± 1.81	7 ± -	7	-	-	6.67	0.33 ± 1.29	5 ± -
Paraquimperia tenerrima	60	3.27 ± 4.03	5.44 ± 3.88	0	-	-	0	-	-	66.67	1.33 ± 1.8	2 ± 1.88
Spinitectus inermis	0	-	-	0	-	-	9.09	0.09 ± 0.3	1 ± -	0	-	-
Pseudocapillaria tomentosa	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-

	Prunelli			Rizzanese			San Clemente			Taravo		
N	**15**			**15**			**15**			**15**		
Shannon index	0.19 ± 0.28 (0–0.69)			0.37 ± 0.26 (0–0.69)			0.34 ± 0.33 (0–0.74)			0.48 ± 0.42 (0–1.1)		
Berger–Parker dominance index	0.89 ± 0.17 (0.5–1)			0.82 ± 0.18 (0.5–1)			0.84 ± 0.17 (0.5–1)			0.74 ± 0.24 (0.33–1)		
	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity
Copepoda												
Ergasilus gibbus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Cestoda												
Bothriocephalus claviceps	0	-	-	0	-	-	0	-	-	6.67	0.07 ± 0.26	1 ± -
Digenea												
Unidentified Digenea	0	-	-	0	-	-	0	-	-	33.33	2 ± 6.39	6 ± 10.63
Monogenea												
Pseudodactylogyrus anguillae + *P. bini*	80	14.47 ± 36.87	18.08 ± 40.73	93.33	9.73 ± 10.54	10.43 ± 10.57	80	4.47 ± 4.55	5.58 ± 4.42	73.33	12.87 ± 19.26	17.55 ± 20.72
Nematoda												
Anguillicola crassus	40	0.93 ± 1.62	2.33 ± 1.86	66.67	1.73 ± 2.09	2.6 ± 2.07	53.33	1.8 ± 2.31	3.36 ± 2.13	26.67	0.6 ± 1.24	2.25 ± 1.5
Contracaecum sp. (encysted larvae)	0	-	-	0	-	-	0	-	-	6.67	0.07 ± 0.26	1 ± -
Paraquimperia tenerrima	0	-	-	26.67	0.4 ± 0.74	1.5 ± 0.58	33.33	1 ± 1.92	3 ± 2.35	53.33	0.87 ± 1.19	1.63 ± 1.19
Spinitectus inermis	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Pseudocapillaria tomentosa	6.67	0.27 ± 1.03	4 ± -	0	-	-	0	-	-	0	-	-

	Tartagine			Tavignano			Travo		
N	**14**			**15**			**15**		
Shannon index	0 ± 0 (0–0)			0.13 ± 0.24 (0–0.68)			0.18 ± 0.32 (0–0.9)		
Berger–Parker dominance index	1 ± 0 (1–1)			0.94 ± 0.1 (0.76–1)			0.87 ± 0.16 (0.62–1)		
	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence	Mean abundance	Mean intensity
Copepoda									
Ergasilus gibbus	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Cestoda									
Bothriocephalus claviceps	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Digenea									
Unidentified Digenea	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Monogenea									
Pseudodactylogyrus anguillae + *P. bini*	35.71	29.57 ± 83.78	82.8 ± 131.53	80	11 ± 17.04	13.75 ± 18.12	40	2.6 ± 5.83	6.5 ± 8.04
Nematoda									
Anguillicola crassus	7.14	0.07 ± 0.27	1 ± -	26.67	1.2 ± 3.34	4.5 ± 5.69	33.33	1.13 ± 1.77	3.4 ± 1.14
Contracaecum sp. (encysted larvae)	0	-	-	6.67	0.07 ± 0.26	1 ± -	0	-	-
Paraquimperia tenerrima	0	-	-	0	-	-	20	0.93 ± 2.34	4.67 ± 3.51
Spinitectus inermis	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Pseudocapillaria tomentosa	0	-	-	0	-	-	0	-	-

The most prevalent parasites in the oligohaline-to-polyhaline waters of Biguglia lagoon were the Monogenea *P. anguillae* and *P. bini*, the Copepoda *Ergasilus gibbus* von Nordmann, 1832 (both branchial parasites), and the Nematoda *A. crassus*, while eels from the polyhaline-to-haline Urbino lagoon were mainly infested with endoparasites: the Digenea *B. anguillae*, *Deropristis inflata* (Molin, 1859) Odhner, 1902, *Lecithochirium musculus* (Looss, 1907) Nasir and Diaz, 1971, the Acanthocephala *Southwellina hispida* (Van Cleave, 1925) Witenberg, 1932, and the Nematoda *Contracaecum* sp. Railliet and Henry, 1912. Concerning the rivers, eels were mainly infected with *P. anguillae*, *P. bini*, and *A. crassus* (both present in all freshwater sites) and the Nematoda *P. tenerrima* (present in half of the freshwater sites). *Contracaecum* sp. was found in four freshwater sites. *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782) Rudolphi, 1810 was found in two freshwater sites (Liamone and Taravo), with low abundance and prevalence. Parasite diversity, as assessed through the Shannon index, was the highest (p-value < 0.05) in Biguglia (0.56 ± 0.27), then in Urbino (0.47 ± 0.38), while freshwater parasite diversity (0.28 ± 0.34) was the lowest. Dominance followed the opposite trend, as it was significantly higher (p-value < 0.05) in freshwater sites (0.84 ± 0.18) than in the two lagoons (Biguglia, 0.76 ± 0.15; Urbino 0.79 ± 0.19). Concerning freshwater sites, parasite species' richness ranged from two species in the Tartagine to six species in the Taravo, in which the eels harbored an unidentified Digenea recovered exclusively from this site.

It should be emphasized that *P. anguillae* and *P. bini* were found in all the investigated sites except for Urbino lagoon, and *A. crassus* was found in all the investigated sites (Table 11 and Table 12). Some individuals were found to harbor a strong load of these parasites: up to more than 1200 *Pseudodactylogyrus* (Biguglia lagoon, fall) and 41 *A. crassus* (Biguglia lagoon, spring).

3.2. Analysis of Parasite Community of European Eels in Corsica

The FAMD showed a high variability of the *A. anguilla* parasite community according to the habitat (Figure 24, Biguglia lagoon or Urbino lagoon or rivers), as this variable was significantly well-represented in both dimensions considered. Besides the habitat, the variables contributing the most to the new axis were the total length, as eels from Urbino lagoon tended to be longer, the abundance of *S. hispida*, *L. musculus*, *B. anguillae*, and *Contracaecum* sp., which seem characteristic of Urbino lagoon, the abundance of *Pseudodactylogyrus* spp. and *E.*

gibbus, which were characteristic of Biguglia lagoon, and the abundance of *P. tenerrima*, which seemed characteristic of freshwater sites. Age and Fulton's condition factor were also well-projected and showed that eels from Biguglia tended to be the youngest and eels from Urbino tended to have the lowest condition factor (Figure 24, Table 10). A correlation analysis showed no negative relationship between infection with *Pseudodactylogyrus* spp. or *A. crassus* and body condition (Fulton's condition index). However, a significant relationship (p-value < 0.05) was observed between *Pseudodactylogyrus* load and eel age, but only in Biguglia lagoon. Parasite communities in all three habitats are thus distinct despite the common presence of invasive parasites. Among 19 parasites, 10 were identified as having a significant indicator value (p-value < 0.05, Table 13) through randomization. Three species were identified as indicators of Biguglia lagoon: *Pseudodactylogyrus* spp., *E. gibbus*, and *A. crassus*. The specificity of *Pseudodactylogyrus* spp. was high, but it was not at the maximum, as these parasites were also recovered from the totality of the freshwater sites. The fidelity for this parasite was at the maximum, as all examined eels were found to be infected. The specificity for *E. gibbus* was also very high, but it was not at the maximum, as this copepod was found once in the Abatesco, and its fidelity was quite high. *Anguillicola crassus* was recovered from both lagoons and all freshwater sites, but both its specificity and fidelity were markedly higher for Biguglia. Using an analysis of indicator values, six species were found to be indicators of Urbino lagoon: *B. anguillae, D. inflata, L. musculus, S. hispida* (cystacanth), unidentified Acanthocephala, and *Contracaecum* sp. (encysted larvae). The specificities of *B. anguillae*, *L. musculus*, and unidentified Acanthocephala were at the maximum in Urbino, as they were not recovered from the other sites.

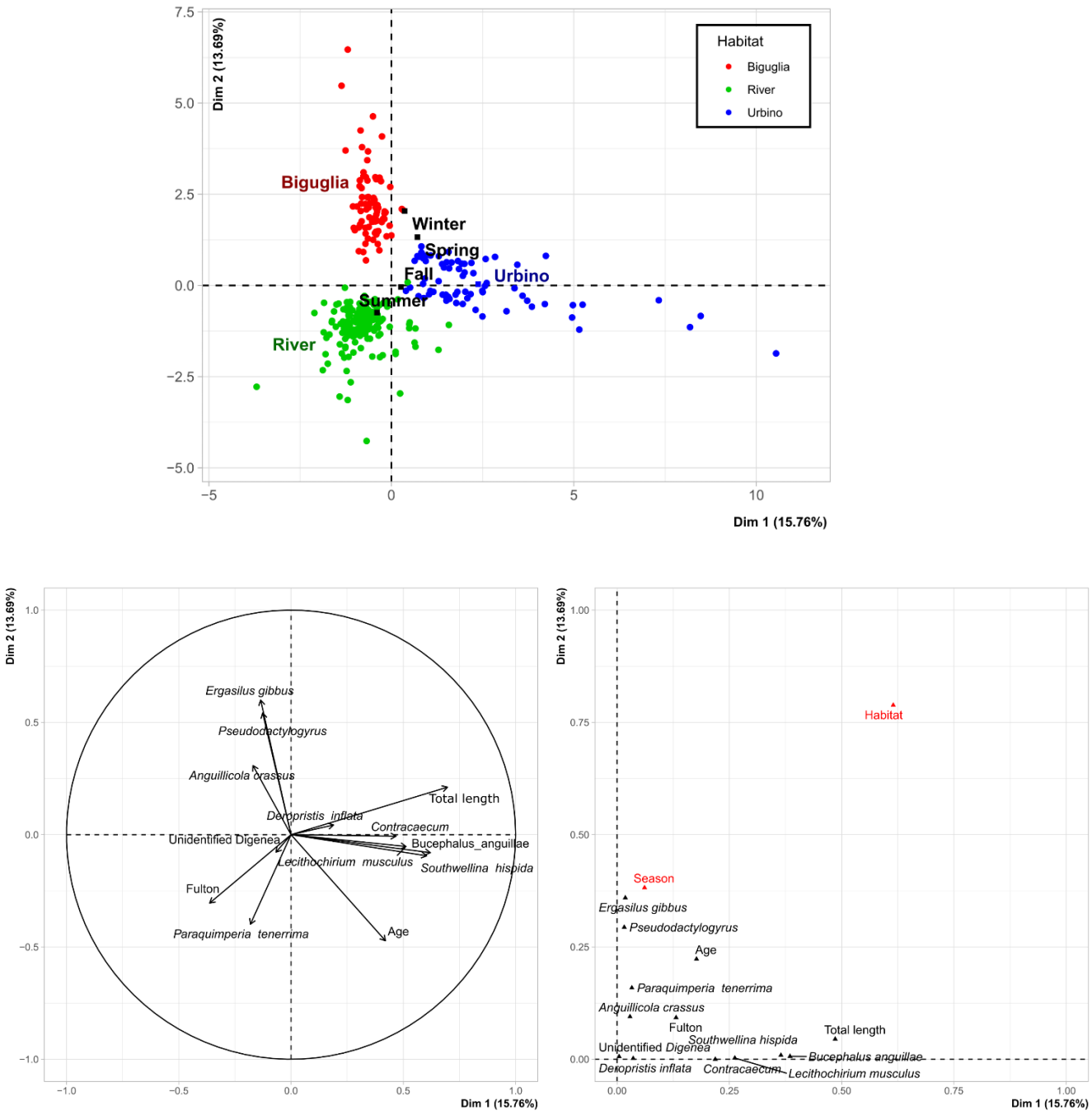


Figure 24. FAMD of *Anguilla anguilla* parasite communities from two brackish lagoons and eleven rivers in Corsica

Table 13. Specificity (%), fidelity (%), and indicator value of ten parasite species relative to their habitats. ** p-value < 0.01; **** p-value ≤ 0.0001

Habitat	Biguglia Lagoon	Urbino Lagoon	Rivers
Number of eels	78	72	159
Monogenea			
Pseudodactylogyrus anguillae + *P. bini*	91.9–100.0.0 (91.9) ****	0.0–0.0 (0.0)	8.1–71.1 (5.8)
Digenea			
Bucephalus anguillae	0.0–0.0 (0.0)	100.0.0–47.2 (47.2) ****	0.0–0.0 (0.0)
Deropristis inflata	1.1–5.1 (0.1)	98.9–36.1 (35.7) ****	0.0–0.0 (0.0)
Lecithochirium musculus	0.0–0.0 (0.0)	100.0.0–38.9 (38.9) ****	0.0–0.0 (0.0)
Copepoda			
Ergasilus gibbus	99.9–89.7 (89.6) ****	0.0–0.0 (0.0)	0.1–0.6 (0.0)
Acanthocephala			
Southwellina hispida	1.6–2.5 (0.0)	98.4–31.3 (30.7) ****	0.0–0.0 (0.0)
Acanthocephala indet.	0.0–0.0 (0.0)	100.0.0–5.5 (5.5) **	0.0–0.0 (0.0)
Nematoda			
Anguillicola crassus	68.7–69.2 (47.6) ****	3.7–9.7 (0.4)	27.6–41.5 (11.5)
Contracaecum sp.	7.0–17.9 (1.3)	92.7–66.7 (61.8) ****	0.2–2.5 (0.0)
Paraquimperia tenerrima	0.0–0.0 (0.0)	0.0-–0.0 (0.0)	100.0.0–24.5 (24.5) ****

Only one parasite was identified as an indicator of rivers: the Nematoda *P. tenerrima*. The specificity for this species in Corsican freshwater sites was at the maximum as it was not recovered from either of the studied lagoons, and fidelity was quite low.

3.3. Seasonal Variations of Parasite Communities in Coastal Lagoons

Seasonal variations were observed in brackish coastal lagoons. Parasite species' richness in brackish lagoons ranged from four species in Biguglia during summer 2021 to eight species in Urbino during fall 2021. In Biguglia, *Pseudodactylogyrus* species seemed to reach a low in

spring, with abundances markedly lower compared to other seasons. *Ergasilus gibbus* infection oscillated, with summer and winter abundances notably higher than spring and fall abundances. The randomization test identified this Copepoda as an indicator (p-value < 0.05, Table 14) of summer. The specificity for this species was higher in summer than any other seasons, and fidelity was at the maximum, as all eels were found to be infected.

Table 14. Specificity (%), fidelity (%), and indicator value of four parasite species relative to the season. * p-value < 0.05; **** p-value ≤ 0.0001

	Biguglia			
Season	**Spring**	**Summer**	**Fall**	**Winter**
Number of eels	20	20	19	19
Copepoda				
Ergasilus gibbus	12.0–100.0 (12.0)	41.4–100.0 (41.4) *	14.2–73.7 (10.5)	32.4–84.2 (27.3)
	Urbino			
Season	**Spring**	**Summer**	**Fall**	**Winter**
Number of eels	18	20	20	14
Digenea				
Deropristis inflata	0.9–22.2 (0.2)	0.0–0.0 (0.0)	13.7–55.0 (7.5)	85.4–78.6 (67.1) ****
Acanthocephala				
Southwellina hispida	5.7–11.1 (0.6)	40.8–55.0 (22.4)	53.5–55.0 (29.4) *	0.0–0.0 (0.0)

In Urbino, *B. anguillae* abundance was at its lowest in winter and reached its highest in summer, with prevalence that remained comparable throughout the year. *Deropristis inflata* reached both its highest abundance and prevalence during winter, but it was not detected during summer. This species had a significant indicator value for winter, as both specificity and fidelity were markedly higher than during any other season. The abundance of *L. musculus* was the highest during fall, and both abundance and prevalence were at their lowest during spring. These three Digenea inhabiting the digestive system thus show seasonal dynamics with asynchronous maxima. *Southwellina hispida* was not detected during winter but was present in spring, though with low abundance and prevalence, which both rose in summer and fall. The indicator value of this species was significant during fall, as its specificity was the highest during this season, while fidelity was intermediate. The abundance and prevalence of *A. crassus* were quite low all year round, and even null in fall. *Contracaecum* sp. reached its highest in summer and its lowest in winter both in abundance and prevalence (Table 11). Indicator values were not calculated for seasons in freshwater, as these sites were only sampled once.

3.4. Influence of Silvering Stage and Age on Parasite Communities in Brackish and Freshwater Sites

Concerning the silvering stage, the Cestoda *Proteocephalus macrocephalus* (Creplin, 1825) Nufer, 1905 was found to be an indicator (p-value < 0.05, Table 15) of the FII silvering stage (female, growth phase) in Biguglia. The specificity was very high, but it was not at the maximum, as the parasite was also found in the I silvering stage (undifferentiated phase), and fidelity was quite low. *Contracaecum* sp. was found to be an indicator of the FIII silvering stage (pre-migrant) in Urbino, with quite high specificity and maximum fidelity. No parasite was found to be an indicator of any silvering stage in freshwater sites.

Table 15. Specificity (%), fidelity (%), and indicator value of two parasite species relative to the silvering stage of the eel. * p-value < 0.05

	Biguglia				
Silvering Stage	**I**	**FII**	**FIII**	**FV**	**MII**
Number of eels	38	6			34
Cestoda					
Proteocephalus macrocephalus	2.6–2.6 (0.0)	97.4–16.7 (16.2) *	-	-	0.0–0.0 (0.0)
	Urbino				
Silvering stage	**I**	**FII**	**FIII**	**FV**	**MII**
Number of eels	38	21	4	2	7
Nematoda					
Contracaecum sp.	6.6–50.0 (3.3)	6.8–85.7 (5.8)	66.5–100.0 (66.5) *	7.6–100.0 (7.6)	12.5–71.4 (8.9)

Concerning individual age, *A. crassus* was found to be an indicator of the youngest eels (age 5–6 a) (p-value < 0.05, Table 16) in Urbino. The specificity was quite high, but not at the maximum, as the Nematoda was found in all classes, and the fidelity was quite low. *Contracaecum* sp. was an indicator of the oldest eels (>10 a) in the same lagoon. The specificity was intermediate, but it was higher than in any other age class; the fidelity was at the maximum. In rivers, *Pseudodactylogyrus* spp. and *P. tenerrima* were both found to be indicators of the oldest eels. The specificity of both species and the fidelity of *Pseudodactylogyrus* spp. were quite high; the fidelity of *P. tenerrima* was intermediate. No parasite was found to be an indicator of any age class in Biguglia lagoon.

Table 16. Specificity (%), fidelity (%), and indicator value of two parasite species relative to the age of the eel. * p-value < 0.05

	Urbino		
Age	**4–6 a**	**7–9 a**	**≥10 a**
Number of eels	11	47	14
Nematoda			
Anguillicola crassus	75.5–27.3 (20.6) *	7.6–4.3 (0.3)	16.9–14.3 (2.4)
Contracaecum sp.	29.3–54.5 (16.0)	15.2–59.6 (9.1)	55.4–100.0 (55.4) *
	Rivers		
Age	**4–6 a**	**7–9 a**	**≥10 a**
Number of eels	30	97	30
Monogenea			
Pseudodactylogyrus anguillae + *P. bini*	17.0–76.7 (13.1)	22.6–67.0 (15.2)	60.3–76.7 (46.3) *
Nematoda			
Paraquimperia tenerrima	13.7–23.3 (3.2)	20.4–21.6 (4.4)	65.9–36.7 (24.2) *

4. Discussion

4.1. Low Parasite Diversity in Mediterranean Islands

The sedentary lifestyle of *A. anguilla* allows the heterogeneity of the local parasite community to be maintained [44]. Parasite communities of *A. anguilla* seem to reflect the habitat in which the host dwells. Despite similarities in specific composition, the parasite communities from the three types of habitat studied were indeed well-differentiated and support the idea of a salinity dependence of parasite species' composition in *A. anguilla*. Comparing the diversity index with other results obtained from the *A. anguilla* distribution range is made challenging, because in most studies, these indices were calculated at the component community level, whereas they were calculated at the individual level in the present study in order to be able to retain information about inter-individual variability. However, the Shannon indices calculated in the present study seem to be among the lowest, and the Berger–Parker dominance indices are among the highest observed in Europe compared to other studies [9,15,45,46,47,48,49]. The brackish Digenea suite was species-poorer than what might be expected, with the notable absence of certain species, such as *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) Odhner, 1902, commonly found in South European ecosystems [50,51,52,53]. This is surprising, as this parasite is known to be present along the Corsican coasts in marine fish, such as *Labrus merula* Linnaeus, 1758 and *Symphodus rostratus* (Bloch, 1791) [54,55]. Digenea diversity was also low in Sardinia [12]. In freshwater habitats, parasite communities are frequently species-poor, exhibiting low diversity and high dominance [50], which is in agreement with the present findings. However, freshwater habitats are frequently reported to be dominated by Acanthocephala [48,56,57,58,59], a taxon that was completely absent in Corsican rivers.

The low parasite diversity observed in the present study and the notable absence of parasites common in continental Europe could be related to the relative isolation of the island of Corsica in the Mediterranean, and it could also be a general trend in isolated Mediterranean islands. Islands are known to be species-poorer than mainland areas [60,61]. Further studies should be conducted in other Mediterranean islands in order to confirm this hypothesis.

4.2. Habitat Specificity of *A. anguilla* Parasites

4.2.1. Parasites in Eels from Brackish Coastal Lagoons

The Copepoda *E. gibbus* was only found in Biguglia lagoon and in the near-to-sea Abatesco freshwater site (8 m altitude, 2 km distance to sea). This is consistent with results from across the host's distribution range, with reports of this parasite in freshwater sites and in brackish sites [9,11,62,63,64,65]. In Southern France and Tunisia, *E. gibbus* was reported from waters that never reach a high salinity [66].

The three Digenea *B. anguillae*, *D. inflata*, and *L. musculus* are a typically marine suite already recovered from Corsica [10,11] as well as from other Mediterranean lagoons, from Italy [12,50,51,67], and from other places in the distribution range of *A. anguilla* (e.g., Spain and Iceland) [9,45,53,68,69]. The life cycle of *B. anguillae* was studied by Gargouri-Ben Abdallah and Maamouri [70], who showed that the parasite could complete its cycle using the Bivalvia *Abra tenuis* (Montagu, 1803) as the first intermediate host and the Mediterranean banded killifish *Aphanius fasciatus* (Valenciennes, 1821) as the second intermediate host. *Aphanius fasciatus* can be found in both Biguglia and Urbino lagoons [32,71], but not *A. tenuis*. Other species of *Abra* have been reported from both Biguglia (*Abra segmentum* (Récluz, 1843)) and Urbino (*A. segmentum* and *Abra alba* (W. Wood, 1802)) [32]. It thus seems that the presence of *B. anguillae* in Corsican lagoons cannot be explained by the presence/absence of its intermediate hosts, at least without density data, which are not available. Known intermediate hosts for *D. inflata* are, first, the marine Gasteropoda *Bittiolum alternatum* (Say, 1822), and then annelids, such as *Alitta virens* (M. Sars, 1835) and *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776) [20,72]. *Hediste diversicolor* was reported from both Biguglia and Urbino, but not *B. alternatum*. However, another Gasteropoda of the family Bittinae, *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778), was reported from Urbino lagoon [32]. This is surprising, as *D. inflata* was the only Digenea found in both Corsican lagoons in the present study and in 2009–2013 [11]. This could be explained by the fact that no recent data are available concerning the Mollusca and Annelida fauna of Corsican lagoons, thus preventing us from knowing whether any long-term variation of these communities has occurred, or whether this is due to an unreported ability of the parasite to accept a wider range of intermediate hosts. The *Lecithochirium musculus* life cycle remains unelucidated, with the only information available being that *Lecithochirium* species are typically acquired through the consumption of small rock-pool fishes, such as gobies and labrids [73], which are present in both lagoons [32]. As Dezfuli et al. [50] have already

pointed out, there are few long-term datasets on *A. anguilla* parasite communities with which to compare the present findings. They reported that helminth parasites' richness and diversity did not change significantly over 16 years in Comacchio lagoon (Italy), and they also reported a conservation of the same dominant species over the period despite changes in the community composition. In the present study, the dominant species also remained the same for both lagoons. In Comacchio lagoon, much of the stability could be linked to the dominance of a suite of marine Digenea [50], which is also the case in Urbino lagoon. The authors concluded that this could be a general characteristic of coastal lagoons, as a similar suite dominates the communities in other Adriatic and Tyrrhenian lagoons [51,67].

The Acanthocephala *S. hispida* was found in both lagoons, but with markedly higher prevalence and abundance in Urbino. This parasite was already reported in Italy: once as an adult in one of its definitive hosts, the great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), and as cystacanths in fish hosts, including *A. anguilla* [12,74]. This is thus the second time the presence of this parasite's larval stage is noted in *A. anguilla*. The relative proximity between these two reports, both geographically and in terms of habitat, may be noted, as Culurgioni et al. [12] found it in the polyhaline-to-euhaline Santa Gilla lagoon in Southern Sardinia. Definitive hosts for this parasite are fish-eating birds, such as *P. carbo*, which is known to frequent both Biguglia and Urbino. *Anguilla anguilla* could be a paratenic host for *S. hispida*, as this parasite is known to have a Decapoda intermediate host and to accept several vertebrate species (e.g., freshwater and brackish fish and frogs) as paratenic hosts [75].

Contracaecum sp. larvae dominated in Urbino lagoon, where they had higher prevalence and abundance compared to Biguglia lagoon and freshwater sites in Corsica. *A. anguilla* is an intermediate or paratenic host for *Contracaecum* species, and it acquires the larval stage through consuming an intermediate invertebrate host. Adult *Contracaecum* are found in the digestive system of fish-eating birds or marine mammals [62,76]. *Contracaecum* sp. is found in a wide range of salinity throughout the *A. anguilla* distribution range, but it is more often reported from brackish and euhaline conditions [9,11,50,51,53,67]. IndVal analysis showed *Contracaecum* sp. to be an indicator of FIII silvering stage eels (pre-migrant females) in the present study and in silver eels in 2009–2013 [11], of the oldest sampled eels (at least 10-year-old eels) in the present study, and of 50–60 cm eels [11]. This observation of more *Contracaecum* sp. encysted larvae in older and larger eels is likely due to an accumulation of this parasite through a longer exposure time and an enhanced consumption of intermediate hosts [77]. It should, however, be noted that classic visual examination was carried out to detect the parasites, while no

complementary methods, such as the digestion or incubation methods [78,79], were used. Moreover, Shamsi et al. [80] showed that *Contracaecum* larvae could be deeply embedded in intestinal tissues and thus evade detection until emergence upon exposition to a heat source. The reported prevalence and/or abundances could thus be underestimated.

4.2.2. Parasites in Eels from Freshwater Sites

The Nematoda *P. tenerrima* is known to be a freshwater parasite [76]. It was found only in freshwater sites in the present study and throughout the distribution range of its host [16,51,62,81,82], with few exceptions [9,10]. Shears and Kennedy [83] elucidated the life cycle of *P. tenerrima* by showing that the minnow *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) is an obligatory intermediate host for this parasite, and that *A. anguilla* is infected through the consumption of this intermediate host. *Phoxinus phoxinus* is not native to Corsica, but it has been introduced into the freshwater habitats of the island, thus presumably allowing this parasite's life cycle to be completed. *Paraquimperia tenerrima* could even have been co-introduced with *P. phoxinus*, but no data on the parasitofauna of freshwater eels anterior to *P. phoxinus* introduction in Corsica are available to test this hypothesis.

4.3. Invasive Species

Three invasive species were the most widespread parasites of *A. anguilla* in Corsica, with *Pseudodactylogyrus* recovered from all sites except Urbino lagoon and *A. crassus* present in the entirety of the sampled sites. Both *Pseudodactylogyrus* and *A. crassus* are considered invasive parasites [6,31,84]. These parasites meet the criteria of invasive species as they: (1) are non-native organisms introduced outside of their native range; (2) establish self-sustaining populations that spread beyond their area of introduction; and (3) have deleterious impacts on either the environment, the economy, or human health [85]. Both helminths were accidentally introduced from their native range in Asia to Europe despite early warnings concerning the high susceptibility of *A. anguilla* [86].

4.3.1. *Pseudodactylogyrus anguillae* and *P. bini*

Pseudodactylogyrus anguillae and *P. bini* were first reported in Europe in an eel farm in the Soviet Union [25]. In France, the parasites have been reported since 1985 in rivers [87]. *Pseudodactylogyrus* has now spread throughout the distribution range of *A. anguilla*, except for Iceland (Figure 25a), and it has also been reported in North America on the American eel *Anguilla rostrata* (Lesueur, 1817) [88] and in South Africa in the giant mottled eel *Anguilla marmorata* (Quoy and Gaimard, 1824) [89]. *Pseudodactylogyrus* is known to hamper the commercial production of *A. anguilla* [86]. The parasite causes extensive hyperaemia on the gills, increased mucus secretion and damage to the gill structures, decreased food intake, and lethargy; untreated infection can lead to up to 90% mortality in aquaculture [31,84]. Although they may cause tissue damage, impaired respiration, and signs of stress in wild eel, they do not seem to be responsible for mortality or have any effect on migration [27,29].



Figure 25. Reports of (a) *Pseudodactylogyrus* spp. and (b) *Anguillicola crassus* according to the existing literature on *Anguilla anguilla* parasites

Both *Pseudodactylogyrus* were found in freshwater sites and Biguglia lagoon, but they were absent in the more saline Urbino lagoon. This distribution is consistent with parasite community data from the distribution area of *A. anguilla*, where these Monogenea are mainly found in freshwater and brackish fjords, lagoons, and estuaries (e.g., [14,62,90,91,92], with the exception of some Mediterranean lagoons where the salinity can reach a relatively high value [51,68]. In Germany, this parasite could not be found in the North Sea marine environment [9]. The general trend of *Pseudodactylogyrus* infections is an increase of the infection with a larger host area [93,94,95]. The same trend was surprisingly only found in freshwater sites in Corsica in the present study, with *Pseudodactylogyrus* species being an indicator of older-than-10-year-old eels. *Pseudodactylogyrus* species showed the highest abundance of infection during summer and fall, which is congruent with the observation from the period of 2009–2013 [14]

and observations from other European sites [94,96]. *Pseudodactylogyrus* species being ectoparasites, it is likely that the observed seasonality results from the environmental preferences of these parasites. Biguglia is a shallow lagoon with a maximum depth of 1.8 m, and the water temperature is strongly dependent on the air temperature [32], reaching its highest in summer.

Pseudodactylogyrus abundances in Biguglia lagoon were higher in 2021–2022 compared to 2009–2012 for all seasons (Wilcoxon–Mann–Whitney tests, p-value < 0.05, Figure 26, Table 11 and Table S1). The prevalence of infection also increased between the two periods, as we found all investigated individuals to be infected by the parasite, which was not the case in 2009–2012. *Pseudodactylogyrus* was reported as soon as 1999 in Biguglia [92], with markedly lower abundance and prevalence, and it was already noted as an indicator species in this lagoon during the period of 2009–2013. No data could be found on the long-term evolution of *Pseudodactylogyrus* infection in its invasive distribution range, but the present study clearly showed a sharp increase in both abundance and prevalence in Corsica over 10 years, which is consistent with its invasive character.

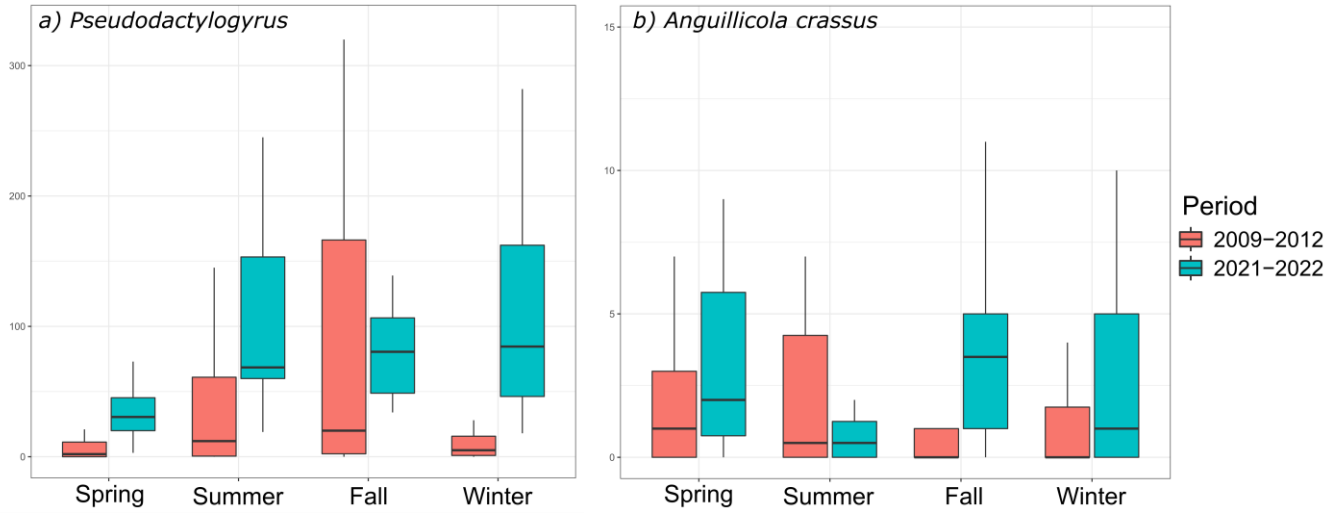


Figure 26. Abundance of infection for (a) *Pseudodactylogyrus anguillae* and *P. bini* and (b) *Anguillicola crassus* for the brackish Biguglia lagoon for two periods. For the period of 2009–2012, data from several sampling years were pooled by season

4.3.2. Anguillicola crassus

Anguillicola crassus was introduced in Germany around 1892 through the importation of live eels from Taiwan [6] and then dispersion across its new host's distribution range, where it is now found except for in Iceland (Figure 25b). The parasite has also been reported from North

America on *A. rostrata* [97]. *Anguillicola crassus* is frequently cited as one of the possible factors involved in the decline of *A. anguilla*, because it infects the swim bladder and is thus feared to hamper the transatlantic spawning migration of its host by damaging the functionality of this essential hydrostatic organ [29]. This parasite was shown to impair the silvering-related enhancements of the reactive oxygen species (ROS) defense capacity in the swim bladder tissues [98] and to reduce the mechanical integrity of the swim bladder [99]; it also seems to cause a decrease in macrophage phagocytic response that could result in higher susceptibility to other pathogens [100]. Infected eels show a higher stress response to hypoxia than non-infected eels [101]. However, according to Taraschewski [6], all eel species undergoing intensive human management (*A. anguilla*, *A. japonica*, and *A. rostrata*) saw their abundance decline since the mid-1970s independently from the arrival and persistence of *A. crassus*.

Anguillicola crassus was found in all investigated sites in Corsica, both in freshwater sites and brackish lagoons. Its high tolerance towards ecological factors, such as temperature and salinity, is one of the reasons proposed to explain its success as an invasive species [6]. Another reason is its acceptance of a wide range of Copepoda and Ostracoda intermediate hosts [102,103]. Despite this high tolerance towards habitat conditions, *A. crassus* is more commonly found in low-to-moderate salinity habitats than in euhaline conditions, frequently with a higher abundance. In Algeria, both the prevalence and abundance of *A. crassus* were markedly higher in the freshwater Oubeïra Lake than in the polyhaline-to-euhaline Mellah lagoon [104], where those parasite indices had values similar to those found in Urbino lagoon in the present study. Abundances were also quite low in Spanish and Italian brackish Mediterranean lagoons, in Kattegat, and in the marine locality of Helgoland [9,51,67,68,105], whereas they tended to be higher in low-salinity habitats, such as German lakes and rivers, Lake Ohrid in Macedonia, and Belgian rivers [9,49,106,107,108]. Several studies have pointed out either one or two annual maxima in abundances and/or the prevalence of *A. crassus*: some showed the highest abundance and/or prevalence in fall [106,109,110], while others showed the highest abundance and/or prevalence in summer [77,111,112]. The present study showed a maximum prevalence in spring and fall, and a slightly higher abundance in spring. Taraschewski [111] has already proposed that high summer and low winter temperatures could prevent the progress of this parasite's life cycle, or that this variability could be linked to a critical period when the eels lower their food intake, and, thus, the uptake of infective stages through the consumption of intermediate hosts.

Anguillicola crassus abundances were higher in 2021–2022 than in 2009–2012 for all seasons (Wilcoxon–Mann–Whitney tests, p-value < 0.05), except during summer (Figure 26, Table 11

and Table S1). The prevalence of infection followed the same trend. The presence of this Nematoda in Biguglia lagoon was first reported in 1999 [92], with similar prevalence and abundance, and this species was already an indicator of Biguglia in 2009–2012 [11]. According to Wielgoss et al. [113], results gathered from European sites showed stabilization over time, and even a slight decline in the abundance and intensity of infection by Nematoda parasites, which could reflect an increase in resistance towards these parasites in the long term. In Vaccarès lagoon, Fazio et al. [18] showed a stabilized infection by *A. crassus* between 1997 and 2004. The present results are congruent with this observation only in Urbino, where infection parameters were low in 2009–2012 and remain low today. In contrast, both the prevalence and abundance of *A. crassus* significantly rose between 2009–2012 and 2021–2022 in Biguglia. An increase in infection by this parasite was also observed between 1988 and 2004 in Mauguio lagoon (Southern France) [18,114]. The apparent absence of *A. crassus* in fall 2021 in Urbino is certainly a sampling artefact related to the low prevalence of infection in this lagoon.

4.3.3. Implications for the Management of the European Eel

Neither the present study nor Jakob et al. [9] could show an influence of the parasitic load of *A. crassus* or *Pseudodactylogyrus* on the body condition of eels, and no sign of degraded health was observed in the samples. However, given the strong load found on some individuals (up to 1200 individual *Pseudodactylogyrus* and 41 *A. crassus* on an eel) and the well-known pathogenicity of these parasites, an adverse effect on the fitness of strongly infected hosts cannot be excluded. As the conservation of *A. anguilla* populations is dependent on the spawners' health and fitness for their transatlantic migration, there is a need for efficient management plans.

The reasons given to explain the absence of both invasive parasites in Iceland are the low winter temperatures that would hamper the parasites' development, and the geographical isolation and absence of permission to import live eels [45], highlighting the importance of strict and early management measures to avoid biological invasions. As the distribution area of *A. anguilla* is already being invaded by *Pseudodactylogyrus* and *A. crassus*, management measures should take into account the environmental preferences of these invaders. In Corsica as well as in the rest of the *A. anguilla* distribution area, the prevalence and parasite load of both invaders are markedly lower, or even non-existent, in high-salinity habitats. Jakob et al. [9] have already

pointed out that eels residing in high-salinity habitats were not at risk regarding infection by these parasites and thus could be advantaged in reaching their spawning ground with better health condition and fitness. Consequently, restocking freshwater sites with glass eels caught in estuaries (a common restocking practice in France and in Europe) may have reduced the number of eels that would have stayed in the marine environment, where they would have been protected from infection by high salinity. Therefore, future eel management measures should avoid restocking freshwater habitats with wild-caught glass eels.

5. Conclusions

In conclusion, the extensive survey of macroparasites in *A. anguilla* in the little-studied island of Corsica revealed the presence of 19 species. The first-time study of inland water of this isolated territory allowed us to fill in some of the gaps concerning diseases and parasites of a strongly declining, prized, and exploited species, and to reveal the presence of three invasive parasite species (*P. bini*, *P. anguillae*, and *A. crassus*) in freshwater habitats. The comparison of parasite communities between brackish and freshwater habitats showed the clear preference of the parasites towards the host's habitat and salinity. Seasonal variations were shown. Comparing the results obtained in the present study with data from across the European eel's distribution range highlighted the relatively low parasite diversity in Corsica and the lack of a common parasite as in mainland Europe, such as Acanthocephala. Determining the silvering stage and the individual age of eels allowed us to bring to light the preference of several species towards biotic parameters. The study of long-term variations in the coastal brackish lagoons of Corsica revealed the increase of both the prevalence and abundance of the three invasive parasite species in the last decade. Future management measures should take into account the environmental preferences of pathogenic parasites.

Supplementary Materials: The following supporting information can be downloaded at: https://www.mdpi.com/article/10.3390/fishes8070375/s1, Table S1: Composition of parasite communities of *Anguilla anguilla* in Corsican lagoons in 2009–2013, with information on prevalence, mean abundance (± standard deviation), mean intensity (± standard deviation), and diversity indices: Shannon's diversity index and Berger-Parker's dominance index. Data obtained from Filippi et al. (2013) [13]; in this paper, cyst of Acanthocephala were not identified, but as they were found in the same habitat (Urbino Lagoon) as those found in the present study, they were supposed to be the same species (*Southwellina hispida*).

Author Contributions: A.E., J.F. and Y.Q. conceived and designed this study. A.E., Q.G., C.G., P.-J.A. and C.A. conducted the fieldwork in freshwater habitats. A.E., Q.G., C.G. and J.-J.F. participated in fieldwork in brackish lagoons. A.E., Q.G., C.G. and Y.Q. conducted parasitological examination. A.E., C.G., R.M. and E.D. conducted otolithometry analysis. A.E. and C.G. performed statistical analyses. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: The present study was partially funded as a doctoral fellowship of the University of Corsica Pasquale Paoli and the Culletivittà di Corsica granted to A.E. This research is part of the GERHYCO interdisciplinary project dedicated to water management, ecology, and hydro-ecosystem services in an insular context, and it was financially supported by the Culletivittà di Corsica.

Institutional Review Board Statement: The capture of eels was conducted in accordance with French legislation, under Arrêtés préfectoraux delivered by the Préfectures of Haute-Corse and Corse-du-Sud (ref. N°2B-2021-06-11-00001 of 11 June 2021 and N°2A-2021-06-29-00002 of 29 June 2021) by regulatory trained agents. Lagoon samples were bought from professional fishermen. Euthanasia was performed in accordance with French legislation (Arrêté du 1er février 2013 fixant les conditions d'agrément, d'aménagement et de fonctionnement des établissements utilisateurs, éleveurs ou fournisseurs d'animaux utilisés à des fins scientifiques et leurs contrôles, available at https://www.legifrance.gouv.fr/loda/article_lc/LEGIARTI000027038776). No experiment was conducted on live animals.

Data Availability Statement: The authors confirm that the data supporting the findings of this study are available within the article and in its supplementary material. Raw data that support the findings of this study are available from the corresponding author, upon reasonable request.

Acknowledgments: The authors are grateful to Pierre Planet and Louis Tarallo and their teams, the fishermen of Biguglia lagoon and Urbino lagoon, respectively, for providing the eels. We also thank our colleagues of the Fédération de la Corse pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, Alain Martin, Joseph Canale, and Olivier Saget, and the Office Français de la Biodiversité field agents.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Tesch, T. *The Eel*, 5th ed.; John Wiley & Sons: Oxford, UK, 2003; ISBN 978-1-4051-7343-8.
2. Jacoby, D.; Gollock, M. *Anguilla anguilla*. In *The IUCN Red List of Threatened Species*; ICUN: Gland, Switzerland, 2014; p. e.T60344A45833138. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T60344A45833138.en.
3. Pike, C.; Crook, V.; Gollock, M. IUCN Red List of Threatened Species: *Anguilla anguilla*. In *IUCN Red List of Threatened Species*; ICUN: Gland, Switzerland, 2020. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.20202.RLTS.T60344A152845178.en.
4. EC. *Council Regulation (EC) No 1100/2007 of 18 September 2007 Establishing Measures for the Recovery of the Stock of European Eel*; European Council: Brussels, Belgium, 2007; Volume 248.
5. Drouineau, H.; Durif, C.; Castonguay, M.; Mateo, M.; Rochard, E.; Verreault, G.; Yokouchi, K.; Lambert, P. Freshwater Eels: A Symbol of the Effects of Global Change. *Fish Fish.* **2018**, *19*, 903–930. https://doi.org/10.1111/faf.12300.
6. Taraschewski, H. Hosts and Parasites as Aliens. *J. Helminthol.* **2006**, *80*, 99–128. https://doi.org/10.1079/JOH2006364.
7. Dunn, A.M. Chapter 7 Parasites and Biological Invasions. In *Advances in Parasitology*; Elsevier: Amsterdam, The Netherlands, 2009; Volume 68, pp. 161–184; ISBN 978-0-12-374787-7.
8. Daszak, P.; Cunningham, A.A.; Hyatt, A.D. Emerging Infectious Diseases of Wildlife--Threats to Biodiversity and Human Health. *Science* **2000**, *287*, 443–449. https://doi.org/10.1126/science.287.5452.443.
9. Jakob, E.; Hanel, R.; Klimpel, S.; Zumholz, K. Salinity Dependence of Parasite Infestation in the European Eel *Anguilla anguilla* in Northern Germany. *ICES J. Mar. Sci.* **2009**, *66*, 358–366. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn160.
10. Ternengo, S.; Levron, C.; Desideri, F.; Marchand, B. Parasite Communities in European Eels *Anguilla anguilla* (Pisces, Teleostei) from a Corsican Coastal Pond. *Vie Milieu* **2005**, *55*, 1–6.
11. Filippi, J.-J.; Quilichini, Y.; Foata, J.; Marchand, B. Influence of Site, Season, Silvering Stage, and Length on the Parasites of the European Eel *Anguilla anguilla* in Two Mediterranean Coastal Lagoons of the Island of Corsica, France Using Indicator Species Method. *Parasitol. Res.* **2013**, *112*, 2959–2969. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3468-2.
12. Culurgioni, J.; Sabatini, A.; De Murtas, R.; Mattiucci, S.; Figus, V. Helminth Parasites of Fish and Shellfish from the Santa Gilla Lagoon in Southern Sardinia, Italy. *J. Helminthol.* **2014**, *88*, 489–498. https://doi.org/10.1017/S0022149X13000461.
13. Culurgioni, J.; Figus, V.; Cabiddu, S.; De Murtas, R.; Cau, A.; Sabatini, A. Larval Helminth Parasites of Fishes and Shellfishes from Santa Gilla Lagoon (Sardinia, Western Mediterranean), and Their Use as Bioecological Indicators. *Estuaries Coasts* **2015**, *38*, 1505–1519. https://doi.org/10.1007/s12237-014-9894-2.
14. Filippi, J.-J. Étude Parasitologique de *Anguilla anguilla* dans Deux Lagunes de Corse et Etude Ultrastructurale du Tégument de Trois Digènes Parasites de Cette Anguille. Ph.D. Thesis, Université de Corse Pasquale Paoli, Corte, France, 2013.

15. Kennedy, C.R. Metapopulation and Community Dynamics of Helminth Parasites of Eels *Anguilla anguilla* in the River Exe System. *Parasitology* **2001**, *122*, 689–698. https://doi.org/10.1017/S0031182001007879.

16. Aguilar, A.; Álvarez, M.F.; Leiro, J.M.; Sanmartín, M.L. Parasite Populations of the European Eel (*Anguilla anguilla* L.) in the Rivers Ulla and Tea (Galicia, Northwest Spain). *Aquaculture* **2005**, *249*, 85–94. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.04.052.

17. Bracamonte, S.E.; Knopf, K.; Monaghan, M.T. Encapsulation of *Anguillicola crassus* Reduces the Abundance of Adult Parasite Stages in the European Eel (*Anguilla anguilla*). *J. Fish Dis.* **2021**, *44*, 771–782. https://doi.org/10.1111/jfd.13301.

18. Fazio, G.; Sasal, P.; Lecomte-Finiger, R.; Da Silva, C.; Fumet, B.; Moné, H. Macroparasite Communities in European Eels, *Anguilla anguilla*, from French Mediterranean Lagoons, with Special Reference to the Invasive Species *Anguillicola crassus* and *Pseudodactylogyrus* spp. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* **2008**, *390–391*, 6.

19. Martínez-Carrasco, C.; Serrano, E.; de Ybáñez, R.R.; Peñalver, J.; Antonio García, J.; García-Ayala, A.; Morand, S.; Muñoz, P. The European Eel—The Swim Bladder–Nematode System Provides a New View of the Invasion Paradox. *Parasitol. Res.* **2011**, *108*, 1501–1506. https://doi.org/10.1007/s00436-010-2200-8.

20. Giari, L.; Ruehle, B.; Fano, E.A.; Castaldelli, G.; Poulin, R. Temporal Dynamics of Species Associations in the Parasite Community of European Eels, *Anguilla anguilla*, from a Coastal Lagoon. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* **2020**, *12*, 67–75. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2020.05.001.

21. Panfili, J.; Ximénès, M.C. Évaluation de l'âge et de la croissance de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.) en milieu continental: Méthodologies, validation, application en Méditerranée et comparaisons en Europe. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **1994**, *335*, 43–66. https://doi.org/10.1051/kmae:1994004.

22. Daverat, F.; Tomas, J. Tactics and Demographic Attributes in the European Eel *Anguilla anguilla* in the Gironde Watershed, SW France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **2006**, *307*, 247–257. https://doi.org/10.3354/meps307247.

23. Daverat, F.; Beaulaton, L.; Poole, R.; Lambert, P.; Wickström, H.; Andersson, J.; Aprahamian, M.; Hizem, B.; Elie, P.; Yalçın-Özdilek, S.; et al. One Century of Eel Growth: Changes and Implications. *Ecol. Freshw. Fish* **2012**, *21*, 325–336. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00541.x.

24. Panfili, J.; Ximénès, M.-C.; Crivelli, A.J. Sources of Variation in Growth of the European Eel (*Anguilla anguilla*) Estimated from Otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **1994**, *51*, 506–515. https://doi.org/10.1139/f94-053.

25. Golovin, P.P. Monogeneans of Eel during Its Culture Using Heated Water. In *Investigations of Monogenoidea in the USSR*; USSR Academy of Sciences: Leningrad, Russia, 1977; pp. 144–150.

26. Koops, H.; Hartmann, F. *Anguillicola*-Infestations in Germany and in German Eel Imports. *J. Appl. Ichthyol.* **1989**, *5*, 41–45. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1989.tb00568.x.

27. Køie, M. Swimbladder Nematodes (*Anguillicola* spp.) and Gill Monogeneans (*Pseudodactylogyrus* spp.) Parasitic on the European Eel (*Anguilla anguilla*). *ICES J. Mar. Sci.* **1991**, *47*, 391–398. https://doi.org/10.1093/icesjms/47.3.391.

28. van Banning, P.; Haenen, O.L.M. Effects of the Swimbladder Nematode *Anguillicola crassus* in Wild and Farmed Eel, *Anguilla anguilla*. In *Pathology in Marine Science*; Perkins, F.O., Cheng, T.C., Eds.; Academic Press: San Diego, CA, USA, 1990; pp. 317–330. ISBN 978-0-12-550755-4.

29. Kennedy, C.R. The Pathogenic Helminth Parasites of Eels. *J. Fish Dis.* **2007**, *30*, 319–334. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00821.x.

30. Palstra, A.P.; Heppener, D.F.M.; van Ginneken, V.J.T.; Székely, C.; van den Thillart, G.E.E.J.M. Swimming Performance of Silver Eels Is Severely Impaired by the Swim-Bladder Parasite *Anguillicola crassus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **2007**, *352*, 244–256. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.003.

31. Buchmann, K. *Pseudodactylogyrus anguillae* and *Pseudodactylogyrus bini*. In *Fish Parasites: Pathobiology and Protection*; CABI: Wallingford, UK, 2012; pp. 209–224.

32. Pergent-Martini, C.; Fernandez, C.; Agostini, S.; Pergent, G. *Les Etangs de Corse, Bibliographie—Synthèse*; Contrat Equipe Ecosystèmes Littoraux;Université de Corse/Office de l'Environnement de la Corse & IFREMER: Corte, France; 1997; p. 269.

33. Pasqualini, V.; Derolez, V.; Garrido, M.; Orsoni, V.; Baldi, Y.; Etourneau, S.; Leoni, V.; Rébillout, P.; Laugier, T.; Souchu, P.; et al. Spatiotemporal Dynamics of Submerged Macrophyte Status and Watershed Exploitation in a Mediterranean Coastal Lagoon: Understanding Critical Factors in Ecosystem Degradation and Restoration. *Ecol. Eng.* **2017**, *102*, 1–14. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.01.027.

34. Ligorini, V.; Malet, N.; Garrido, M.; Derolez, V.; Amand, M.; Bec, B.; Cecchi, P.; Pasqualini, V. Phytoplankton Dynamics and Bloom Events in Oligotrophic Mediterranean Lagoons: Seasonal Patterns but Hazardous Trends. *Hydrobiologia* **2022**, *849*, 2353–2375. https://doi.org/10.1007/s10750-022-04874-0.

35. Orsoni, V.; Souchu, P.; Sauzade, D. *Caractérisation de L'état D'eutrophisation des Trois Principaux Etangs Corses (Biguglia, Diana et Urbino), et Proposition de Renforcement de Leur Surveillance. Rapport Final*; Ifremer: Brest, France, 2001; p. 186.

36. Durif, C.; Guibert, A.; Elie, P. Morphological Discrimination of the Silvering Stages of the European Eel. In *Eels at the Edge: Science, Status, and Conservation Concerns*; American Fisheries Society Symposium Publication: Bethesda, MD, USA, 2009.

37. Panfili, J.; de Pontual, H.; Troadec, H.; Wright, P.J. *Manual of Fish Sclerochronology*; Ifremer-IRD coedition; Ifremer: Brest, France, 2002.

38. ICES. *Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA)*; ICES: Bordeaux, France, 2009; p. 66.

39. Bush, A.O.; Lafferty, K.D.; Lotz, J.M.; Shostak, A.W. Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis et al. Revisited. *J. Parasitol.* **1997**, *83*, 575–583. https://doi.org/10.2307/3284227.

40. Vaissie, P.; Monge, A.; Husson, F. *Factoshiny: Perform Factorial Analysis from "FactoMineR" with a Shiny Application*; R Package Version 2.4.; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2021.

41. Mouillot, D.; Culioli, J.-M.; Chi, T.D. Indicator Species Analysis as a Test of Non-Random Distribution of Species in the Context of Marine Protected Areas. *Environ. Conserv.* **2002**, *29*, 385–390. https://doi.org/10.1017/S0376892902000267.

42. Dufrêne, M.; Legendre, P. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecol. Monogr.* **1997**, *67*, 345–366. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2.

43. Roberts, D.W. *Labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*; R Package Version 2.0-1. R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria, 2019.

44. Barker, D.E.; Marcogliese, D.J.; Cone, D.K. On the Distribution and Abundance of Eel Parasites in Nova Scotia: Local versus Regional Patterns. *J. Parasitol.* **1996**, *82*, 697–701. https://doi.org/10.2307/3283877.

45. Kristmundsson, Á.; Helgason, S. Parasite Communities of Eels *Anguilla anguilla* in Freshwater and Marine Habitats in Iceland in Comparison with Other Parasite Communities of Eels in Europe. *Folia Parasitol.* **2007**, *54*, 141. https://doi.org/10.14411/fp.2007.019.

46. Kennedy, C.R. Introductions, Spread and Colonization of New Localities by Fish Helminth and Crustacean Parasites in the British Isles: A Perspective and Appraisal. *J. Fish Biol.* **1993**, *43*, 287–301. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00429.x.

47. Conneely, J.J.; McCarthy, T.K. Ecological Factors Influencing the Composition of the Parasite Fauna of the European Eel, *Anguilla anguilla* (L.), in Ireland. *J. Fish Biol.* **1986**, *28*, 207–219. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05159.x.

48. Sures, B.; Knopf, K.; Würtz, J.; Hirt, J. Richness and Diversity of Parasite Communities in European Eels *Anguilla anguilla* of the River Rhine, Germany, with Special Reference to Helminth Parasites. *Parasitology* **1999**, *119*, 323–330. https://doi.org/10.1017/S0031182099004655.

49. Sures, B.; Streit, B. Eel Parasite Diversity and Intermediate Host Abundance in the River Rhine, Germany. *Parasitology* **2001**, *123*, 185–191. https://doi.org/10.1017/S0031182001008356.

50. Dezfuli, B.S.; Giari, L.; Castaldelli, G.; Lanzoni, M.; Rossi, R.; Lorenzoni, M.; Kennedy, C.R. Temporal and Spatial Changes in the Composition and Structure of Helminth Component Communities in European Eels *Anguilla anguilla* in an Adriatic Coastal Lagoon and Some Freshwaters in Italy. *Parasitol. Res.* **2014**, *113*, 113–120. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3633-7.

51. Di Cave, D.; Berrilli, F.; De Liberato, C.; Orecchia, P.; Kennedy, C.R. Helminth Communities in Eels *Anguilla anguilla* from Adriatic Coastal Lagoons in Italy. *J. Helminthol.* **2001**, *75*, 7–13. https://doi.org/10.1079/JOH200037.

52. Hermida, M.; Saraiva, A.; Cruz, C. Metazoan Parasite Community of a European Eel (*Anguilla anguilla*) Population from an Estuary in Portugal. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.* **2008**, *28*, 35–40.

53. Outeiral, S.; Alvarez, F.; Paniagua, E.; Leiro, L.; Sanmartín Durán, M. Digenean Parasites of the European Eel from Estuaries in North-West Spain. *Helminthologia* **2001**, *38*, 85–92.

54. Jousson, O.; Bartoli, P.; Pawlowski, J. Molecular Identification of Developmental Stages in Opecoelidae (Digenea). *Int. J. Parasitol.* **1999**, *29*, 1853–1858. https://doi.org/10.1016/S0020-7519(99)00124-1.

55. Levron, C.; Ternengo, S.; Marchand, B. Ultrastructure of Spermiogenesis and the Spermatozoon of *Helicometra fasciata* (Digenea, Opecoelidae). *Parasitol. Res.* **2000**, *86*, 301–310. https://doi.org/10.1007/s004360050047.

56. Dezfuli, B.S.; Lui, A.; Squerzanti, S.; Lorenzoni, M.; Shinn, A.P. Confirmation of the Hosts Involved in the Life Cycle of an Acanthocephalan Parasite of *Anguilla anguilla* (L.) from Lake Piediluco and Its Effect on the Reproductive Potential of Its Amphipod Intermediate Host. *Parasitol. Res.* **2012**, *110*, 2137–2143. https://doi.org/10.1007/s00436-011-2739-z.

57. Kennedy, C.R.; Berrilli, F.; Di Cave, D.; De Liberato, C.; Orecchia, P. Composition and Diversity of Helminth Communities in Eels *Anguilla anguilla* in the River Tiber: Long-Term Changes and Comparison with Insular Europe. *J. Helminthol.* **1998**, *72*, 301–306.

58. Norton, J.; Lewis, J.W.; Rollinson, D. Parasite Infracommunity Diversity in Eels: A Reflection of Local Component Community Diversity. *Parasitology* **2003**, *127*, 475–482. https://doi.org/10.1017/S0031182003003937.

59. Kennedy, C.R.; Moriarty, C. Long-Term Stability in the Richness and Structure of Helminth Communities in Eels, *Anguilla anguilla*, in Lough Derg, River Shannon, Ireland. *J. Helminthol.* **2002**, *76*, 315–322. https://doi.org/10.1079/JOH2002140.

60. MacArthur, R.H. Patterns of Species Diversity. *Biol. Rev.* **1965**, *40*, 510–533. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x.

61. Whittaker, R.J.; Fernández-Palacios, J.M. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*, 2nd ed.; Oxford Biology; Oxford University Press: Oxford: New York, NY, USA, 2007; ISBN 978-0-19-856612-0.

62. Køie, M. Parasites in European Eel *Anguilla anguilla* (L.) from Danish Freshwater, Brackishand Marine Localities. *Ophelia* **1988**, *29*, 93–118. https://doi.org/10.1080/00785326.1988.10430822.

63. Copley, L.; McCarthy, T.K. The First Record of the Monogenean Gill Fluke *Pseudodactylogyrus bini* (Kikuchi 1929) in Ireland, with Observations on Other Ectoparasites of River Erne Eels. *Ir. Nat. J.* **2001**, *26*, 405–413.

64. Nabil, L.; Abderrafik, M.; Boudjema, S. Biodiversité Des Parasites Chez *Anguilla anguilla* Linnaeus, 1758 Dans Le Parc National d'El Kala-Algérie. *Eur. J. Sci. Res.* **2009**, *25*, 300–309.

65. Tahri, M.; Bensaad-Bendjedid, L.; Dahel, A.; Djebbari, N.; Nouara, N.; Bensouilah, M. Site Specificity-Not Everything Is Everywhere-Case of Gill Ectoparasites of European Eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) (Park National of El Kala, Algeria). *Cah. Biol. Mar.* **2018**, *59*, 71–78. https://doi.org/10.21411/CBM.A.DF23E561.

66. Raibaut, A.; Altunel, F.N. Redescription de Ergasilus gibbus, Nordmann, 1832, Copépode Parasite Branchial de l'anguille et Remarques Sur Sa Répartition Géographique. *Bull. De La Société Des Sci. Nat. De Tunis.* **1976**, *11*, 75–80.

67. Kennedy, C.R.; Di Cave, D.; Berrilli, F.; Orecchia, P. Composition and Structure of Helminth Communities in Eels *Anguilla anguilla* from Italian Coastal Lagoons. *J. Helminthol.* **1997**, *71*, 35–40.

68. Maíllo, P.A.; Vich, M.A.; Salvadó, H.; Marqués, A.; Gracia, M.P. Parasites of *Anguilla anguilla* (L.) from Three Coastal Lagoons of the River Ebro Delta (Western Mediterranean). *Acta Parasitol.* **2005**, *50*, 156–160.

69. Mayo-Hernández, E.; Peñalver, J.; García-Ayala, A.; Serrano, E.; Muñoz, P.; Ybáñez, R.R. de Richness and Diversity of Helminth Species in Eels from a Hypersaline Coastal Lagoon, Mar Menor, South-East Spain. *J. Helminthol.* **2015**, *89*, 345–351. https://doi.org/10.1017/S0022149X14000145.

70. Gargouri-Ben Abdallah, L.; Maamouri, F. Life cycle of *Bucephalus anguillae* Spakulova, Macko, Berrilli & Dezfulli, 2002 (Digenea, Buccephalidae), a parasite of *Anguilla anguilla* (L.). *Syst. Parasitol.* **2002**, *53*, 207–217.

71. Roché, B. *Atlas des Poissons D'eau de Douce de Corse*; Diren de Corse: Bastia, France, 2001.

72. Cable, R.M.; Hunninen, A.V. Studies on Deropristis inflata (Molin), Its Life History and Affinities to Trematodes of the Family Acanthocolpidae. *Biol. Bull.* **1942**, *82*, 292–312. https://doi.org/10.2307/1538079.

73. Gibson, D.I.; Bray, R.A. The Hemiuridae (Digenea) of Fishes from the North-East Atlantic. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.* **1986**, *51*, 1–125. https://doi.org/10.5962/bhl.part.26968.

74. Dezfuli, B.S.; Volponi, S.; Beltrami, I.; Poulin, R. Intra-and Interspecific Density-Dependent Effects on Growth in Helminth Parasites of the Cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Parasitology* **2002**, *124*, 537–544. https://doi.org/10.1017/S0031182002001555.

75. García-Varela, M.; Aznar, F.J.; Rodríguez, R.P.; de León, G.P.-P. Genetic and Morphological Characterization of *Southwellina hispida* Van Cleave, 1925 (Acanthocephala: Polymorphidae), a Parasite of Fish-Eating Birds. *Comp. Parasitol.* **2012**, *79*, 192–201. https://doi.org/10.1654/4526.1.

76. Moravec, F. *Parasitic Nematodes of Freshwater Fishes of Europe*; 1st ed.; Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, The Netherlands, 1994; ISBN 978-0-7923-2172-9.

77. Lefebvre, F.; Contournet, P.; Priour, F.; Soulas, O.; Crivelli, A.J. Spatial and Temporal Variation in *Anguillicola crassus* Counts: Results of a 4 Year Survey of Eels in Mediterranean Lagoons. *Dis. Aquat. Org.* **2002**, *50*, 181–188. https://doi.org/10.3354/dao050181.

78. McGladdery, S.E. *Anisakis simplex* (Nematoda: Anisakidae) Infection of the Musculature and Body Cavity of Atlantic Herring (*Clupea harengus harengus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **1986**, *43*, 1312–1317. https://doi.org/10.1139/f86-164.

79. Shamsi, S.; Suthar, J. A revised method of examining fish for infection with zoonotic nematode larvae. *Int. J. Food Microbiol.* **2016**, *227*, 13–16. https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2016.03.023.

80. Shamsi, S.; Turner, A.; Wassens, S. Description and genetic characterization of a new *Contracaecum* larval type (Nematoda: Anisakidae) from Australia. *J. Helminthol.* **2017**, *92*, 216–222. https://doi.org/10.1017/S0022149X17000360.

81. Norton, J.; Rollinson, D.; Lewis, J.W. Patterns of Infracommunity Species Richness in Eels, *Anguilla anguilla*. *J. Helminthol.* **2004**, *78*, 141–146. https://doi.org/10.1079/JOH2003222.

82. Saraiva, A.; Antao, A.; Cruz, C. Comparative Study of Parasite Communities in European Eel *Anguilla anguilla* from Rivers of Northern Portugal. *Helminthologia* **2005**, *42*, 99.

83. Shears, J.A.; Kennedy, C.R. The Life Cycle of *Paraquimperia tenerrima*: A Parasite of the European Eel *Anguilla anguilla*. *J. Helminthol.* **2005**, *79*, 169–176. https://doi.org/10.1079/JOH2004270.

84. Buchmann, K.; Mellergaard, S.; Køie, M. *Pseudodactylogyrus* Infections in Eel—A Review. *Dis. Aquat. Org.* **1987**, *3*, 51–57. https://doi.org/10.3354/dao003051.

85. Kolar, C.S.; Lodge, D.M. Progress in Invasion Biology: Predicting Invaders. *Trends Ecol. Evol.* **2001**, *16*, 199–204. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2.

86. Egusa, S. Notes on the Culture of the European Eel (*Anguilla anguilla* L.) in Japanese Eel-Farming Ponds. *Rapp. Proc.-Verbaux Reun. Cons. Int. L'explor. Mer* **1979**, *174*, 51–58.

87. Lambert, A.; Le Brun, N.; Pariselle, A. Occurrence in France of *Pseudodactylogyrus anguilla* (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea), a gill parasite of *Anguilla anguilla* in fresh water. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **1985**, *60*, 91–92.

88. Hayward, C.J.; Iwashita, M.; Crane, J.S.; Ogawa, K. First Report of the Invasive Eel Pest *Pseudodactylogyrus bini* in North America and in Wild American Eels. *Dis. Aquat. Org.* **2001**, *44*, 53–60. https://doi.org/10.3354/dao044053.

89. Truter, M.; Hadfield, K.A.; Weyl, O.L.F.; Smit, N.J. *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin & Sproston, 1948) from the Giant Mottled Eel *Anguilla marmorata* Quoy & Gaimard, 1824, in the Phongolo River, South Africa: An Invader on the African Continent. *Parasitol. Res.* **2021**, *120*, 1247–1268. https://doi.org/10.1007/s00436-021-07071-5.

90. Kennedy, C.R.; Nie, P.; Kaspers, J.; Paulisse, J. Are Eels (*Anguilla anguilla* L.) Planktonic Feeders? Evidence from Parasite Communities. *J. Fish Biol.* **1992**, *41*, 567–580. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02684.x.

91. Skorikova, B.; Scholz, T.; Moravec, F. Spreading of Introduced Monogeneans *Pseudodactylogyrus anguillae* and *P. bini* among Eel Populations in the Czech Republic. *Folia Parasitol.* **1996**, *43*, 155–156.

92. Caillot, C.; Morand, S.; Muller-Graf, C.M.; Faliex, E.; Marchand, B. Parasites of *Dicentrarchus labrax*, *Anguilla anguilla*, and *Mugil cephalus* from a Pond in Corsica, France. *J. Helminthol. Soc. Wash.* **1999**, *66*, 95–98.

93. Buchmann, K. Microhabitats of Monogenean Gill Parasites on European Eel (*Anguilla anguilla*). *Folia Parasitol.* **1989**, *36*, 321–329.

94. Nie, P.; Kennedy, C.R. Occurrence and Seasonal Dynamics of *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin & Sproston) (Monogenea) in Eel, *Anguilla anguilla* (L.), in England. *J. Fish Biol.* **1991**, *39*, 897–900. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb04419.x.

95. Matejusová, I.; Simková, A.; Sasal, P.; Gelnar, M. Microhabitat Distribution of *Pseudodactylogyrus anguillae* and *Pseudodactylogyrus bini* among and within Gill Arches of the European Eel (*Anguilla anguilla* L.). *Parasitol. Res.* **2003**, *89*, 290–296. https://doi.org/10.1007/s00436-002-0682-8.

96. Koie, M. Parasites in Eels, *Anguilla* (L.), from Eutrophic Lake Esrum (Denmark). *Acta Parasitol. Pol.* **1988**, *33*, 89–100.

97. Moser, M.L.; Patrick, W.S.; Crutchfield, J.U., Jr. Infection of American Eels, *Anguilla rostrata*, by an Introduced Nematode Parasite, *Anguillicola crassus*, in North Carolina. *Copeia* **2001**, *2001*, 848–853. https://doi.org/10.1643/0045-8511(2001)001[0848:IOAEAR]2.0.CO;2.

98. Schneebauer, G.; Hanel, R.; Pelster, B. *Anguillicola crassus* Impairs the Silvering-Related Enhancements of the ROS Defense Capacity in Swimbladder Tissue of the European Eel (*Anguilla anguilla*). *J. Comp. Physiol. B* **2016**, *186*, 867–877. https://doi.org/10.1007/s00360-016-0994-0.

99. Currie, H.A.L.; Martin, N.F.; Garcia, G.E.; Davis, F.M.; Kemp, P.S. A Mechanical Approach to Understanding the Impact of the Nematode *Anguillicoloides crassus* on the European Eel Swimbladder. *J. Exp. Biol.* **2020**, *223*, jeb219808. https://doi.org/10.1242/jeb.219808.

100. Muñoz, P.; Peñalver, J.; Ruiz de Ybañez, R.; Garcia, J. Influence of Adult *Anguillicoloides crassus* Load in European Eels Swimbladder on Macrophage Response. *Fish Shellfish Immunol.* **2015**, *42*, 221–224. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2014.11.011.

101. Gollock, M.J.; Kennedy, C.R.; Brown, J.A. European Eels, *Anguilla anguilla* (L.), Infected with *Anguillicola crassus* Exhibit a More Pronounced Stress Response to Severe Hypoxia than Uninfected Eels. *J. Fish Biol.* **2005**, *28*, 429–436. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2005.00649.x.

102. Kirk, R.S. The Impact of *Anguillicola crassus* on European Eels. *Fish. Manag. Ecol.* **2003**, *10*, 385–394. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2003.00355.x.

103. Moravec, F.; Nagasawa, K.; Miyakawa, M. First Record of Ostracods as Natural Intermediate Hosts of *Anguillicola crassus*, a Pathogenic Swimbladder Parasite of Eels *Anguilla* spp. *Dis. Aquat. Org.* **2005**, *66*, 171–173. https://doi.org/10.3354/dao066171.

104. Tahri, M. Étude comparative de l'infestation de l'anguille européenne *Anguilla anguilla* par *Anguillicoloïdes crassus* dans deux biotopes de salinité différente. *Hydroécol. Appl.* **2023**, *23*, 1. https://doi.org/10.1051/hydro/2022001.

105. Nielsen, M.E. Infection Status of the Swimbladder Worm, *Anguillicola crassus* in Silver Stage European Eel, *Anguilla anguilla*, from Three Different Habitats in Danish Waters. *J. Appl. Ichthyol.* **1997**, *13*, 195–196. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1997.tb00121.x.

106. Cakic, P.; Stojanovski, S.; Kulišić, Z.; Hristovski, N.; Lenhardt, M. Occurrence of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) in Eels of Lake Ohrid, Macedonia. *Acta Vet.* **2002**, *52*, 163–168. https://doi.org/10.2298/avb0203163c.

107. Schabuss, M.; Konecny, R.; Belpaire, C.; Schiemer, F. Endoparasitic Helminths of the European Eel, *Anguilla anguilla*, from Four Disconnected Meanders from the Rivers Leie and Scheldt in Western Flanders, Belgium. *Folia Parasitol.* **1997**, *44*, 12–18.

108. Audenaert, V.; Huyse, T.; Goemans, G.; Belpaire, C.; Volckaert, F.a.M. Spatio-Temporal Dynamics of the Parasitic Nematode *Anguillicola crassus* in Flanders, Belgium. *Dis. Aquat. Org.* **2003**, *56*, 223–233. https://doi.org/10.3354/dao056223.

109. Schabuss, M.; Kennedy, C.R.; Konecny, R.; Grillitsch, B.; Schiemer, F.; Herzig, A. Long-Term Investigation of the Composition and Richness of Intestinal Helminth Communities in the Stocked Population of Eel, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria. *Parasitology* **2005**, *130*, 185–194.

110. Hoglund, J.; Andersson, J. Prevalence and Abundance of *Anguillicola crassus* in the European Eel (*Anguilla anguilla*) at a Thermal Discharge Site on the Swedish Coast. *J. Appl. Ichthyol.* **1993**, *9*, 115–122. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.1993.tb00533.x.

111. Gargouri Ben Abdallah, L.; Maamouri, F. Spatio-Temporal Dynamics of the Nematode *Anguillicola crassus* in Northeast Tunisian Lagoons. *Comptes Rendus Biol.* **2006**, *329*, 785–789. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2006.07.005.

112. Habbechi, B.H.; Kraiem, M.M.; Élie, P. Study of European eel (*Anguilla anguilla* L., 1758) contamination by *Anguillicoloides crassus* in some Tunisian hydrosystems: Its impacts on growth parameters. *Cybium* **2012**, *36*, 417–433.

113. 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. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03855.x.

114. Benajiba, M.H.; Silan, P.; Marquès, A.; Bouix, G. Protozoaires et Métazoaires Parasites de l'anguille *Anguilla anguilla*, L. 1758 : Structures Temporelles de Leurs Populations Dans Une Lagune Méditerranéenne. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* **1994**, *15*, 141–149.

Chapitre 4 : Le cas des vairons du genre *Phoxinus*

Unclear host taxonomy hinders parasite study: An up-to-date checklist of the protozoan and metazoan parasites of *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae)

Anaïs Esposito[1,*], Gaël P.J. Denys[2,3], Joséphine Foata[1], Yann Quilichini[1]

Esposito A, Denys GPJ, Foata J, Quilichini Y. Unclear host taxonomy hinders parasite study: An up-to-date checklist of the protozoan and metazoan parasites of *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae**)**. Soumis dans Journal of Fish Biology.

Multiple introduction pathways of non-native *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae) in Corsica revealed by its hidden diversity and their parasites

Anaïs Esposito[1,*], Gaël P.J. Denys[2,3], Vincent Haÿ[2,3], Quentin Godeaux[1], Joséphine Foata[1], Yann Quilichini[1]

Esposito A, Denys GPJ, Haÿ V, Godeaux Q, Foata J, Quilichini Y. Multiple introduction pathways of non-native *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae) in Corsica revealed by its hidden diversity and their parasites. En cours de révision après corrections majeures dans Biological Invasions.

[1]Unité Mixte de Recherche Sciences Pour l'Environnement (UMR 6134 CNRS – Université de Corse Pascal Paoli), 20250 Corte, France

[2]Unité d'Appui à la Recherche Patrimoine naturel – Centre d'expertise et de données (UMS 2006 OFB – CNRS – MNHN – IRD), Muséum national d'Histoire naturelle, 36 rue Geoffroy-Saint-Hilaire CP 41, 75005 Paris, France

[3]Unité Mixte de Recherche Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (UMR 8037 BOREA – MNHN, CNRS, IRD, SU, UCN, UA), 57 rue Cuvier CP26, 75005 Paris, France.

Organisation du chapitre

Le travail mené sur les vairons du genre *Phoxinus* a conduit à la rédaction de deux articles qui sont présentés ci-après. Le premier est constitué d'une checklist des parasites signalés chez ces poissons et d'une proposition de réassignation à leur espèce-hôte. Le second article concerne la détermination spécifique des *Phoxinus* de Corse et l'étude de leurs parasites. Ces travaux font suite à des données obtenues dans le cadre de la campagne multi-espèces menée en 2021 et dont les principaux résultats, non inclus dans les publications, sont présentées en annexe (Annexe 6).

Unclear host taxonomy hinders parasite study: An up-to-date checklist of the protozoan and metazoan parasites of *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae)

Résumé

Les vairons du genre *Phoxinus* (Cypriniformes : Leuciscidae) sont des poissons dulçaquicoles de petite taille dont l'aire de répartition s'étend sur l'Eurasie. La taxonomie de ce genre a bénéficié d'un gain d'intérêt il y a une quinzaine d'année, et est encore actuellement en cours d'exploration, avec des descriptions fréquentes d'espèces nouvelles. En raison de leur utilisation comme appât pour la pêche au vif, ces poissons sont fréquemment introduits en dehors de leur aire de répartition native. Avant que ce genre ne fasse l'objet d'une attention poussée de la part des taxonomistes, les études menées sur la biologie et l'écologie de ces poissons étaient présentées comme ayant été menées sur le vairon de la Manche *Phoxinus phoxinus*, une espèce alors considérée ubiquiste, mais dont on sait aujourd'hui que son aire de répartition est restreinte aux bassins du Rhin, de la Meuse, de la Seine et de la Tamise, et à l'Irlande où il a été introduit.

Il n'y a pour l'instant pas de checklist des parasites recencés chez ce genre, un document qui serait pourtant utile comme point de comparaison pour les études futures. Le travail présenté ici est donc le résultat d'une étude bibliographique sur les vairons du genre *Phoxinus*. **Les progrès récents concernant la taxonomie de ce genre et la répartition géographique des espèces nous a permis de proposer une réassignation des parasites à leurs hôtes respectifs**. Ces poissons hébergent ainsi une grande diversité de parasites Protozoa et Metazoa, qui étaient jusqu'il y a peu attribués à *P. phoxinus* en raison de la taxonomie non-résolue et des espèces cryptiques du genre. **L'effort de recherche en parasitologie sur ces poissons s'est révélé geographiquement inégal.** En effet, deux espèces ont été bien plus étudiées que le reste du genre : *Phoxinus* sp. 7 *sensu* Palandačić et al. 2017 (Nord de l'Europe) et *P. phoxinus* (ouest de

l’Europe). A l’opposé, nous avons pu mettre en evidence des lacunes dans la connaissance des parasites chez de nombreuses espèces.

Une identification fiable de l’hôte étant primordiale en parasitologie, une identification moléculaire des *Phoxinus* devrait être réalisée lors de l’étude de leurs parasites. Une augmentation de l'effort de recherche en parasitologie chez les espèces de ce genre pour l’instant négligées e.g., *P. lumaireul*, *P. colchicus*, *P. bigerri*, *P. karsticus* ou *P. krkae*, conduira très probablement à une augmentation de la diversité parasitaire connue chez le genre *Phoxinus*. **Un tel effort pourrait permettre à de futures recherches de révéler des préférences spécifiques de la parasitofaune de ces poissons d'eau douce, en particulier parmi les genres de parasites largement répandus tels que *Gyrodactylus* et *Diplostomum*.** L'exploration actuelle de la diversité des *Phoxinus* pourrait en outre s'avérer précieuse pour la conservation de l'Unionidae *Unio crassus*, menacé par la modification de son habitat, la pollution, la prédation par des espèces envahissantes et le réchauffement climatique. Il ne fait aucun doute que, dans les années à venir, les méthodes moléculaires devraient permettre de découvrir des spécificités d'hôte jusqu'ici inconnues pour les parasites des vairons *Phoxinus*. Ces spécificités pourraient même devenir des outils d'évaluation des voies d'introduction de ces poissons, car les parasites sont déjà utilisés avec succès pour répondre à ce type de problématiques.

Mots-clés : Complexe *Phoxinus*, parasites, introduction d’espèce, réassignation spécifique, lacune de connaissance.

1. Introduction

Small freshwater minnows of the genus *Phoxinus* Rafinesque, 1820 (Teleostei: Leuciscidae) are cryophilic and rheophilic species spanning a wide range of habitats throughout Eurasia (Freyhof and Kottelat 2007; Keith et al. 2020). The total number of *Phoxinus* species is yet to be determined as this genus' taxonomy is still being explored following advances in molecular tools (e.g., Palandačić et al. 2015, 2017; Bogutskaya et al. 2020, 2023; Denys et al. 2020; Turan et al. 2023). Several difficulties are encountered in the species delineation in this genus: (1) this genus is an example of cryptic diversity highlighted by molecular data (Kottelat 2007; Palandačić et al. 2017; Vucić et al. 2018; Corral-Lou et al. 2019; Denys et al. 2020; Turan et al. 2023; Bogutskaya et al. 2023; Bayçelebi et al. 2024), (2) there is phenotypic diversity within the genetic lineages (Bianco and De Bonis 2015; Collin and Fumagalli 2015; Ramler et al. 2017; Bogutskaya et al. 2020), (3) in Europe, the distribution of lineages and species tend not to follow zoogeographical patterns and to cross drainage basins boundaries (Palandačić et al. 2015, 2017, 2020, 2022; Corral-Lou et al. 2019; Denys et al. 2020; Garcia-Raventós et al. 2020; De Santis et al. 2021), (4) different genetic lineages were shown to produce hybrids under natural conditions (Palandačić et al. 2015, 2017; Corral-Lou et al. 2019), and (5) the resulting management of minnows – if there is any – was further blurred by numerous anthropogenic introduction events. Introductions have been documented for several species and are reported to result from the use of *Phoxinus* minnows as live bait for trout angling (Miró and Ventura 2015; Corral-Lou et al. 2019; Palandačić et al. 2020, 2022; De Santis et al. 2021), even if the study of the mosaic-like distribution created through translocations is still at its very beginning.

As interest in *Phoxinus* taxonomy has only arisen in the last 15 years (Kottelat 2007; Palandačić et al. 2017, 2020, 2022; Corral-Lou et al. 2019; Bogutskaya et al. 2020, 2023; Denys et al. 2020; Garcia-Raventós et al. 2020; De Santis et al. 2021; Turan et al. 2023; Kusznierz et al. 2023; Bayçelebi et al. 2024), studies focusing on the biology and ecology of these fish mostly mention *Phoxinus phoxinus* Linnaeus, 1758. This species was thought to be ubiquitous while it is known today that it is only native to the Seine, Meuse, Thames and Rhine drainage basins. As an example, parasite records were attributed to *P. phoxinus* from as far as Russia and Mongolia (Ergens and Dulmaa 1967; Dorovskikh and Stepanov 2008; Boutorina and Reznik 2015; Lumme et al. 2017). As a result of these confusions, numerous parasite-host records for this genus outside of the four previously mentioned drainages basins, or in Ireland where it has been

introduced, are most likely incorrectly attributed to a different species than the one actually studied.

The introduction of non-native fish species, such as those documented for *Phoxinus* minnows, impacts both native species and ecosystems, with effects ranging from interaction alterations (increased predation pressure, increased prey availability, competition for trophic resource) and habitat modifications to genetic impacts (via hybridization and introgression) (Cucherousset and Olden 2011; Ribeiro and Leunda 2012; Witkowski and Grabowska 2012; Ellender and Weyl 2014; Tadese and Wubie 2021). An additional consequence is the possibility of co-introducing associated parasites and pathogens along with the introduced host species (Taraschewski 2006; Ribeiro and Leunda 2012; Ellender and Weyl 2014; Goedknegt et al. 2016; Tadese and Wubie 2021). Such co-introduction phenomena arise frequently and may have a severe impact on native host species as a lack of co-evolution between non-native parasites and native hosts may lead to a lack of efficient immune response to the non-native pathogen (Lambert 1997; Prenter et al. 2004; Taraschewski 2006; Gozlan 2008; Peeler et al. 2011). Such impacts can be difficult to assess when host species introductions go unnoticed, as can be the case with cryptic species such as *Phoxinus* minnows.

Another limitation is the lack of a baseline with which to compare recent findings. To date, a comprehensive checklist of the protozoan and metazoan parasites occurring in the genus *Phoxinus* has yet to be published. The most comprehensive lists are confined to specific countries (United Kingdom, Ireland and Poland) or parasite taxa, and an up-to-date checklist of *Phoxinus* parasite fauna is lacking (Kennedy 1974; Prost 1974; Holland and Kennedy 1997). The most complete and accessible list recorded a total of 32 parasite species in *Phoxinus phoxinus* in Great Britain and Ireland (Kennedy 1974).

The aim of the present literature survey was to summarize available data on the parasite fauna of minnows in an updated and comprehensive checklist able to serve as a baseline for future comparisons and analyses, to reassign parasite records incorrectly attributed to *P. phoxinus*, and to suggest research perspectives for the near future, taking into account the origin and genetic identity of *Phoxinus* hosts.

2. Material and methods

2.1. *Phoxinus* species reassignment

In order to address the issue of *Phoxinus* taxonomy, host species were reassigned following the distribution range according to Table 17 based on the most recent studies.

Table 17. List of *Phoxinus* species and lineages and their distribution areas according to Fricke et al. (2023) and Palandačić et al. (2017)

Phoxinus species	Distribution area	Source
Phoxinus abanticus Turan, Bayçelebi, Özuluğ, Gaygusuz & Aksu, 2023	Asia Minor: Lake Abant basin, Filyos River drainage basin (Turkey)	(Turan et al. 2023; Çiçek et al. 2023)
Phoxinus bigerri Kottelat, 2007	Southwestern Europe: Adour, Leyre and Ebro basins (France and Spain); introduced in the Aude and Garonne River drainages basins (France), as well as in Galicia and Duero River basin (Spain)	(Kottelat 2007; Corral-Lou et al. 2019; Denys et al. 2020)
Phoxinus brachyurus Berg, 1912	North Asia: Ili basin (Kazakhstan)	(Mitrofanov et al. 1987; Zhang and Zhao 2016)
Phoxinus chrysoprasius (Pallas, 1814)	Southeast Europe: Salhir River drainage (Crimea)	(Bogutskaya et al. 2023; Dyldin et al. 2023)
Phoxinus colchicus Berg, 1910	Caucasian Black Sea basin (Georgia, Russia and Turkey)	(Turan et al. 2023; Dyldin et al. 2023; Çiçek et al. 2023)
Phoxinus csikii Hankó, 1922	Europe: Danube River system: from the Balkans to Germany, and the upper Rhine basin west to Swiss lakes; introduced in the lower and middle Rhine (Germany, Netherlands, France) and northern Italy	(Palandačić et al. 2017, 2020, 2022; Denys et al. 2020; De Santis et al. 2021; Alexander and Seehausen 2021)
Phoxinus dragarum Denys, Dettaï, Persat, Daszkiewicz, Hautecoeur & Keith, 2020	Western Europe: Garonne River basin (France); introduced in Corsica (France), the Ebro and Guadalquivir drainage basin (Spain)	(Denys et al. 2020)
Phoxinus fayollarum Denys, Dettaï, Persat, Daszkiewicz, Hautecoeur & Keith, 2020	Western Europe: Loire River basin and Sèvre Niortaise catchment (France); introduced in Garonne and Rhône River basins (France)	(Denys et al. 2020)
Phoxinus grumi Berg, 1907	East Asia: Turfan Lake, Xinjiang Province (China)	(Zhang and Zhao 2016)
Phoxinus isetensis Georgi, 1775	North Asia: Arctic Ocean basin, from Murman coast to East Siberian Sea basin (Kolyma drainage); rivers of northern and western Sea of Okhotsk drainage (Ola and Uda rivers), rivers of Peter the Great Bay drainage, probably Amur River basin and northwestern Sakhalin Island (Russia)	(Dyldin et al. 2023)
Phoxinus issykkulensis Berg, 1912	Central Asia: Lake Issyk-Kul (Kyrgyzstan)	(Berg 1949)
Phoxinus karsticus Bianco & De Bonis, 2015	Southeastern Europe: Skadar Lake drainage (Bosnia-Herzegovina)	(Bianco and De Bonis 2015; Palandačić et al. 2017)

Phoxinus species	Distribution area	Source
Phoxinus krkae Bogutskaya, Jelić, Vucić, Jelić, Diripasko, Stefanov & Klobučar, 2019	Southeastern Europe: upper Krka River drainage, Knin Valley (Croatia)	(Bogutskaya et al. 2020)
Phoxinus lumaireul (Schinz, 1840)	Southeastern Europe: North Adriatic Sea basin and middle Danube drainage (Italy, Slovenia, Croatia and Bosnia and Herzegovina)	(Kottelat 2007; Palandačić et al. 2017; Lorenzoni et al. 2019; Ćaleta et al. 2019)
Phoxinus marsilii Heckel, 1836	Europe: middle and lower Danube drainage (Austria, Hungary and Croatia)	(Palandačić et al. 2017; Ćaleta et al. 2019)
Phoxinus phoxinus Linnaeus, 1758	Western Europe: Rhine, Meuse and Seine River drainages, coastal catchments of Normandy and English Channel and Thames River drainage (France, Germany, England). Introduced in Italy, Corsica and Ireland.	(Palandačić et al. 2017, 2020, 2022; Denys et al. 2020)
Phoxinus poljakowii Kessler, 1879	Central Asia: Lake Balkhash (Kazakhstan)	(Mitrofanov et al. 1987)
Phoxinus radeki Bayçelebi et al. 2024	Asia Minor: Ergene River, Aegean Sea Basin (Turkey)	(Bayçelebi et al. 2024)
Phoxinus septimaniae Kottelat, 2007	Western Europe: Rhône River basin and the French coastal Mediterranean catchments (France); introduced to the Roya and Rhine River drainages (France, Germany and Catalonia, Spain) and alpine lakes (Italy, Switzerland)	(Palandačić et al. 2017, 2022; Corral-Lou et al. 2019; Denys et al. 2020; De Santis et al. 2021; Alexander and Seehausen 2021)
Phoxinus strandjae Drensky, 1926	Southeastern Europe: Black Sea watersheds, Bulgaria and Istanbul and Kirklareli Provinces (Turkey)	(Palandačić et al. 2017; Çiçek et al. 2023)
Phoxinus strymonicus Kottelat, 2007	Southeastern Europe: Struma River basin (Macedonia, Greece and probably Bulgaria)	(Freyhof and Kottelat 2007; Barbieri et al. 2015; Palandačić et al. 2017)
Phoxinus tchangi Chen, 1988	East Asia: Weifen River (northern China)	(Chen 1988)
Phoxinus tumensis Luo, 1996	East Asia: northern China	(Zhang and Zhao 2016; Dyldin and Orlov 2016)
Phoxinus ujmonensis Kaschenko, 1899	Central and east Asia: Mongolia, China, Kazakhstan and Russia	(Kottelat 2006; Romanov et al. 2017; Dyldin et al. 2023)
Phoxinus cf. morella (Leske, 1774)	Central Europe: Elbe River drainage (Czech Republic and Germany)	(Palandačić et al. 2017, 2020, 2022)
Phoxinus sp. 1	South Europe: Neretva and middle Danube drainage (Bosnia Herzegovina)	(Palandačić et al. 2017)
Phoxinus sp. 2	South Europe: Plavsko Lake (Montenegro)	(Palandačić et al. 2017)
Phoxinus sp. 3	South Europe: Drina River, middle Danube drainage (Bosnia Herzegovina)	(Palandačić et al. 2017)
Phoxinus sp. 5	South Europe: Ohrid Lake basin (Macedonia)	(Palandačić et al. 2017)
Phoxinus sp. 7	North Europe: North England, Baltic Sea basin, Caspian Sea basin.	(Palandačić et al. 2017)

2.2. Compilation of parasitological bibliographical records

The checklist was compiled from existing reports retrieved from the available literature. Considered articles were published in international journal indexed by Web of Science and Scopus. Only articles published in English were included. The search date range was not limited by a starting date and ran to 13 March 2022, the date on which the search was carried out. The keywords used were '*Phoxinus phoxinus*' AND Parasit*, with the '*' in search terms representing the wildcard symbol used to broaden the search to words starting with the same letters. The same search terms were used to retrieve any article that would have been focusing on other *Phoxinus* species (Table 17). Duplicates and inaccessible articles were excluded. Titles and abstracts of 121 articles were reviewed and only articles and previous checklists focusing on parasites reported from *Phoxinus* were compiled. This selection resulted in the inclusion of 62 publications. The bibliography of selected articles was then carefully checked and relevant and accessible references were added (25 additional documents out of 143 inspected publications) for a total of 87 retrieved publications (Figure 27). Data were compiled to allow the checklist to provide a detailed overview of parasites reported to date, their localities, as well as, when available, the number of analyzed individual hosts and the prevalence, abundance and intensity of infection. The recorded parasites are arranged by phylum and, when appropriate, by class, family and genus. Species within a genus are ordered alphabetically. Each species record is accompanied, when available in the source document, by the corresponding developmental stage, infected organs, habitat type, locality and country. The recorded countries are listed alphabetically.

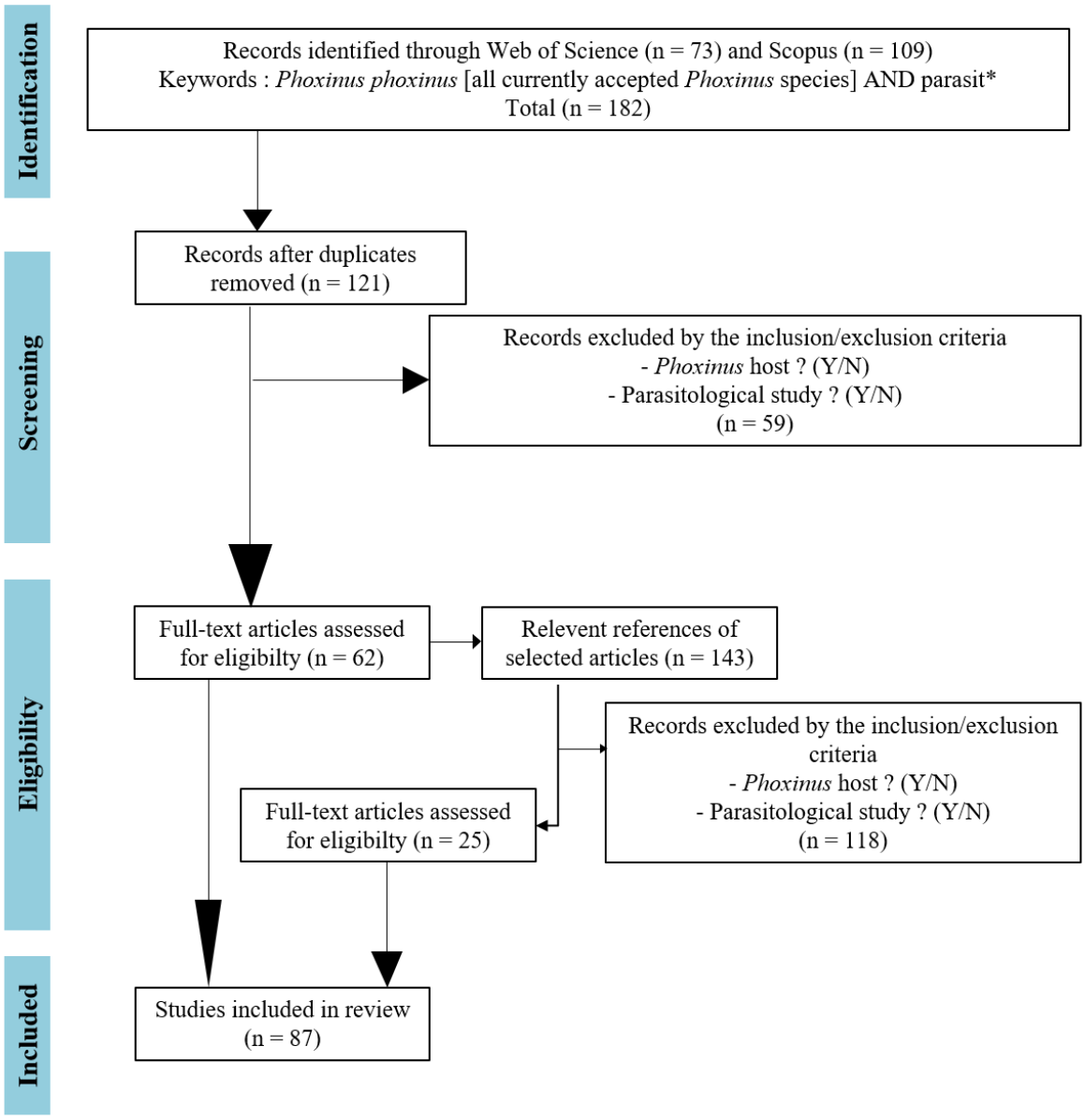


Figure 27. Workflow diagram used for the bibliographical search as defined in the PRISMA methodology, according to Moher et al. (2015)

3. Results

The results of the present checklist should be interpreted in the light of the following limitation: the host species indicated in the checklist is the one reported in the source publication (Table 18). However, the taxonomy of the genus *Phoxinus* is still not thoroughly understood and authors have reported parasites from minnows identified as *P. phoxinus* that are most likely other *Phoxinus* species. Among all *Phoxinus* species used to search bibliographical databases, only *P. phoxinus* allowed retrieval of a substantial number of publications, and only one

publication dealing with the parasite fauna of *P. septimaniae* was retrieved, which had already been obtained with the previous search. Considering all records from *Phoxinus* spp., a total of 115 parasite species/taxa encompassing 8 phyla, 14 classes and 39 families were recorded from 17 countries in Eurasia. The Protozoa parasites consists of the Ciliophora classes Oligohymenophorea (14 species) and Phyllopharyngea (1 species) and the Euglenozoa Kinetoplasta (2 species). The Metazoa parasites encompass the Acanthocephala Eoacanthocephala (1 species) and Palaeacanthocephala (2 species), the Arthropoda Copepoda (2 species) and Ichthyostraca (1 species), the Cnidaria Myxozoa (18 species), the Mollusca Bivalvia (3 species), the Nematoda Chromadorea (12 species) and Enoplea (3 species), and the Platyhelminthes Cestoda (6 species), Monogenea (34 species) and Trematoda (16 species) (Figure 28). Among macroparasites, Monogenea, Trematoda and Nematoda are the most species-rich taxa. *Philometra ovata* (Zeder, 1803) and *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) are the most widely distributed Nematoda, with their presence being reported in five countries each. The Monogenea *Gyrodactylus* is the most diversified genus to be reported from *Phoxinus* minnows in Eurasia, with 25 species. Several *Gyrodactylus* are reported from a relatively wide geographical range: *Gyrodactylus macronychus* Malmberg, 1957 (7 countries), *Gyrodactylus aphyae* Malmberg, 1957 (6 countries), *Gyrodactylus laevis* Malmberg, 1957, *Gyrodactylus pannonicus* Molnár, 1968 and *Gyrodactylus phoxini* Malmberg, 1957 (5 countries each), and *Gyrodactylus limneus* Malmberg, 1957 and *Gyrodactylus magnificus* Malmberg, 1957 (4 countries each). The most abundant parasite compiled in the checklist are the metacercariae of *Diplostomum phoxini*, with the highest reported intensity of infection being 2265 individuals in the brain of a *Phoxinus* minnow from Lake Obersee in Switzerland (Müller 1995). This species is also among the most prevalent, with the percentage of infected individuals often reaching 100%, and among the most widely distributed, with its presence reported from 7 countries from northern, western and southern Europe.

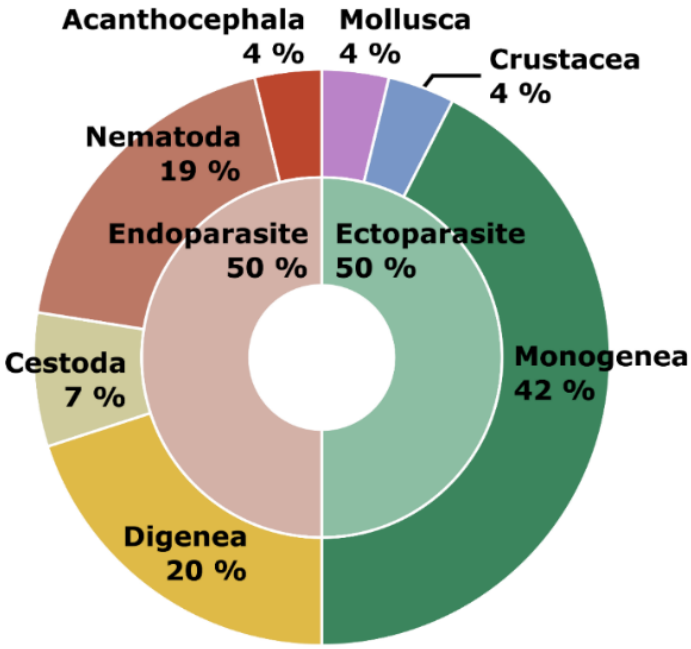


Figure 28. Taxonomic composition of Metazoa macroparasites reported from *Phoxinus* minnow

In order to resolve the issue of host taxonomy, *Phoxinus* species were reassigned. This allowed the assignment of parasite records to *Phoxinus* sp. 7 *sensu* Palandačić et al. 2017 in the Baltic and North Sea basins (excluding the North Sea Southern coast), *Phoxinus marsilii* Heckel, 1836 in the middle Danube drainage basin), *P. phoxinus* in the Rhine and North Sea basins, *P. septimaniae* in Mediterranean coastal streams, *P. csikii* in the Rhine drainage, *P. cf. morella* in the Elbe and Danube drainages, *P. lumaireul* in the North Adriatic Sea basin and *P. ujmonensis* in Mongolia (Figure 29a, b). According to the reassignment, the highest parasite diversity would be recorded for *Phoxinus* sp. 7 (41 parasite species), and for *P. phoxinus* (31 parasite species) (Supplementary Data 1 – *ces données supplémentaires sont présentées en annexe du present manuscrit, Annexe 7*). Northern Europe shows the highest concentration (almost half) of parasite records for *Phoxinus* minnows, with numerous host-parasite associations reported from the UK, Finland and Norway (Figure 30a). With approximately a third of total records, Eastern Europe was also well-studied. Southern and Western Europe were comparatively under-studied, as was Eastern Asia. Concerning *Phoxinus* hosts species, *Phoxinus* sp. 7 *sensu* Palandačić et al. (2017) would have attracted the most attention from parasitological research and had the highest number of records (Figure 30b), followed by *P. phoxinus*. *Phoxinus cf. morella*, *P. lumaireul* and *P. marsilii* would have attracted less attention among studied species. Numerous species (e.g., *Phoxinus fayollarum* Denys, Dettaï, Persat, Daszkiewicz, Hautecoeur & Keith, 2020, *Phoxinus grumi* Berg, 1907, *Phoxinus isetensis* Georgi, 1775 and *Phoxinus*

poljakowii Kessler, 1879) appeared to have never been the subject of parasitological studies and thus do not appear in Figure 30b.

Table 18. Checklist of Protozoa and Metazoa parasites of *Phoxinus* minnows. Parasites are ordered by phylum, class and family. Species within families are arranged alphabetically. Each record is listed along with, when available, its developmental stage, infection site, the natural or experimental status of the infection, the locality, country, number of examined hosts (*n*), prevalence (P), mean intensity (MI) and mean abundance (MA) ranges. The reference is listed for each record. The parasite and host species listed are the currently accepted names of the species indicated in the reference documents, according to the World Register of Marine Species (WoRMS) database. When a synonym was used in the source reference, it is indicated between parentheses, after the currently accepted name. Dashes "-" indicate data unavailable from source publications. The numbers provided in the column "*Nb* Map" are the sites reported in Figure 29

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Phylum Ciliophora Class Oligohymenophorea Family Epistylididae													
Apiosoma campanulatum (Timofeev in Shulman, 1962) Lom, 1966	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Apiosoma phoxini Lom, 1966	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Apiosoma piscicolum Blanchard, 1885	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Apiosoma sp. Blanchard, 1885	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
Epistylis phoxini	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Family Ichthyophthiriidae													
Ichthyophthirius multifiliis Fouquet, 1876	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Phoxinus phoxinus*	-	-	-	-	UK	-	-	-	-	-	Several references in (Kennedy 1974)
Family Trichodinidae													

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Paratrichodina incisa, possible misspelling of *Paratrichodina incissa* (Lom, 1959) Lom, 1963	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Paratrichodina incissa (Lom, 1959) Lom, 1963	*P. phoxinus*	-	-	Gills	Natural	-	-	-	-	-	-	-	(Lom and Haldar 1977)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
Paratrichodina phoxini Lom, 1963	*P. phoxinus*	*Phoxinus marsilii*	-	Renal tubules	Natural	Morávka water-supply reservoir	Czech Republic	3	-	-	-	-	(Rehulka et al. 2020)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Trichodina acuta Lom, 1961	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	Skin or Fins	Natural	Castle Semple Water	UK	4	-	-	-	-	(Gaze and Wootten 1998)
Trichodina intermedia Lom, 1960	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Gills, Skin	Natural	Castle Semple Water, Lake Bala, Allt Loin, River Almond	UK	4, 5, 6, 7	-	-	-	-	(Gaze and Wootten 1998)
Trichodina mira Kaschkovsky, 1974	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Trichodina reticulata Hirschmann and Partsch, 1955	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	-	-	-	UK	-	-	-	-	-	(Kane 1966) in (Kennedy 1974)
Trichodia sp. (possible misspelling for *Trichodina* sp.)	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	-	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
Trichodina sp. Ehrenberg, 1830	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	-	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Powell 1966; Chubb 1970) in (Kennedy 1974)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.9-1.3	(Cruz et al. 2022)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Family Urceolariidae													
Tripartiella copiosa (Lom, 1959) Raabe, 1963	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Class Phyllopharyngea Family Trichophryidae													
Capriniana sp. Strand, 1928	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
Phylum Euglenozoa Class Kinetoplasta Family Trypanosomatidae													
Trypanosoma cobitis Mitrophanow, 1883	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	Blood	Natural	River Lee	UK	11	87	20	-	-	(Letch 1979)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	Blood	Natural	River Lee	UK	11	88	18	-	-	(Letch and Ball 1979)
Trypanosoma sp. Gruby, 1843	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Lake Windermere	UK	12	-	-	-	-	(Hawking 1957) in (Kennedy 1974)
Phylum Acanthocephala Class Eoacanthocephala Family Neoechinorhynchidae													
Neoechinorhynchus rutili (Müller, 1780) Hamann in Stiles & Hassall, 1905	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	Intestine	Natural	Brook Kuusoja, Brook Uuronpuro	Finland	13	-	-	-	-	(Kekäläinen et al. 2011)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.07	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7-53.3	-	0.07-0.8	(Dorovskikh and Stepanov 2009)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	Stomach, Intestine	Natural	Frongoch Lake	UK	14	650	16.5			(Bibby 1972)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	-	-	-	UK	-	-	-	-	-	Several references in (Kennedy 1974)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.2-0.7	(Cruz et al. 2022)
Class Palaeacanthocephala Family Echinorhynchidae													
Echinorhynchus truttae Schrank, 1788	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	-	Ireland	-	-	-	-	-	(Kane 1966) in (Holland and Kennedy 1997)
Family Pomphorhynchidae													
Pomphorhynchus laevis (Zoega in Müller, 1776) Porta, 1908	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Boyne catchment	Ireland	15	-	-	-	-	(Kane 1966) in (Holland and Kennedy 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Corrib catchment	Ireland	16	-	-	-	-	(Conneely and McCarthy 1984) in (Holland and Kennedy 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus marsilii*	-	Alimentary tract	Natural	Small Vihorlat Lake	Slovakia	17	129	88.9	6.6 (1-29)	-	(Dudiňák and Špakulová 2003)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	-	-	-	UK	-	-	-	-	-	Several references in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	Natural	River Culm	UK	18	-	-	-	-	(Kennedy 1999)
Phylum Arthropoda Class Copepoda Family Ergasilidae													
Ergasilus briani Markevich, 1933	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Ergasilus sieboldi von Nordmann, 1832	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.2-0.9	(Cruz et al. 2022)
Class Ichthyostraca													
Family Argulidae													
Argulus foliaceus (Linnaeus, 1758)	*P. septimaniae*	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.5	(Cruz et al. 2022)
Phylum Cnidaria													
Class Myxozoa													
Family Chloromyxidae													
Chloromyxum carassii Achmerov, 1960	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Chloromyxum phoxini Quadri, 1962	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	Pansporoblast, Spores	Gall bladder	Natural	Lake Windermere	UK	12	15	6.7	-	-	(Qadri 1962)
Family Myxidiidae													
Myxidium macrocapsulare Auerbach, 1910	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7	-	0.07	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
Myxidium rhodei Lèger, 1905	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.07-1.33	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7-20	-	0.07-1.27	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Plasmodia	Kidney	Natural	River Tyne	UK	19	1825	0.1	-	-	(Longshaw et al. 2005)
Myxobolus bramae Reuss 1906	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.2	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	20	-	0.27	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Plasmodia	Gills (intralamellar)	Natural	River Derwent, River Tees	UK	20, 21	1825	0.2	-	-	(Longshaw et al. 2005)
Myxobolus buckei Longshaw and Feist, 2003 (uncertain)	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	UK	-	1798	-	-	-	(Longshaw et al. 2003)
Myxobolus cybinae Mitenev, 1971	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7	-	0.13	(Dorovskikh and Stepanov 2009)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Myxobolus dogieli Bykhovskaya-Pavlovskaya & Bykhovski, 1940	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Myxobolus ellipsoides Thélohan, 1892	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Myxobolus lomi Donets and Kulakovskaya in Shulman, 1962	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13-1.73	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	20-26.7	-	0.47-0.67	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Myxobolus mongolicus Pronin, 1973	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Myxobolus muelleri Bütschli, 1882	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Myxobolus musculi Keysselitz, 1908	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13-0.33	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7-26.7	-	0.13-0.33	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Plasmodia	Skeletal musculature	Natural	River Aire, River Calder, River Dearne, River Derwent, River Don, River Nidd, River Ouse, River Swale, River Tees, River Tyne, River Ure, River Wear, River Wharfe	UK	19, 20, 21, 22	1825	35	-	-	(Longshaw et al. 2005)
Myxobolus sp.	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Loch Leven	UK	23	-	-	-	-	(Campbell 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Fran Goch	UK	14	-	-	-	-	Pers. Comm. in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Kidney	Natural	-	UK	-	1825	-	-	-	(Longshaw et al. 2005)
Zschokkella nova Klokacheva, 1914	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Extrasporogonic type 1	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	Kidney tubule and urinary bladder epithelial cells (intracellular)	Natural	River Derwent, River SwaleTees	UK	22	1825	0.1	-	-	(Longshaw et al. 2005)
Plasmodial type 1	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	Kidney tubule and urinary bladder lumen	Natural	River Aire, River Derwent, River Nidd, River Swale, River Ure, River Wharfe	UK	22	1825	0.5	-	-	(Longshaw et al. 2005)
Family Saccosporidae													
Buddenbrockia sp. Schröder, 1910	*P. phoxinus*	*Phoxinus csikii*	-	Kidney	Experimental	-	Austria	Not Applicable	-	-	-	-	(Grabner and El-Matbouli 2010)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Phylum Mollusca Class Bivalvia Family Unionidae													
Anodonta anatina (Linnaeus, 1758)	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	Glochidia	Gills	Experimental	-	Finland	Not Applicable	-	-	-	-	(Kekäläinen et al. 2014b)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus csikii* or *Phoxinus cf. morella*	Glochidia	Gills	Experimental	-	Germany	Not Applicable	-	-	-	-	(Beggel and Geist 2015)
Unio crassus Philipsson, 1788	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus csikii* or *Phoxinus cf. morella*	Glochidia	Gills	Experimental	-	Germany	Not Applicable	-	-	-	-	(Denic et al. 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus cf. morella* or *Phoxinus marsilii*	Glochidia	Gills	Experimental	-	Czech Republic	Not Applicable	-	-	-	-	(Douda et al. 2012)
	P. phoxinus	*Phoxinus cf. morella* or *Phoxinus marsilii*	Glochidia	Gills	Experimental	-	Czech Republic	Not Applicable	-	-	-	-	(Douda 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii* and *Phoxinus phoxinus*	Glochidia	Gills	Natural	River Aire, River Brénon, River Esch, River Halbmuehlbach, River Longeau, River Mazeley, River Ornain, River Sormonne	France	24, 25, 26, 27	121	15.0-100.0	1-7.8	0.31-7.8	(Lamand et al. 2016)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus csikii* or *Phoxinus cf. morella*	Glochidia	Gills	Experimental	-	Germany	Not Applicable	-	-	-	-	(Taeubert et al. 2012a)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus csikii* or *Phoxinus cf. morella*	Glochidia	Gills	Experimental	-	Germany	Not Applicable	-	-	-	-	(Taeubert et al. 2012b)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus csikii* or *Phoxinus cf. morella*	Glochidia	Gills	Experimental	-	Germany	Not Applicable	-	-	-	-	(Taeubert et al. 2014)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Glochidia	Gills	Experimental	-	Sweden	Not Applicable	-	-	-	-	(Schneider et al. 2017)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Glochidia	Gills	Natural	River Tommarpsån	Sweden	28	140	-	-	8.6	(Schneider et al. 2019)
Unionidae sp.	*P. septimaniae*	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.6-1.1	(Cruz et al. 2022)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Phylum Nematoda													
Class Chromadorea													
Family Camallanidae													
Camallanus lacustris (Zoega in Müller, 1776) Railliet & Henry, 1915	*P.* septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.3	(Cruz et al. 2022)
Family Acuariidae													
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) Skrjabin, 1916	*P. phoxinus*	-	Larvae	Stomach wall, Intestine wall, Liver	-	-	-	-	-	-	-	-	Several references in (Moravec 1994)
Family Anisakidae													
Contracaecum rudolphii Hartwich, 1964	*P. phoxinus*	*Phoxinus cf. morella* or *Phoxinus marsilii*	Third-stage larvae	Intestine	Experimental	-	Czech Republic	Not Applicable	-	-	-	-	(Moravec 2009)
Family Philometridae													
Philometra ovata (*Philometra abdominalis*) (Zeder, 1803) Skrjabin, 1923	*P. phoxinus*	*Phoxinus cf. morella*	Gravid female	-	Natural	River Rokytka	Czech Republic	29	-	-	-	-	(Moravec 1977)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Body cavity	Natural	Brook Kuusoja, Brook Uuronpuro	Finland	13	-	-	-	-	(Kekäläinen et al. 2011)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult female	Body cavity	Natural	Brook Kuusoja	Finland	13	734	5.6-13.6	-	-	(Lai et al. 2012)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Larvae	Swimbladder	Natural	Brook Kuusoja	Finland	13	1027	20-70	2.0 ± 1.5	-	(Lai et al. 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult female	Body cavity	Natural	Brook Kuusoja	Finland	13	1027	<14	2.0 ± 1.5	-	(Lai et al. 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Body cavity	Natural	Brook Kuusoja, Brook Uuronpuro	Finland	13	-	-	-	-	(Lai et al. 2016a)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Body cavity	Natural	Brook Kuusoja, Brook Uuronpuro	Finland	13	87	<15	-	-	(Lai et al. 2016b)
	P. phoxinus	*Phoxinus marsilii*	Adult	Abdominal cavity	Natural	-	Hungary	-	-	-	-	-	(Molnár 1967) in (Moravec 1994)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia		105	20-40	-	0.07	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Body cavity	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Barber and Huntingford 1996)
Family Quimperiidae													
Paraquimperia tenerrima (von Linstow, 1878) Baylis, 1934	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	L3 Larvae	Swimbladder	Natural	River Otter, River Clyst	UK	18	53	15.6-38.1	-	-	(Shears and Kennedy 2005)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	L3 Larvae	Swimbladder	Experimental	-	UK	Not Applicable	-	-	-	-	(Shears and Kennedy 2005)
Family Raphidascarididae													
Hysterothylacium aduncum (Rudolphi, 1802) Deardorff & Overstreet, 1981	*P. phoxinus*	-	Adult	Oesophagus, Stomach, Intestine	-	-	-	-	-	-	-	-	Several references in (Moravec 1994)
Raphidascaris acus (*Raphidascaris cristata*) (Bloch, 1779) Railliet & Henry, 1915	*P. phoxinus*	*Phoxinus lumaireul*	Larvae	Liver, Pancreas	Natural	Province of Padua	Italy	30	48	37.5	20 ± 3 (2-46)	-	(Dezfuli et al. 2000)
	P. phoxinus	*Phoxinus lumaireul*	Encysted larvae	Liver, Pancreas	Natural	River Brenta	Italy	30	25	-	6.8 ± 4.7 (1–15)	-	(Dezfuli et al. 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus lumaireul*	Encysted larvae	Liver	Natural	River Brenta	Italy	30	25	44	5.27 ± 2.28 (1–8)	-	(Dezfuli et al. 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.2-2.07	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	20-86.7	-	0.47-4.33	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus marsilii*	Larvae	Stomach, Intestine	Natural	-	Slovakia	-	-	-	-	-	(Žitňan 1973)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Powell 1966; Chubb 1970) in (Kennedy 1974)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.6-1.1	(Cruz et al. 2022)
Raphidascaris sp. Railliet & Henry, 1915	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Family Rhabdochonidae													
Rhabdochona denudata (Dujardin, 1845) Railliet, 1916	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Lake Windermere	UK	12	-	-	-	-	(Rawson 1952) in (Kennedy 1974)
Rhabdochona phoxini Moravec, 1968	*P. phoxinus*	*Phoxinus marsilii*	Adult	Intestine	Natural	-	Czech Republic, Ukraine, Hungary	-	-	-	-	-	Several references in (Moravec 1994)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Intestine	Natural	Kola Peninsula	Russia	31	-	-	-	-	(Kazakov 1973) in (Moravec 1994)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.07	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
Family Cystidicolidae													
Cystidicoloides sp. Skinker, 1931	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Lake Windermere	UK	12	-	-	-	-	(Rawson 1952) in (Kennedy 1974)
Salmonema ephemeridarum (Cystidicoloides ephemeridarum) (von Linstow, 1872) Moravec, Santos & Brasil-Sato, 2008	*P. phoxinus*	-	Larvae	Stomach, Intestine	-	-	-	-	-	-	-	-	Several references in (Moravec 1994)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Class Enoplea													
Family Capillariidae													
Pseudocapillaria tomentosa (Dujardin, 1843) Lomakin & Trofimenko, 1982	*P. phoxinus*	-	Adult	Intestine	-	-	-	-	-	-	-	-	Several references in (Moravec 1994)
Schulmanela petruschewskii (Schulman, 1948) Ivashkin, 1964	*P. phoxinus*	-	Adult	Liver parenchyma	-	-	-	-	-	-	-	-	Several references in (Moravec 1994)
Family Dioctophymatidae													
Eustrongylides excisus Jägerskiöld, 1909	*P. phoxinus*	-	Larvae	Abdominal cavity	-	-	-	-	-	-	-	-	Several references in (Moravec 1994)
Phylum Platyhelminthes													
Class Cestoda													
Family Diphyllobothriidae													
Ligula intestinalis (Linnaeus, 1758) Gmelin, 1790	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Øvre Heimdalsvatn	Norway	2	3500	-	-	-	(Lien 1981)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Plerocercoid	Abdominal cavity	Natural	Lake Negaardsjøen	Norway	2	876	5-70	-	-	(Museth 2001)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Abdominal cavity	Natural	Edinburgh Region, Loch Lubnaig Stream	UK	32, 33	-	-	-	-	(Ashworth and Bannerman 1927)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	Coelom	Natural	Frongoch Lake	UK	14	650	1.7	(1-4)	-	(Bibby 1972)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus or Phoxinus* sp. 7	-	-	-	-	UK	-	-	-	-	-	Several references in (Kennedy 1974)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.9	(Cruz et al. 2022)
Ligula sp. Bloch, 1782	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus or Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Olson et al. 2002)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Family Lytocestidae													
Caryophyllaeides fennica (Schneider, 1902) Nybelin, 1922	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	River Roding	UK	11	-	-	-	-	(Shillcock 1972) in (Kennedy 1974)
Family Proteocephalidae													
Proteocephalus torulosus (Batsch, 1786) Nufer, 1905	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Proteocephalus exiguus	*P. septimaniae*	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.6-0.8	(Cruz et al. 2022)
Family Triaenophoridae													
Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781) Rudolphi, 1793	*P. phoxinus*	*Phoxinus csikii*	Plerocercoid	Liver	Natural	Königssee	Germany	34	108	1.9-2.8	(4-10)	-	(Hoffmann et al. 1986)
Class Monogenea													
Family Ancyrocephalidae													
Cleidodiscus brachus Mueller, 1938	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Family Dactylogyridae													
Dactylogyrus auriculatus (*Dactylogyrus auricularis*) (von Nordmann, 1832) Diesing, 1850	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus or Phoxinus* sp. 7	-	Gills	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
Dactylogyrus borealis Nybelin, 1937	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	50	-	0.6 ± 0.7 (?-2)	(Blazek et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus ujmonensis*	-	Gills	Natural	River Tul, Lake Dod tsagan	Mongolia	36, 37	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.07-0.13	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7-53.3	-	0.07-1.87	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
Dactylogyrus phoxini Malevitskaia, 1949	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	River Roding	UK	11	-	-	-	-	(Shillcock 1972) in (Kennedy 1974)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	Adult	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	1.6-1.8	(Cruz et al. 2022)
Dactylogyrus sp. Diesing, 1850	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Powell 1966) in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Gills	Natural	Edinburgh Region, Loch Lubnaig Stream	UK	32	-	-	-	-	(Ashworth and Bannerman 1927)
Pellucidhaptor merus (*Dactylogyrus merus*) (Zaika, 1961) Chien & Rogers, 1970	*P. phoxinus*	*Phoxinus ujmonensis*	-	Nasal cavities, Gill cavity, Gills, Skin	Natural	River Tul	Mongolia	36	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	10	-	0.1 ± 0.3 (?-1)	(Blazek et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
Family Diplozoidae													
Diplozoon paradoxum von Nordmann, 1832	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus or Phoxinus* sp. 7	-	Gills	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus or Phoxinus* sp. 7	-	-	-	-	UK	-	-	-	-	-	Several references in (Kennedy 1974)
Paradiplozoon homoion (Bychowsky & Nagibina, 1959)	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	20	-	0.2 ± 0.4 (?-1)	(Blazek et al. 2008)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	Adult	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.7-0.8	(Cruz et al. 2022)
Paradiplozoon homoion gracile (*Diplozoon gracile*) (Reichenbach-Klinke, 1961)	*P. phoxinus*	*Phoxinus septimaniae*	-	Gills	Natural	River Hérault	France	40	-	-	-	-	(Le Brun et al. 1988)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Family Gyrodactylidae													
Gyrodactylus albolacustris Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017	*P. phoxinus*	*Phoxinus ujmonensis*	Adult	Skin or Fins	Natural	River Tuul	Mongolia	36	-	-	-	-	(Lumme et al. 2017)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Skin or Fins	Natural	River Vidlitsa, River Strel'na, River Bol'shaya Uya	Russia	31, 41, 42	-	-	-	-	(Lumme et al. 2017)
Gyrodactylus albolacustris x *Gyrodactylus botnicus* hybrid	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Skin or Fins	Natural	Hangaspuro, River Oulankajoki	Finland	43	-	-	-	-	(Lumme et al. 2017)
Gyrodactylus aphyae Malmberg, 1957	*P. phoxinus*	*Phoxinus cf. morella*	-	-	Natural	Prague Region	Czech Republic	29	-	-	-	-	(Ergens 1976)
	P. phoxinus	*Phoxinus cf. morella*	-	Fins	Natural	River Rokytka	Czech Republic	29	100	50-100	3.41-16.10 (1-57)	-	(Matějusová et al. 2000)
	P. phoxinus	*Phoxinus cf. morella*	-	-	Natural	River Dyje, River Morava, River Vlára	Czech Republic	44, 45, 46	-	-	-	-	(Matejusová et al. 2001)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Bothnian Bay, River Merenoja, River Oulankajoki	Finland	43, 47	-	-	-	-	(Ziętara and Lumme 2002)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	River Oulankajoki, Bothnian Bay,	Finland	43, 47	-	-	-	-	(Ziętara et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus ujmonensis*	-	Gills, Fins	Natural	River Tul, Lake Dod tsagan, Lake Tirkhin	Mongolia	36, 37, 38	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Caudal fin	Natural	River Lykaser, River Drammen, River Glomma, River Trysil, River Sørli, River Alta, River Tana, River Hallingdal, River Begna, River Vinstra, River Sjoa, River Otta, River Tovdal	Norway	2, 48, 49, 50, 51	1278	3.0-100.0	-	-	(Pettersen et al. 2016)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	River Salnica	Russia	31	-	-	-	-	(Ziętara and Lumme 2002)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.07-9.20	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	River Salnica, River Bolshie, River Vidlitsa	Russia	31	-	-	-	-	(Ziętara et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7-?	-	0.13-35.67	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Chubb 1964; Powell 1966) in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	Natural	River Rother	UK	52	-	-	-	-	(Harris 1985)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	River Endrick	UK	4	9	-	-	-	(Grano-Maldonado et al. 2011)
Gyrodactylus botnicus Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Skin or Fins	Natural	Gulf of Bothnia, River Kiiminkijoki, River Oulankajoki	Finland	43, 47	-	-	-	-	(Lumme et al. 2017)
Gyrodactylus carassii Malmberg, 1957	*P. phoxinus*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(Harris et al. 2004)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
Gyrodactylus danastriae Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017	*P. phoxinus*	*Phoxinus marsilii*	Adult	Skin or Fins	Natural	River Strwiąż	Poland	53	-	-	-	-	(Lumme et al. 2017)
Gyrodactylus elegans von Nordmann, 1832	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus or Phoxinus* sp. 7	-	Gills	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Lake District	UK	12	-	-	-	-	Pers. com. in (Kennedy 1974)
Gyrodactylus jussii Ziętara & Lumme, 2003	*P. phoxinus*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(Harris et al. 2004)
Gyrodactylus konovalovi Ergens, 1976	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Gyrodactylus laevis Malmberg, 1957	*P. phoxinus*	*Phoxinus cf. morella*	-	Fins	Natural	River Rokytka	Czech Republic	29	100	0-41.1	0-11.0 (0-64)	-	(Matějusová et al. 2000)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Gills	Natural	River Merenoja, River Oulankajoki	Finland	43	-	-	-	-	(Ziętara and Lumme 2004)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Gills	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	30	-	0.5 ± 0.9 (?-3)	(Blazek et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus ujmonensis*	-	Gills	Natural	River Tul	Mongolia	36	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.07-0.33	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7-?	-	0.07-0.13	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Powell 1966) in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	Natural	River Rother	UK	52	-	-	-	-	(Harris 1985)
Gyrodactylus limneus Malmberg, 1964	*P. phoxinus*	*Phoxinus cf. morella*	-	Fins	Natural	River Rokytka	Czech Republic	29	100	59.1-86.4	2.38-4.53 (1-28)	-	(Matějusová et al. 2000)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Fins	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	90	-	12.5 ± 14.9 (?-50)	(Blazek et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13-1.40	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13-1.73	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Powell 1966) in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	Natural	River Rother	UK	52	-	-	-	-	(Harris 1985)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	River Endrick	UK	4	9	-	-	-	(Grano-Maldonado et al. 2011)
Gyrodactylus llewellyni Ergens & Dulmaa, 1967	*P. phoxinus*	*Phoxinus ujmonensis*	-	Nasal cavities, Fins	Natural	River Tul, Lake Dod tsagan	Mongolia	36, 37	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)
Gyrodactylus macronychus Malmberg, 1957	*P. phoxinus*	*Phoxinus cf. morella*	-	-	Natural	Prague Region	Czech Republic	29	-	-	-	-	(Ergens 1976)
	P. phoxinus	*Phoxinus cf. morella*	-	Fins	Natural	River Rokytka	Czech Republic	29	100	68.2-96	5.07-12.11 (1-83)	-	(Matějusová et al. 2000)
	P. phoxinus	*Phoxinus cf. morella*	-	-	Natural	River Dyje, River Morava, River Vlára	Czech Republic	44, 45, 46	-	-	-	-	(Matejusová et al. 2001)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Merenoja Brook, River Oulankajoki, Bothnian Bay	Finland	43, 47	-	-	-	-	(Ziętara and Lumme 2003)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Skin	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	100	-	8.6 ± 4.5 (?-17)	(Blazek et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus ujmonensis*	-	Nasal cavities, Fins	Natural	River Tul, River Selhe, Lake Dod tsagan, Lake Tirkhin	Mongolia	36, 37, 38	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Caudal fin	Natural	River Lykaser, River Glomma, River Trysil, River Sørli, River Tana, River Hallingdal, River Vinstra, River Sjoa	Norway	48, 49, 51	1278	3.3-25.0	-	-	(Pettersen et al. 2016)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13-2.80	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7-?	-	0.07-7.13	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Powell 1966) in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	Natural	River Rother	UK	52	-	-	-	-	(Harris 1985)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	River Endrick	UK	4	9	-	-	-	(Grano-Maldonado et al. 2011)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	Adult	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	6.4-8.9	(Cruz et al. 2022)
Gyrodactylus magnificus Malmberg, 1957	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	Fins	Natural	River Oulankajoki	Finland	43	-	-	-	-	(Ziętara and Lumme 2004)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Fins	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	10	-	0.1 ± 0.3 (?-1)	(Blazek et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus ujmonensis*	-	Nasal cavities, Gills, Fins	Natural	River Tul, River Kherlen, Lake Dod tsagan, Lake Tirkhin	Mongolia	36, 37, 38, 39	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Caudal fin	Natural	River Lykaser, River Glomma, River Trysil, River Sørli, River Hallingdal, River Vinstra, River Sjoa	Norway	43, 49, 51	1278	1.6-100.0	-	-	(Pettersen et al. 2016)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.2	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	2.4	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Gyrodactylus malmbergensis Prost, 1974	*P. phoxinus*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(Harris et al. 2004)
Gyrodactylus medius Kathariner, 1895	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	Fins, Skin	Natural	Edinburgh Region, Loch Lubnaig Stream	UK	32, 33	-	-	-	-	(Ashworth and Bannerman 1927)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	-	Lake Windermere, Edinburgh	UK	12, 32	-	-	-	-	(Baylis 1928; Rawson 1952) in (Kennedy 1974)
Gyrodactylus minimus Malmberg, 1957	*P. phoxinus*	*Phoxinus ujmonensis*	-	Gills	Natural	River Tul, Lake Dod tsagan	Mongolia	36, 37	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	Natural	River Rother	UK	52	-	-	-	-	(Harris 1985)
Gyrodactylus montanus Bychowsky, 1957	*P. phoxinus*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(Harris et al. 2004)
Gyrodactylus pannonicus Molnár, 1968	*P. phoxinus*	*Phoxinus cf. morella*	-	Fins	Natural	River Rokytka	Czech Republic	29	100	4-86.4	1.00-4.89 (1-27)	-	(Matějusová et al. 2000)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Bothnian Bay, River Kiiminkijoki	Finland	47	-	-	-	-	(Ziętara and Lumme 2002)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Fins	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	60	-	4.5 ± 6.4 (?-17)	(Blazek et al. 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	Adult	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13-0.27	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus marsilii*	Adult	Skin or Fins	Natural	River Topl'a, River Ondava	Slovakia	54	-	-	-	-	(Lumme et al. 2017)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	River Endrick	UK	4	9	-	-	-	(Grano-Maldonado et al. 2011)
Gyrodactylus phoxini Malmberg, 1957	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	Fins	Natural	Gulf of Bothnia, River Merenoja, River Oulankajoki	Finland	43, 47	-	-	-	-	(Ziętara and Lumme 2004)
	P. phoxinus	*Phoxinus ujmonensis*	-	Gills	Natural	River Tul, Lake Dod tsagan	Mongolia	36, 37	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Adult	Caudal fin	Natural	River Alta, River Hallingdal	Norway	2, 48, 50	1278	3.3-38.1	-	-	(Pettersen et al. 2016)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Fins	Natural	River Pisiem, River Titovka	Russia	55	-	-	-	-	(Ziętara and Lumme 2004)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	Adult	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	2.8-3.3	(Cruz et al. 2022)
Gyrodactylus prostae Ergens, 1963	*P. phoxinus*	*Phoxinus ujmonensis*	-	Gills	Natural	River Tul	Mongolia	36	-	-	-	-	(Ergens and Dulmaa 1967)
Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957	*P. phoxinus*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(Harris et al. 2004)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Experimental	-	Norway	Not Applicable	-	-	-	-	(Bakke et al. 2006)
Gyrodactylus somnaensis Ergens & Yukhimenko, 1990	*P. phoxinus*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(Harris et al. 2004)
	P. phoxinus	-	-	-	-	River Main	Ireland	16	-	-	-	-	(Kane 1966) in (Holland and Kennedy 1997)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Loch Leven	UK	23	-	-	-	-	(Campbell 1974)
Gyrodactylus turnbulli Harris, 1986	*P. phoxinus*	-	-	Fins	Experimental	-	-	Not Applicable	-	-	-	-	(King and Cable 2007)
Gyrodactylus vimbi Shulman, 1954	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	Fins	Natural	Köyhänoja Stream	Finland	35	10	60	-	2.4 ± 2.9 (?-9)	(Blazek et al. 2008)
Gyrodactylus sp. von Nordmann, 1832	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Lough Neagh	Ireland	56	-	-	-	-	(Vickers 1951) in (Holland and Kennedy 1997)
Class Trematoda (Subclass Digenea) Family Allocreadiidae													
Allocreadium carparum (*Macrolecithus papilliger*) Odening, 1959	*P. phoxinus*	*Phoxinus csikii*	Adult	Gut	Natural	Obersee	Switzerland	57	80	44	-	1.40 ± 0.25 (0-11)	(Müller and Ward 1995)
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii*	-	Gut	Natural	Obersee	Switzerland	57	327	37.5-59.5	-	1.04-2.68	(Müller 1995)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	-	Loch Achray, Lake Windermere	UK	4, 12	-	-	-	-	Pers. com. in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	Stomach, Intestine	Natural	Fron Goch Lake	UK	14	-	0.9-100	-	-	(Rees 1968)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	Stomach, Intestine	Natural	Frongoch Lake	UK	14	650	32	-	-	(Bibby 1972)
Allocreadium isoporum (Looss, 1894) Looss, 1902	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Intestine	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.2	(Dorovskikh and Stepanov 2008)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7	-	0.07	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Chubb 1964) in (Kennedy 1974)
Allocreadium transversale (Rudolphi, 1802) Odhner, 1901	*P. septimaniae*	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.3-0.4	(Cruz et al. 2022)
Bunodera luciopercae (Müller, 1776) Lühe, 1909	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
Family Bucephalidae													
Rhipidocotyle campanula (*Rhipidocotyle illense*) (Dujardin, 1845) Dollfus, 1968	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	River Roding	UK	11	-	-	-	-	(Shillcock 1972) in (Kennedy 1974)
Family Diplostomidae													
Diplostomum commutatum (Diesing, 1850) Dubois, 1937	*P. septimaniae*	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.7	(Cruz et al. 2022)
Distomum phoxini possible mispelling of *Diplostomum phoxini*	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Cysts	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
Diplostomum phoxini (*Diplostomulum pelmatoides*, *Tetracotyle phoxini*) (Faust, 1919) Arvy & Buttner, 1954	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Brain	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	River Main	Ireland	16	-	-	-	-	(Vickers 1951) in (Holland and Kennedy 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Brain	Experimental	-	UK	Not Applicable	-	-	-	-	(Rees 1968)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Royal Canal	Ireland	15	-	-	-	-	(Kane 1966) in (Holland and Kennedy 1997)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Experimental	-	Finland	Not Applicable	-	-	-	-	(Kekäläinen et al. 2014a)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Kuusoja	Finland	13	-	100	171.2 ± 182.7 (24-922)	171.2 ± 182.7 (24-922)	(Kortet et al. 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Utsjoki	Finland	58	60	100	4.1 (3–17)	-	(Lebedeva et al. 2021)
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii* or *Phoxinus phoxinus*	Metacercariae	Brain	Natural	River Ruhr	Germany	59	15	-	-	-	(Schwelm et al. 2021)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	-	Norway	2	-	-	-	-	(Kristoffersen and Teigland 1997)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	14.27-93.4	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	100	-	74.76-399.93	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	100	2.0-68.0	2.0-68.0	(Boutorina and Reznik 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Uksa	Russia	41	60	93	8.3 (1–36)	-	(Lebedeva et al. 2021)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Varzuga	Russia	31	60	100	51 (8–97)	-	(Lebedeva et al. 2021)
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii* or *Phoxinus septimaniae* or *Phoxinus lumaireul*	-	-	Experimental	-	Switzerland	Not Applicable	-	-	-	-	(Ballabeni and Ward 1993)
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii*	-	-	Natural	Seealpsee, Obersee	Switzerland	57	-	100	-	-	(Ballabeni 1994)
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii* or *Phoxinus septimaniae* or *Phoxinus lumaireul*	-	-	Experimental	-	Switzerland	Not Applicable	-	-	-	-	(Ballabeni 1994)
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii*	Metacercariae	Brain	Natural	Obersee	Switzerland	57	80	100	431.72 ± 35.36	431.72 ± 35.36	(Müller and Ward 1995)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	(102-2000) MI	(102-2000) MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii*	-	Brain	Natural	Obersee	Switzerland	57	327	100	231-448 (5-2265)	231-448 (5-2265)	(Müller 1995)
	P. phoxinus	*Phoxinus csikii*	-	-	Natural	Giesse Stream	Switzerland	60	-	-	-	-	(Hoby et al. 2022)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	-	Edinburgh, Loch Lubnaig, Perth, Frongoch Lake, Loch Leven, Loch Lomond, Royal Canal, River Main, River Roding	UK	11, 15, 16, 23, 32, 33	-	-	-	-	(Baylis 1928; Vickers 1951; Bell and Hopkins 1956; Copland 1957; Kane 1966; Shillcock 1972) in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Brain	Natural	Edinburgh Region, Loch Lubnaig Stream	UK	32, 33	-	-	-	-	(Ashworth and Bannerman 1927)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	Metacercariae	Brain, Spinal cord, Eyes	Natural	Fron Goch Pool	UK	14	-	-	-	-	(Rees 1955)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Endrick, River Clyde, Loch Eck	UK	4	-	-	-	-	(Berrie 1960)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	Metacercariae	Brain	Natural	Windermere Lake, Grasmere Lake	UK	12	-	-	-	-	(Erasmus 1962)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	Metacercariae	Brain	Natural	Fron Goch Lake	UK	14	-	-	-	-	(Bibby and Rees 1971)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	Metacercariae	Brain	Natural	Frongoch Lake	UK	14	650	100	81 (62-106)	81 (62-106)	(Bibby 1972)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	-	Natural	Loch Leven	UK	23	-	-	-	-	(Campbell 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	Metacercariae	Brain	Natural	Frongoch Pool	UK	14	17	-	-	-	(Ali 1982)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	-	Experimental	-	UK	Not Applicable	-	-	-	-	(Ali 1984)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Endrick, Loch Maragan	UK	4	7	-	21-220	-	(Barber and Crompton 1997b)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Endrick, Loch Maragan	UK	4	195	96.2-100	6.0-245.0 (1-477)	-	(Barber and Crompton 1997a)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Endrick	UK	4	34	50	-	13.7 ± 2.6	(Dezfuli et al. 2007a)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	Metacercariae	Brain	Natural	River Endrick	UK	4	34	50	13.7 ± 2.6 (1-38)	-	(Dezfuli et al. 2007b)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.4	(Cruz et al. 2022)
Diplostomum sp. von Nordmann, 1832	*P. phoxinus*	*Phoxinus ujmonensis*	Metacercariae	Brain	Natural	River Tuul	Mongolia	36	60	93	12.7 (1–58)	-	(Lebedeva et al. 2021)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*	-	-	Natural	River Chulman, River Ungra	Russia	1	117	-	-	-	(Boutorina and Reznik 2015)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp. 7	-	Brain	Natural	Edinburgh Region, Loch Lubnaig Stream	UK	32, 33	-	-	-	-	(Ashworth and Bannerman 1927)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	-	-	-	UK	-	-	-	-	-	Several references in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	-	-	-	UK	-	-	-	-	-	Several references in (Kennedy 1974)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Eye	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
Hysteromorpha triloba (Rudolphi, 1819) Lutz, 1931	*P. septimaniae*	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.4-1.2	(Cruz et al. 2022)
Posthodiplostomum cuticola (*Diplostomum cuticola*) (von Nordmann, 1832) Dubois, 1936	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Subcutaneous cysts	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)

Parasite species	Host according to original record	Reassigned host	Stage	Infection site	Natural/ Experimental infection	Locality	Country	*Nb* Map	*n*	P (%)	MI	MA	Reference
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	River Avon	UK	14	-	-	-	-	(Hockley 1935) in (Kennedy 1974)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	2.8-3.9	(Cruz et al. 2022)
Tylodelphys clavata (von Nordmann, 1832) Diesing, 1850	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Eye	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
	P. septimaniae	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.6	(Cruz et al. 2022)
Family Gorgoderidae													
Phyllodistomum folium (Olfers, 1816) Braun, 1899	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
	P. phoxinus	*Phoxinus* sp.	-	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	6.7-26.7	-	0.13-0.4	(Dorovskikh and Stepanov 2009)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	Llyn Padarn	UK	9	-	-	-	-	(Chubb 1964, 1970) in (Kennedy 1974)
Family Opecoelidae													
Plagioporus angusticolle (*Allocreadium angusticolle*) (Hausmann, 1896) Dobrovolny, 1939	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp. 7	-	Liver, Stomach	Natural	Edinburgh Region, Loch Lubnaig Stream	UK	32, 33	-	-	-	-	(Ashworth and Bannerman 1927)
Sphaerostoma bramae (Müller, 1776) Lühe, 1909	*P. phoxinus*	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7	-	Intestine	Natural	-	UK	-	-	-	-	-	(Nicoll 1924)
	P. phoxinus	*Phoxinus phoxinus*	-	-	-	River Roding	UK	11	-	-	-	-	(Shillcock 1972) in (Kennedy 1974)
Family Strigeidae													
Apatemon sp. Szidat, 1928	*P. phoxinus*	*Phoxinus* sp.	Larvae	-	Natural	River Pechora	Russia	8	105	-	-	0.13-1.1	(Dorovskikh and Stepanov 2008)
Ichthyocotylurus platycephalus (Creplin, 1825) Odening, 1969	*P. septimaniae*	*Phoxinus septimaniae*	-	-	Natural	Tordera Stream	Spain	10	204	-	-	0.7-1.6	(Cruz et al. 2022)

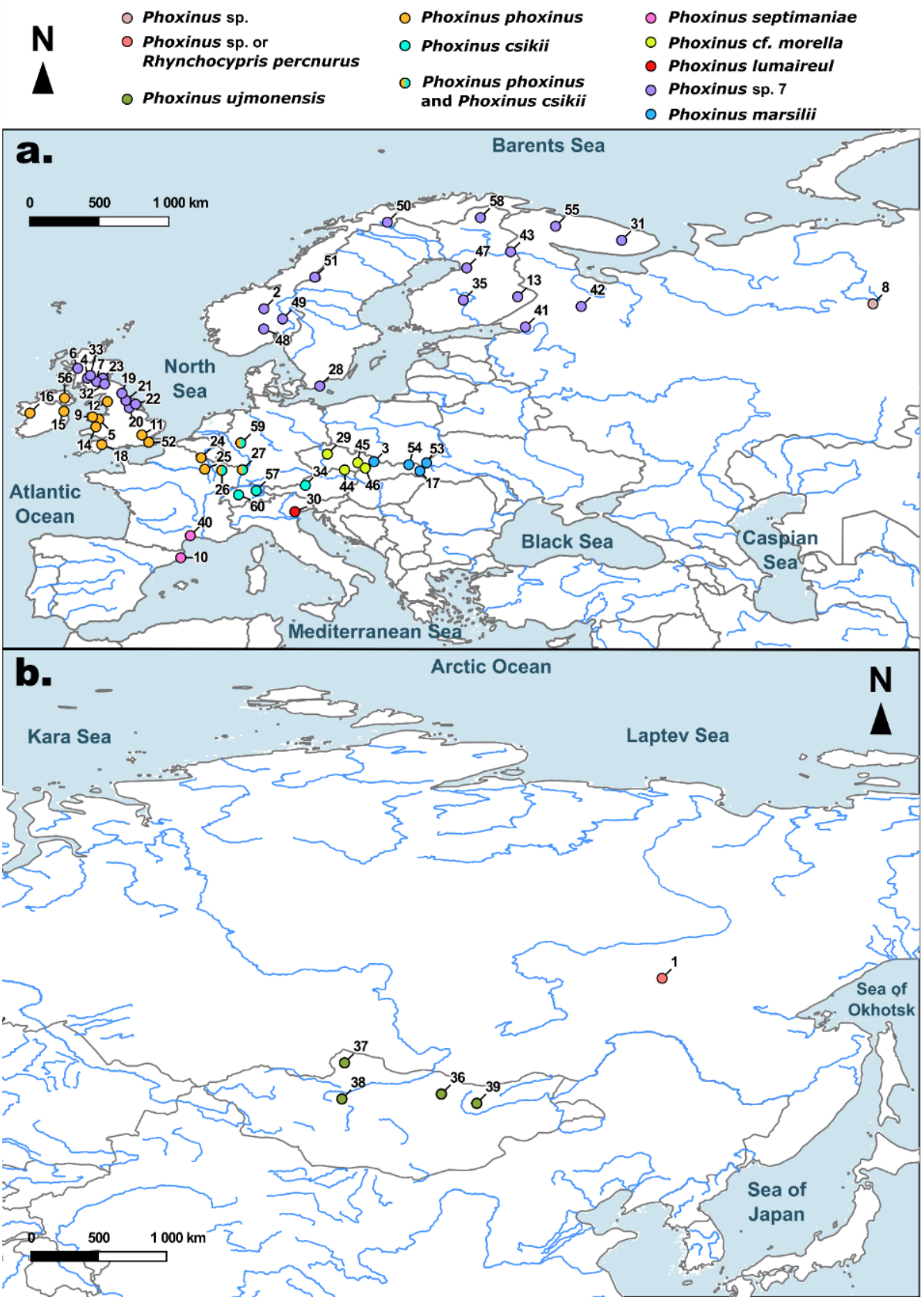


Figure 29. Geographical distribution of parasitological records for *Phoxinus* minnows in a) Europe and b) Asia, integrating host species reassignment. Numbers correspond to the numbers reported in the parasite checklist table

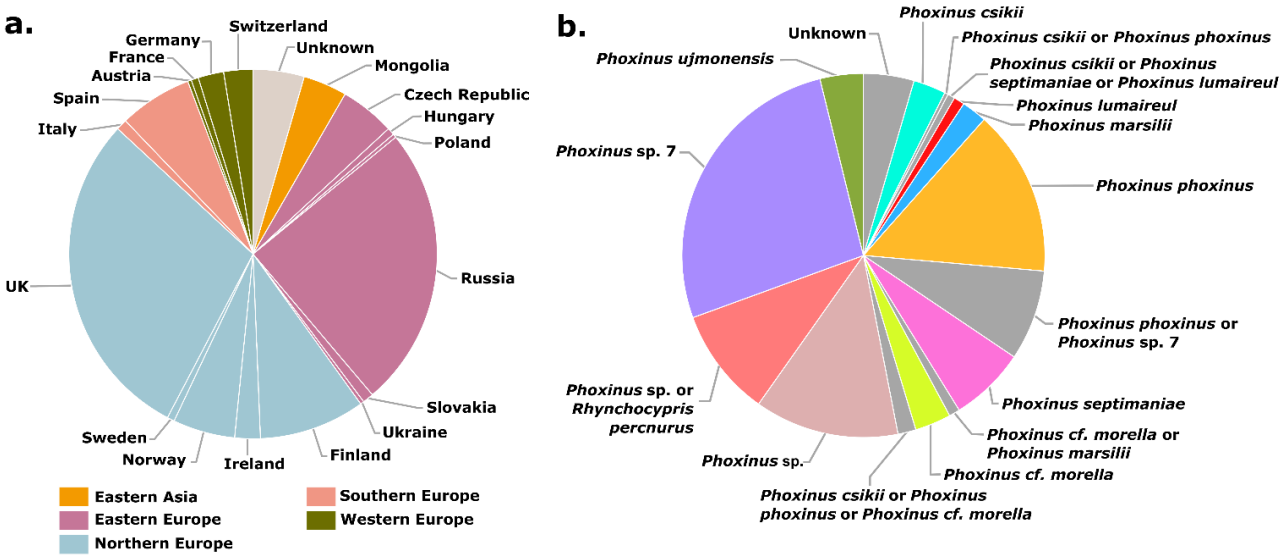


Figure 30. Distribution of parasitological records according to a) geographical range and b) *Phoxinus* host identity

4. Discussion

At the Eurasian scale, 80 species of Metazoan macroparasites (i.e. excluding Myxosporea) - including 74 helminths were reported from *Phoxinus* minnows, most of which were attributed originally to *P. phoxinus*. Considering studies focusing on wild parasite communities in restricted areas (which are more likely to have examined a single host species), species richness ranges from 4-5 helminths reported from Frongoch lake in the UK and a mountain water system in southern Norway (Ashworth and Bannerman 1927; Bibby 1972; Kristoffersen and Teigland 1997) to 14 helminth species in the river Pechora, Russia (Dorovskikh and Stepanov 2008, 2009) and 14 parasite species including helminths and Copepoda in the rivers Chulman and Ungra, Russia (Boutorina and Reznik 2015). The low parasite diversity in the UK could be a result of its insular situation while in the Norwegian water system, *Phoxinus* minnows were described as recently introduced.

The high apparent diversity of *P. phoxinus* parasites is the result of the simultaneous consideration of several hosts species. The host species reassignment allowed discrepancies to be highlighted in the parasitological research effort toward the various *Phoxinus* species. The most thoroughly studied species were *Phoxinus* sp. 7 *sensu* Palandačić et al. 2017 and *P. phoxinus* (Supplementary data 1) (e.g. Kennedy 1974; Holland and Kennedy 1997; Blazek et al. 2008; Kekäläinen et al. 2011; Lai et al. 2012, 2015, 2016a). For *P. septimaniae* and *P. ujmonensis*, a noteworthy part of parasite diversity is known despite the few studies focused

on these hosts: 20 parasites recorded with only 2 studies for *P. septimaniae* and 12 parasites with 3 studies for *P. ujmonensis* (Ergens and Dulmaa 1967; Le Brun et al. 1988; Lumme et al. 2017; Lebedeva et al. 2021; Cruz et al. 2022). For several species e.g., *P. marsilii*, *P. csikii*, *P. cf. morella* and *P. lumaireul*, only a few parasites were recorded, and for other recently confirmed species e.g. *P. bigerri* (Bay of Biscay, Ugarna drainage), *P. colchicus* (Black Sea basin, Natanebi drainage) and *P. karsticus* (Adriatic Sea basin, Skadar Lake drainage), no parasitological records could be found in the present survey. The host species reassignment thus enabled us to evidence gaps in the current knowledge of parasite diversity of *Phoxinus* minnows throughout their distribution range: most parasitological studies were conducted in Northern Europe where *P. phoxinus* and *Phoxinus* sp. 7 occur while Southern Europe is comparatively under-studied. This gap in the knowledge of *Phoxinus* minnow parasites in southern Europe is all the more regrettable as this is where the specific diversity of this genus is the highest, and thus where a high parasite diversity might be expected. Further parasitological survey effort should be directed at poorly-known species, alongside the work of taxonomists currently reassessing *Phoxinus* hosts taxonomy. In addition, fish parasites are also undergoing molecular revisions, allowing improved understanding of cryptic diversity, parasite evolutionary history, life cycles and biogeographical distribution (Scholz and Kuchta 2022).

4.1. *Gyrodactylus* in *Phoxinus* minnows: overestimated or underestimated diversity?

Members of the genus *Gyrodactylus* (Platyhelminthes: Monogenea) are extremely diverse, viviparous ectoparasites recovered from the fins, gills and skin of a wide range of fish (Bakke et al. 2007). *Phoxinus phoxinus* was reported to host the greatest diversity of *Gyrodactylus* described in any fish species in the Palearctic (Harris et al. 2004; Bakke et al. 2007; Lumme et al. 2017). In the present bibliographical study, reports concerning 25 *Gyrodactylus* species were compiled. However, the reassignment of host species showed that this tremendous diversity is the result of taking into account several species of *Phoxinus* at once.

Some species of *Gyrodactylus* were only reported from few sampling sites and a few reassigned *Phoxinus* species, e.g. *Gyrodactylus albolacustris* Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017 from Russia (reassigned to *Phoxinus* sp. 7) and Mongolia (*P. ujmonensis*), *Gyrodactylus botnicus* Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017 from Finland (*Phoxinus* sp. 7), *Gyrodactylus*

danastriae Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017 from Poland (*P. marsilii*) (Lumme et al. 2017), *Gyrodactylus konovalovi* Ergens, 1976 from Russia (either *Phoxinus* sp. or *R. percnurus*) (Boutorina and Reznik 2015) or *Gyrodactylus llewellyni* Ergens & Dulmaa, 1967 from Mongolia (*P. ujmonensis*) (Ergens and Dulmaa 1967). Molecular delineation for both *Gyrodactylus* and their *Phoxinus* host would help to determine these parasites' host ranges.

Several species have been reported to be more widely distributed, such as *G. macronychus* on *P. phoxinus* in the UK, *P. cf. morella* in Czech Republic, *Phoxinus* sp. 7 in Finland, Norway and the UK, *P. ujmonensis* in Mongolia, *Phoxinus* sp. in Russia and *P. septimaniae* in Spain (Ergens and Dulmaa 1967; Ergens 1976; Matějusová et al. 2000; Ziętara and Lumme 2003; Dorovskikh and Stepanov 2008; Grano-Maldonado et al. 2011; Pettersen et al. 2016; Cruz et al. 2022). Such wide ranges of distribution may be the result of (1) cross-countries transfer of hosts and parasites species, (2) a wide host spectrum of these parasites or (3) undetected cryptic diversity of these parasites on *Phoxinus* minnows arising from the exclusive use of morphological criteria before the advent of molecular methods. The highest diversity of *Gyrodactylus* has so far been recorded from *Phoxinus* sp. 7, with 14 known species, and from *P. ujmonensis* (9 species) and *P. phoxinus* (7 species). No *Gyrodactylus* were reported from *P. csikii* and *P. lumaireul*, which more likely results from *Gyrodactylus* not being the focus of the studies concerning these *Phoxinus* species than from an absence of *Gyrodactylus*. Compiled studies regarding *P. lumaireul* addressed the immunological and cellular response to the infection by the Nematoda *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) and studies conducted on *P. csikii* focused on several Platyhelminthes species, mostly *D. phoxini*. The diversity of *Gyrodactylus* was thus likely overestimated in *P. phoxinus* but is most probably underestimated in the genus *Phoxinus* at the Eurasian scale.

Co-speciation studies would be of interest to explore the common evolutionary history of *Gyrodactylus* and their *Phoxinus* hosts and may allow the detection of host-switching or hybridization events. The identification of *Gyrodactylus* species and haplotypes combined with host specific determination could furthermore be a useful tool in retracing their hosts' dispersion routes, whether natural or anthropogenic. Parasites and especially Monogenea have already been used successfully to gain insights on the historical distribution and routes and vectors of introduction of their host: the origin of *Limnothrissa miodon* (Boulenger, 1906) (Clupeidae) in Lake Kariba, Zimbabwe was clarified by examining its *Kapentagyrus* (Dactylogyridae) (Kmentová et al. 2019); contemporary contacts among North American Leuciscidae and historical contact with their European counterparts were revealed through the

use of their host specific Dactylogyridae (Šimková et al. 2022); and the lack of *Gyrodactylus* on the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) allowed Huyse et al. (2015) to suggest an introduction via ballast water for this fish in Belgium.

4.2. *Diplostomum* spp.: implications for animal health

Several Diplostomidae are recorded on *Phoxinus* minnows: *Diplostomum commutatum* (Diesing, 1850) and *Hysteromorpha triloba* (Rudolphi, 1819) were found on *P. septimaniae* in Spain, and *Posthodiplostomum cuticola* and *Tylodelphys clavata* (von Nordmann, 1832) on *P. phoxinus* in the UK and *P. septimaniae* in Spain (Nicoll 1924; Hockley 1935; Kennedy 1974; Cruz et al. 2022). One of the most widespread parasites of *Phoxinus* minnows, *Diplostomum phoxini* (reported under this name and synonyms in the literature, Table 18), a Diplostomidae (Platyhelminthes: Digenea) whose metacercariae parasitize the brain of *Phoxinus* minnows, is reported from *P. phoxinus* in Ireland and the UK, *Phoxinus* sp. 7 in Finland, Norway, the UK and Russia, *P. csikii* in Switzerland and *P. septimaniae* in Spain (Rees 1955; Ballabeni 1994; Kristoffersen and Teigland 1997; Kekäläinen et al. 2014a; Kortet et al. 2015; Lebedeva et al. 2021; Schwelm et al. 2021; Cruz et al. 2022). However, Lebedeva et al. (2021) showed that Fennoscandian and Mongolian *Phoxinus* minnows were hosts to different *Diplostomum* species, with a correlation of each line of brain Diplostomidae with a specific *Phoxinus* lineage, thus supporting the conclusion of a high specificity of brain *Diplostomum* towards their host. This conclusion is in agreement with the cross-infection experiment conducted by Ballabeni and Ward (1993), which showed that *D. phoxini* originating from two close Swiss lakes were more infective to their sympatric hosts than to allopatric hosts. Moreover, analysis conducted in North America revealed a wide and previously undetected diversity of Diplostomoidea using barcoding and showed that parasites of this group occurring outside of the eyes are highly host specific (Locke et al. 2010). These elements suggest cryptic diversity among the brain flukes reported as *D. phoxini* with potentially several host-specific species parasitizing the numerous *Phoxinus* species. Gathering data about this parasite may be of veterinary importance as it caused fatal enteritis in chicks of the vulnerable *Fratercula arctica* (Linnaeus, 1758) kept in captivity (Hoby et al. 2022). Moreover, members of the genus *Diplostomum* are pathogenic to their intermediate fish host. *Diplostomum phoxini* disrupts brain tissue integrity and necrosis of the layer surrounding the larvae (Dezfuli et al. 2007a). *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) and *Diplostomum* sp. induce parasitic cataract in numerous and taxonomically diverse species such

as *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758), *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), *Salmo salar* Linnaeus, 1758 and *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 (Karvonen et al. 2004; Seppänen et al. 2008; Seppälä et al. 2011; Karvonen 2012) and *D. spathaceum* is also responsible for enhanced *Aeromonas salmonicida* invasion in *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) (Pylkkö et al. 2006).

4.3. *Phoxinus* as valuable hosts for conservation biology of the endangered freshwater mussel *Unio crassus*

A systematic molecular identification of *Phoxinus* minnows in parasitological studies may also be of interest from a conservation biology perspective. *Unio crassus* is an endangered freshwater mussel (Gastropoda: Bivalvia) with conservation status assessments ranging from "extinct in the wild" (Lithuania and Netherlands) to "least concern" (Kazakhstan and Russia) (Lopes-Lima et al. 2017; Bolotov et al. 2020; Soroka et al. 2021). Unionidae mussels have the particularity of having an obligatory parasitic glochidium stage living attached to gills of freshwater fish. Glochidia larvae of freshwater mussel were recovered in the wild only from France (*P. phoxinus* and *P. csikii*) and Sweden (*Phoxinus* sp. 7) for *Unio crassus* Philipsson, 1788 and from Spain (*P. septimaniae*) for an unidentified Unionidae (Lamand et al. 2016; Schneider et al. 2019; Cruz et al. 2022), and experimental infections were successful also for *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) (Kekäläinen et al. 2014b; Beggel and Geist 2015). According to the literature, *P. phoxinus* has been found to be a primary host for *U. crassus*. However, except in France, where this parasite was found in the wild on this host in the Seine and Rhine river basins, the experimental infestations were conducted in Czech Republic and Germany, where the host species reassignment is uncertain (either *P. phoxinus* or *P. csikii* or *P. cf. morella*, or *P. cf. morella* or *P. marsilii* depending on the origin) (Douda et al. 2012; Taeubert et al. 2012a, b; Douda 2015; Lamand et al. 2016; Schneider et al. 2017). Molecular identification of the *Phoxinus* hosts would be of interest to gain a better understanding of these organisms' host range and specificity. It is known that compatibility between mussel strains and fish hosts is essential in the parasite-host interaction, and thus for the conservation and management of *U. crassus* (Schneider et al. 2017). *U. crassus* has a wide distribution range in Eurasia but records of its glochidia on *Phoxinus* minnows are comparatively relatively few.

There could thus be preferences of the glochidia towards one or several *Phoxinus* species, which would be difficult to assess without molecular identification of the host. For this reason, a reliable identification of *Phoxinus* hosts could provide valuable information for the conservation and management of endangered freshwater mussels.

5. Conclusion

Phoxinus minnows are hosts to a wide variety of Protozoa and Metazoa parasites, which until recently was attributed to *P. phoxinus* as a result of this genus' unresolved taxonomy and cryptic diversity. *Phoxinus* taxonomy is undergoing an urgently needed clarification, with great progress made, mainly in western Europe (Kottelat 2007; Palandačić et al. 2015, 2020, 2022; Corral-Lou et al. 2019; Denys et al. 2020; De Santis et al. 2021), but also in southern and eastern Europe (Bogutskaya et al. 2020, 2023) and Asia, with the identification of three distinct lineages in Mongolia which are not to be referred to as *P. phoxinus* anymore (Cheng et al. 2022). This progress has allowed the reassignment of parasite records gathered in the present survey to their *Phoxinus* host species. With the identification of new lineages and future progress in this genus' taxonomy resolution, it is likely that new host-specific parasite species may also be described. Systematic molecular identification of *Phoxinus* minnows should be conducted when studying their parasites, as a reliable identification of the host is vital in parasitology research. Increasing the parasitological research effort towards the so-far neglected *Phoxinus* species such as e.g. *P. lumaireul*, *P. colchicus*, *P. bigerri*, *P. karsticus* or *P. krkae* will most likely increase the parasite diversity known for the genus *Phoxinus*. Such information may allow future research to reveal species-specific composition of the parasitofauna occurring on these freshwater fish, especially among widespread parasites such as *Gyrodactylus* and *Diplostomum*. The current exploration of *Phoxinus* diversity could be valuable with regard to the conservation of the Unionidae *U. crassus*, endangered by habitat alterations, pollution, predation from invasive species and global warming. There is little doubt that in the upcoming years, molecular methods should help unravel previously unknown host specificities for parasites of *Phoxinus* minnows. Such specificities could even become tools in the assessment of *Phoxinus* species introduction routes, as parasites are already used successfully to gain insight on this type of question.

Acknowledgment

This work was supported by the UMR 6134 SPE, the UAR 2006 Patrinat and the UMR 8067 BOREA.

References

Alexander T, Seehausen O (2021) Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes. “Projet Lac” synthesis report. Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology, Eawag

Ali NM (1982) Cytochemically rich neuroglia invest metacercariae in the brain of *Phoxinus phoxinus* L. Experientia 38:239–241. https://doi.org/10.1007/BF01945088

Ali NM (1984) Mast cells enter a teleost’s brain by Xth cranial nerve in response to *Diplostomum phoxini* (Trematoda). Experientia 40:197–198. https://doi.org/10.1007/BF01963597

Ashworth JH, Bannerman JCW (1927) On a Tetracotyle (*T. phoxini*) in the Brain of the Minnow. Trans R Soc Edinb 55:159–172. https://doi.org/10.1017/S008045680001629X

Bakke TA, Cable J, Harris PD (2007) The Biology of Gyrodactylid Monogeneans: The “Russian-Doll Killers.” In: Baker JR, Muller R, Rollinson D (eds) Advances in Parasitology. Academic Press, pp 161–460

Bakke TA, Jansen PA, Hansen LP (2006) Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957. J Fish Biol 37:577–587. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05890.x

Ballabeni P (1994) Experimental differences in mortality patterns between European minnows, *Phoxinus phoxinus*, infected with sympatric or allopatric trematodes, *Diplostomum phoxini*. J Fish Biol 45:257–267. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01305.x

Ballabeni P, Ward PI (1993) Local adaptation of the trematode *Diplostomum phoxini* to the European minnow *Phoxinus phoxinus*, its second intermediate host. Funct Ecol 7:84–90. https://doi.org/10.2307/2389870

Barber I, Crompton DWT (1997a) The ecology of *Diplostomum phoxini* infections in two minnow (*Phoxinus phoxinus*) populations in Scotland. J Helminthol 71:189–196. https://doi.org/10.1017/S0022149X0001590X

Barber I, Crompton DWT (1997b) The distribution of the metacercariae of *Diplostomum phoxini* in the brain of minnows, *Phoxinus phoxinus*. Folia Parasitol 44:19–25

Barber I, Huntingford FA (1996) Parasite infection alters schooling behaviour: Deviant positioning of helminth-infected minnows in conspecific groups. Proc R Soc B Biol Sci 263:1095–1102. https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0161

Barbieri R, Zogaris S, Kalogianni E, et al (2015) Freshwater fishes and lampreys of Greece: An annotated checklist. Monogr Mar Sci 8:1–129

Bayçelebi E, Aksu İ, Turan D (2024) Description of a new species of *Phoxinus* from the Ergene River (Aegean Sea Basin) in Türkiye (Actinopterygii, Leuciscidae). Zoosystematics Evol 100:101–110. https://doi.org/10.3897/zse.100.113467

Baylis HA (1928) Records of some parasitic worms from British vertebrates. Ann Mag Nat Hist 1:329–343. https://doi.org/10.1080/00222932808672790

Beggel S, Geist J (2015) Acute effects of salinity exposure on glochidia viability and host infection of the freshwater mussel *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758). Sci Total Environ 502:659–665. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.09.067

Bell EJ, Hopkins CA (1956) The development of *Diplostomun phoxini* (Strigeidae: Trematoda). Ann Trop Med Parasit 50:275–282

Berg LS (1949) Ryby presnykh vod SSSR i sopredel′nykh stran [Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries], 4th ed. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem

Berrie AD (1960) The Influence of Various Definitive Hosts on the Development of *Diplostomum phoxini* (Strigeida, Trematoda). J Helminthol 34:205–210. https://doi.org/10.1017/S0022149X00021131

Bianco PG, De Bonis S (2015) A taxonomic study on the genus *Phoxinus* (Actinopterygi, Cyprinidae) from Italy and western Balkans with description of four new species: *P. ketmaieri, P. karsticus, P. apollonicus* and *P. likai*. Res Wildl Cons 4:1–17

Bibby MC (1972) Population biology of the helminth parasites of *Phoxinus phoxinus* (L.), the minnow, in a Cardiganshire lake. J Fish Biol 4:289–300. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05677.x

Bibby MC, Rees G (1971) The Ultrastructure of the Epidermis and Associated Structures in the Metacercaria Cercaria and Sporocyst of *Diplostomum phoxini* (Faust, 1918). Z Parasitenk 37:169–186

Blazek RD, Bagge A, Valtonen ET (2008) Monogenean assemblages and the apparent transmission capability of monogeneans between related fish species: an experimental study. Parasitol Res 102:1359–1366. https://doi.org/10.1007/s00436-008-0918-3

Bogutskaya NG, Diripasko OA, Palandačić A (2023) Novel data support validity of *Phoxinus chrysoprasius* (Pallas, 1814) (Actinopterygii, Leuciscidae). Eur J Taxon 861:1–20. https://doi.org/10.5852/ejt.2023.861.2061

Bogutskaya NG, Jelić D, Vucić M, et al (2020) Description of a new species of *Phoxinus* from the upper Krka River (Adriatic Basin) in Croatia (Actinopterygii: Leuciscidae), first

discovered as a molecular clade. J Fish Biol 96:378–393. https://doi.org/10.1111/jfb.14210

Bolotov IN, Kondakov AV, Konopleva ES, et al (2020) Integrative taxonomy, biogeography and conservation of freshwater mussels (Unionidae) in Russia. Sci Rep 10:3072. https://doi.org/10.1038/s41598-020-59867-7

Boutorina TE, Reznik IV (2015) Biological characteristic of *Phoxinus phoxinus* L. in Chulman and Ungra rivers (Southern Yakutia). Contemp Probl Ecol 8:56–64. https://doi.org/10.1134/S1995425515010011

Ćaleta M, Marčić Z, Buj I, et al (2019) A review of extant Croatian freshwater fish and lampreys - Annotated list and distribution. Ribar Croat J Fish 77:137–234. https://doi.org/10.2478/cjf-2019-0016

Campbell AD (1974) The Parasites of Fish in Loch Leven. Proc Roy Soc Edinburgh B Biol Sci 74:347–364. https://doi.org/10.1017/S0080455X00012509

Chen X (1988) A new species of *Phoxinus* from China (Pisces, Cypriniformes). Sinozoologia 6:35–38

Cheng L, Wang E, Li W, et al (2022) The Complete Mitochondrial Genome of Eurasian Minnow (*Phoxinus cf. phoxinus*) from the Heilongjiang River, and Its Phylogenetic Implications. Animals 12:2960. https://doi.org/10.3390/ani12212960

Chubb JC (1970) The parasite fauna of British freshwater fish. In: Aspects of fish parasitology. Symposium of the British Society for Parasitology (8th), London, November 7, 1969. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Chubb JC (1964) A preliminary comparison of the specific composition of the parasite fauna of the fish of Llyn Padarn, Caernarvonshire and Oligotrophic lake, and Llyn Tegid (Bala Lake), Merionethshire, a late Oligotrophic or early Mesotrophic lake. Wiad Parazytol 10: 499-510

Çiçek E, Sungur S, Fricke R, Seçer B (2023) Freshwater lampreys and fishes of Türkiye; an annotated checklist, 2023. Turk J Zool 47:324–468. https://doi.org/10.55730/1300-0179.3147

Collin H, Fumagalli L (2015) The role of geography and ecology in shaping repeated patterns of morphological and genetic differentiation between European minnows (*Phoxinus phoxinus*) from the Pyrenees and the Alps. Biol J Linn Soc 116:691–703. https://doi.org/10.1111/bij.12611

Conneely JJ, McCarthy TK (1984) The metazoan parasites of freshwater fishes in the Corrib catchment area, Ireland. J Fish Biol 24:363–375. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1984.tb04809.x

Copland WO (1957) The parasites of Loch Lomond fishes. In: Studies on Loch Lomond. Blackie and Son, Glasgow, pp 128–133

Corral-Lou A, Perea S, Aparicio E, Doadrio I (2019) Phylogeography and species delineation of the genus *Phoxinus* Rafinesque, 1820 (Actinopterygii: Leuciscidae) in the Iberian Peninsula. J Zoolog Syst Evol Res 57:926–941. https://doi.org/10.1111/jzs.12320

Cruz A, Llinares C, Martin-Barrio I, et al (2022) Comparing morphological, parasitological, and genetic traits of an invasive minnow between intermittent and perennial stream reaches. Freshw Biol 67:2035–2049. https://doi.org/10.1111/fwb.13994

Cucherousset J, Olden JD (2011) Ecological Impacts of Nonnative Freshwater Fishes. Fisheries 36:215–230. https://doi.org/10.1080/03632415.2011.574578

De Santis V, Delmastro GB, Vanetti I, et al (2021) Species composition of introduced and natural minnow populations of the *Phoxinus* cryptic complex in the westernmost part of the Po River Basin (north Italy). Biol Invasions 23:657–668. https://doi.org/10.1007/s10530-020-02406-2

Denic M, Taeubert J-E, Geist J (2015) Trophic relationships between the larvae of two freshwater mussels and their fish hosts. Invertebr Biol 134:129–135. https://doi.org/10.1111/ivb.12080

Denys GPJ, Dettai A, Persat H, et al (2020) Revision of *Phoxinus* in France with the description of two new species (Teleostei, Leuciscidae). Cybium 44:205–237. https://doi.org/10.26028/CYBIUM/2020-443-003

Dezfuli BS, Bo T, Lorenzoni M, et al (2015) Fine structure and cellular responses at the host-parasite interface in a range of fish-helminth systems. Vet Parasitol 208:272–279. https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.01.002

Dezfuli BS, Capuano S, Simoni E, et al (2007a) Histopathological and ultrastructural observations of metacercarial infections of *Diplostomum phoxini* (Digenea) in the brain of minnows *Phoxinus phoxinus*. Dis Aquat Org 75:51–59. https://doi.org/10.3354/dao075051

Dezfuli BS, Giari L, Shinn AP (2007b) The role of rodlet cells in the inflammatory response in *Phoxinus phoxinus* brains infected with *Diplostomum*. Fish Shellfish Immunol 23:300–304. https://doi.org/10.1016/j.fsi.2006.11.003

Dezfuli BS, Manera M, Giari L (2009) Immune response to nematode larvae in the liver and pancreas of minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). J Fish Dis 32:383–390. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2008.00994.x

Dezfuli BS, Simoni E, Rossi R, Manera M (2000) Rodlet cells and other inflammatory cells of *Phoxinus phoxinus* infected with *Raphidascaris acus* (Nematoda). Dis Aquat Org 43:61–69. https://doi.org/10.3354/dao043061

Dorovskikh GN, Stepanov VG (2008) Change in the structure of component parasite communities with host age. Russ J Ecol 39:215. https://doi.org/10.1134/S1067413608030119

Dorovskikh GN, Stepanov VG (2009) Structure of component parasite communities in the grayling, *Thymallus thymallus* L. (Salmoniformes, Thymallidae), and minnow,

Phoxinus phoxinus L. (Cypriniformes, Cyprinidae), from the upper reaches of the Pechora River. Biol Bull 36:298–306. https://doi.org/10.1134/S1062359009030108

Douda K (2015) Host-dependent vitality of juvenile freshwater mussels: Implications for breeding programs and host evaluation. Aquaculture 445:5–10. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.04.008

Douda K, Horký P, Bílý M (2012) Host limitation of the thick-shelled river mussel: Identifying the threats to declining affiliate species. Anim Conserv 15:536–544. https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00546.x

Dudiňák V, Špakulová M (2003) The life cycle and seasonal changes in the occurrence of *Pomphorhynchus laevis* (Palaeacanthocephala, Pomphorhynchidae) in a small isolated lake. Parasite 10:257–262. https://doi.org/10.1051/parasite/2003103257

Dyldin YuV, Orlov AM (2016) Ichthyofauna of fresh and brackish waters of Sakhalin Island: An annotated list with taxonomic comments: 2. Cyprinidae–Salmonidae families. J Ichthyol 56:656–693. https://doi.org/10.1134/S0032945216050040

Dyldin YuV, Orlov AM, Hanel L, et al (2023) Ichthyofauna of the Fresh and Brackish Waters of Russia and Adjacent Areas: Annotated List with Taxonomic Comments. 2. Order Cypriniformes, Suborders Catostomoidei, Cobitoidei and Cyprinoidei. J Ichthyol 63:636–686. https://doi.org/10.1134/S0032945223040045

Ellender B, Weyl O (2014) A review of current knowledge, risk and ecological impacts associated with non-native freshwater fish introductions in South Africa. Aquat Invasions 9:117–132. https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.2.01

Erasmus DA (1962) Distribution of Certain Strigeid Trematodes in Great Britain. Nature 195:828–829. https://doi.org/10.1038/195828b0

Ergens R (1976) Variability of hard parts of opisthaptor of two species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenoidea) from *Phoxinus phoxinus* (L.). Folia Parasitol (Praha) 23:111–126

Ergens R, Dulmaa A (1967) Monogenoidea from the genus *Phoxinus* (Cyprinidae) from Mongolia. Folia Parasitol 14:321–333

Freyhof J, Kottelat M (2007) Handbook of European freshwater fishes, IUCN. IUCN: International Union for Conservation of Nature, Cornol, Switzerland

Fricke R, Eschmeyer W, van der Laan R (2023) Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references. https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp

Garcia-Raventós A, Martins FMS, Teixeira A, et al (2020) Origin and history of *Phoxinus* (Cyprinidae) introductions in the Douro Basin (Iberian Peninsula): an update inferred from genetic data. Biol Invasions 22:2409–2419. https://doi.org/10.1007/s10530-020-02279-5

Gaze WH, Wootten R (1998) Ectoparasitic species of the genus *Trichodina* (Ciliophora: Peritrichida) parasiting British freshwater fish. Folia Parasitol 45:177–190

Goedknegt MA, Feis ME, Wegner KM, et al (2016) Parasites and marine invasions: Ecological and evolutionary perspectives. J Sea Res 113:11–27. https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.12.003

Gozlan RE (2008) Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? Fish Fish 9:106–115. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00267.x

Grabner DS, El-Matbouli M (2010) Experimental transmission of malacosporean parasites from bryozoans to common carp (*Cyprinus carpio*) and minnow (*Phoxinus phoxinus*). Parasitology 137:629–639. https://doi.org/10.1017/S0031182009991429

Grano-Maldonado MI, Bron JE, Longshaw M, Shinn AP (2011) The Accidental Transfer of *Gyrodactylus* (Monogenea) during Short Duration Fish Transportation. Fish Pathol 46:71–79. https://doi.org/10.3147/jsfp.46.71

Harris PD (1985) Species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae) from freshwater fishes in southern England, with a description of *Gyrodactylus rogatensis* sp. nov. from the bullhead *Cottus gobio* L.. J Nat Hist 19:791–809. https://doi.org/10.1080/00222938500770491

Harris PD, Shinn AP, Cable J, Bakke TA (2004) Nominal species of the genus *Gyrodactylus* von Nordmann 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), with a list of principal host species. Syst Parasitol 59:1–27. https://doi.org/10.1023/B:SYPA.0000038447.52015.e4

Hawking F (1957) Trypanosomes of English freshwater fish. Trans Roy Soc Trop Med Hyg 51:375–376

Hoby S, Veiga IB, Olias P, et al (2022) Fatal *Diplostomum phoxini* infection in captive Atlantic puffin *Fratercula arctica* chicks following ingestion of infected European minnows *Phoxinus phoxinus*. Dis Aquat Org 150:161–167. https://doi.org/10.3354/dao03683

Hockley AR (1935) An investigation of holostomiasis in Avon coarse fish. Rep Avon biol Res 4:103–106

Hoffmann RW, Meder J, Klein M, et al (1986) Studies on lesions caused by plerocercoids of *Triaenophorus nodulosus* in some fish of an alpine lake, the Königssee. J Fish Biol 28:701–712. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05204.x

Holland CV, Kennedy CR (1997) A Checklist of Parasitic Helminth and Crustacean Species Recorded in Freshwater Fish from Ireland. Biol Environ 97B:225–243

Huyse T, Vanhove MPM, Mombaerts M, et al (2015) Parasite introduction with an invasive goby in Belgium double trouble. Parasitol Res 114:2789–2793. https://doi.org/10.1007/s00436-015-4544-6

Kane MB (1966) Parasites of Irish fishes. Scient Proc R Dubl Soc B 1:205–220

Karvonen A (2012) *Diplostomum spathaceum* and related species. In: Woo PTK, Buchmann K (eds) Fish parasites: pathobiology and protection. pp 260–269

Karvonen A, Seppälä O, Valtonen ET (2004) Eye fluke-induced cataract formation in fish: quantitative analysis using an ophthalmological microscope. Parasitology 129:473–478. https://doi.org/10.1017/S0031182004006006

Kazakov VE (1973) Helminth fauna of fishes of the fresh water of the Kola Peninsula. Tr GELAN 23:64–70

Keith P, Poulet N, Denys G, et al (2020) Les Poissons d'eau douce de France - 2ème édition. Biotope Editions, Mèze ; Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris

Kekäläinen J, Lai Y-T, Vainikka A, et al (2014a) Do brain parasites alter host personality? - Experimental study in minnows. Behav Ecol Sociobiol 68:197–204. https://doi.org/10.1007/s00265-013-1634-2

Kekäläinen J, Leppänen H-R, Huuskonen H, et al (2011) The information content of odour, colour and tactile cues in the mate choice of minnows. Behaviour 148:909–925. https://doi.org/10.1163/000579511X584104

Kekäläinen J, Pirhonen J, Taskinen J (2014b) Do highly ornamented and less parasitized males have high quality sperm? – an experimental test for parasite-induced reproductive trade-offs in European minnow (*Phoxinus phoxinus*). Ecol Evol 4:4237–4246. https://doi.org/10.1002/ece3.1267

Kennedy CR (1974) A checklist of British and Irish freshwater fish parasites with notes on their distribution. J Fish Biol 6:613–644. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1974.tb05104.x

Kennedy CR (1999) Post-cyclic transmission in *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). Folia Parasitol 46:111–116

King TA, Cable J (2007) Experimental infections of the monogenean *Gyrodactylus turnbulli* indicate that it is not a strict specialist. Int J Parasitol 37:663–672. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2006.11.015

Kmentová N, Van Steenberge M, van den Audenaerde DFET, et al (2019) Co-introduction success of monogeneans infecting the fisheries target *Limnothrissa miodon* differs between two non-native areas: the potential of parasites as a tag for introduction pathway. Biol Invasions 21:757–773. https://doi.org/10.1007/s10530-018-1856-3

Kortet R, Sirkka I, Lai Y-T, et al (2015) Personality differences in two minnow populations that differ in their parasitism and predation risk. Front Ecol Evol 3:9. https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00009

Kottelat M (2007) Three new species of *Phoxinus* from Greece and southern France (Teleostei: Cyprinidae). Ichthyol Explor Freshwaters 18:145

Kottelat M (2006) Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. The World Bank, Washington

Kristoffersen B, Teigland L (1997) Parasites of minnow (*Phoxinus phoxinus*) from a mountain water system of southern Norway. XVIII Symposium of the Scandinavian Society for Parasitology, Bornholm, pp 78–79

Kusznierz J, Tagayev D, Sienkiewicz T, Paśko Ł (2023) Molecular and osteological verification of the taxonomic status of *Phoxinus sedelnikowi* (Berg, 1908) (Teleostei: Leuciscidae). Eur Zool J 90:113–125. https://doi.org/10.1080/24750263.2022.2163712

Lai Y-T, Kekäläinen J, Kortet R (2016a) Does parasitic infection by the body cavity dwelling *Philometra ovata* (Nematoda) impair swimming performance of male European minnow (*Phoxinus phoxinus*)? Mar Freshw Behav Physiol 49:47–61. https://doi.org/10.1080/10236244.2015.1104858

Lai Y-T, Kekäläinen J, Kortet R (2016b) Infestation with the parasitic nematode *Philometra ovata* does not impair behavioral sexual competitiveness or odor attractiveness of the male European minnow (*Phoxinus phoxinus*). Acta Ethol 19:103–111. https://doi.org/10.1007/s10211-015-0229-5

Lai Y-T, Taskinen J, Kekäläinen J, Kortet R (2012) Non-invasive diagnosis for *Philometra ovata* (Nematoda) infection in the common minnow *Phoxinus phoxinus*. Parasitol Res 111:2411–2418. https://doi.org/10.1007/s00436-012-3099-z

Lai Y-T, Taskinen J, Kekäläinen J, Kortet R (2015) Infection ecology of *Philometra ovata* (Nematoda: Philometridae) in a wild European minnow (*Phoxinus phoxinus*) population in Finland. Parasitology 142:926–937. https://doi.org/10.1017/S0031182015000025

Lamand F, Roche K, Beisel J-N (2016) Glochidial infestation by the endangered mollusc *Unio crassus* in rivers of north-eastern France: *Phoxinus phoxinus* and *Cottus gobio* as primary fish hosts. Aquat Conserv-Mar Freshw Ecosyst 26:445–455. https://doi.org/10.1002/aqc.2603

Lambert A (1997) Introduction de poissons dans les milieux aquatiques continentaux : «Quid de leurs parasites?». Bull Fr Pêche Piscic 323–333. https://doi.org/10.1051/kmae:1997032

Le Brun N, Renaud F, Lambert A (1988) The genus *Diplozoon* (Monogenea, Polyopisthocotylea) in Southern France: Speculation and specificity. Int J Parasitol 18:395–400. https://doi.org/10.1016/0020-7519(88)90150-6

Lebedeva DI, Chrisanfova GG, Ieshko EP, et al (2021) Morphological and molecular differentiation of *Diplostomum* spp. metacercariae from brain of minnows (*Phoxinus phoxinus* L.) in four populations of northern Europe and East Asia. Infect Genet Evol 92:104911. https://doi.org/10.1016/j.meegid.2021.104911

Letch CA (1979) Host restriction, morphology and isoenzymes among trypanosomes of some british freshwater fishes. Parasitology 79:107–117. https://doi.org/10.1017/S0031182000052008

Letch CA, Ball SJ (1979) Prevalence of *Trypanosoma cobitis* Mitrophanow, 1883 in Fishes from the River Lee. Parasitology 79:119–124. https://doi.org/10.1017/S003118200005201X

Lien L (1981) Biology of the minnow *Phoxinus phoxinus* and its interactions with brown trout *Salmo trutta* in Øvre Heimdalsvatn, Norway. Ecography 4:191–200. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1981.tb00997.x

Locke SA, Daniel Mclaughlin J, Marcogliese DJ (2010) DNA barcodes show cryptic diversity and a potential physiological basis for host specificity among Diplostomoidea (Platyhelminthes: Digenea) parasitizing freshwater fishes in the St. Lawrence River, Canada. Mol Ecol 19:2813–2827. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04713.x

Lom J, Haldar DP (1977) Ciliates of the genera *Trichodinella*, *Tripartiella* and *Paratrichodina* (Peritricha, Mobilina) invading fish gills. Folia Parasitol 24:193–210

Longshaw M, Frear P, Feist SW (2003) *Myxobolus buckei* sp. n. (Myxozoa), a new pathogenic parasite from the spinal column of three cyprinid fishes from the United Kingdom. Folia Parasitol 50:251–262. https://doi.org/10.14411/fp.2003.043

Longshaw M, Frear PA, Feist SW (2005) Descriptions, development and pathogenicity of myxozoan (Myxozoa: Myxosporea) parasites of juvenile cyprinids (Pisces: Cyprinidae). J Fish Dis 28:489–508. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2005.00656.x

Lopes-Lima M, Sousa R, Geist J, et al (2017) Conservation status of freshwater mussels in Europe: state of the art and future challenges. Biol Rev 92:572–607. https://doi.org/10.1111/brv.12244

Lorenzoni M, Borghesan F, Carosi A, et al (2019) Check-list dell'ittiofauna delle acque dolci italiane. Ital J Freshw Ichtyol 5:239–254

Lumme J, Ziętara MS, Lebedeva D (2017) Ancient and modern genome shuffling: reticulate mito-nuclear phylogeny of four related allopatric species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), ectoparasites on the Eurasian minnow *Phoxinus phoxinus* (L.)(Cyprinidae). Syst Parasitol 94:183–200. https://doi.org/10.1007/s11230-016-9696-y

Matejusová I, Gelnar M, McBeath AJA, et al (2001) Molecular markers for gyrodactylids (Gyrodactylidae: Monogenea) from five fish families (Teleostei). Int J Parasit 31:738–745. https://doi.org/10.1016/S0020-7519(01)00176-X

Matějusová I, Morand S, Gelnar M (2000) Nestedness in assemblages of gyrodactylids (Monogenea: Gyrodactylidea) parasitising two species of cyprinid – with reference to generalists and specialists. Int J Parasitol 30:1153–1158. https://doi.org/10.1016/S0020-7519(00)00097-7

Miró A, Ventura M (2015) Evidence of exotic trout mediated minnow invasion in Pyrenean high mountain lakes. Biol Invasions 17:791–803. https://doi.org/10.1007/s10530-014-0769-z

Mitrofanov V, Dukravec G, Sudorova A, Soloninova L (1987) Ryby Kazakhstana [Fishes of Kazakhstan] Tom. 2. Alma-Ata: Nauka

Moher D, Shamseer L, Clarke M, et al (2015) Preferred reporting items for systematic review and meta-analysis protocols (PRISMA-P) 2015 statement. Syst Rev 4:1. https://doi.org/10.1186/2046-4053-4-1

Molnár K (1967) Morphology and development of *Philometra abdominalis* Nybelin, 1928. Acta Vet Hung 17:293–300

Moravec F (1977) The development of the nematode *Philometra abdominalis* Nybelin, 1928 in the intermediate host. Folia Parasitol 24:237–245

Moravec F (1994) Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe, 1st edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

Moravec F (2009) Experimental studies on the development of *Contracaecum rudolphii* (Nematoda: Anisakidae) in copepod and fish paratenic hosts. Folia Parasitol 56:185–193. https://doi.org/10.14411/fp.2009.023

Müller G (1995) Prevalence and abundance of two trematode parasites, *Diplostomum phoxini* and *Macrolecithus papilliger* in European minnows (*Phoxinus phoxinus*) in an artificial Swiss Alpine lake. Aquat Sci 57:119–126. https://doi.org/10.1007/BF00877380

Müller G, Ward PI (1995) Parasitism and heterozygosity influence the secondary sexual characters of the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.)(Cyprinidae). Ethology 100:309–319. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1995.tb00335.x

Museth J (2001) Effects of *Ligula intestinalis* on habitat use, predation risk and catchability in European minnows. J Fish Biol 59:1070–1080. https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1720

Nicoll W (1924) A Reference List of the Trematode Parasites of British Freshwater Fishes. Parasitology 16:127–144. https://doi.org/10.1017/S0031182000019971

Olson PD, Littlewood DTJ, Griffiths D, et al (2002) Evidence for the co-existence of separate strains or species of *Ligula* in Lough Neagh, Northern Ireland. J Helminthol 76:171–174. https://doi.org/10.1079/JOH2001101

Palandačić A, Bravničar J, Zupančič P, et al (2015) Molecular data suggest a multispecies complex of *Phoxinus* (Cyprinidae) in the Western Balkan Peninsula. Mol Phylogenet Evol 92:118–123. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.05.024

Palandačić A, Kruckenhauser L, Ahnelt H, Mikschi E (2020) European minnows through time: museum collections aid genetic assessment of species introductions in freshwater fishes (Cyprinidae: *Phoxinus* species complex). Heredity 124:410–422. https://doi.org/10.1038/s41437-019-0292-1

Palandačić A, Naseka A, Ramler D, Ahnelt H (2017) Contrasting morphology with molecular data: an approach to revision of species complexes based on the example of European *Phoxinus* (Cyprinidae). BMC Evol Biol 17:184. https://doi.org/10.1186/s12862-017-1032-x

Palandačić A, Witman K, Spikmans F (2022) Molecular analysis reveals multiple native and alien *Phoxinus* species (Leusciscidae) in the Netherlands and Belgium. Biol Invasions 24:2273–2283. https://doi.org/10.1007/s10530-022-02784-9

Peeler EJ, Oidtmann BC, Midtlyng PJ, et al (2011) Non-native aquatic animals introductions have driven disease emergence in Europe. Biol Invasions 13:1291–1303. https://doi.org/10.1007/s10530-010-9890-9

Pettersen RA, Østbye K, Holmen J, et al (2016) Gyrodactylus spp. diversity in native and introduced minnow (*Phoxinus phoxinus*) populations: no support for "the enemy release" hypothesis. Parasites Vectors 9:51. https://doi.org/10.1186/s13071-016-1306-y

Powell AM (1966) A preliminary investigation of the biology and parasite fauna of the charr (*Salvelinus alpinus perisii*). PhD Thesis, University of Liverpool

Prenter J, MacNeil C, Dick JTA, Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. Trends Ecol Evol 19:385–390. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.002

Prost M (1974) Fish Monogenoidea of Poland. III. Parasites of *Phoxinus phoxinus* (L). Acta Parasitol Pol 22:139–147

Pylkkö P, Suomalainen L, Tiirola M, Valtonen ET (2006) Evidence of enhanced bacterial invasion during *Diplostomum spathaceum* infection in European grayling, *Thymallus thymallus* (L.). J Fish Dis 29:79–86. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2006.00683.x

Qadri SS (1962) New Myxosporidia from some British freshwater fishes. Proc Zool Soc London 139:329–335. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1962.tb01832.x

Ramler D, Palandačić A, Delmastro GB, et al (2017) Morphological divergence of lake and stream *Phoxinus* of Northern Italy and the Danube basin based on geometric morphometric analysis. Ecol Evol 7:572–584. https://doi.org/10.1002/ece3.2648

Rawson D (1952) The occurrence of parasitic worms in British freshwater fishes. Ann Mag Nat Hist 5:877–887. https://doi.org/10.1080/00222935208654365

Rees G (1968) *Macrolecithus papilliger* sp. nov. (Digenea: Allocreadiidae, Stossich, 1904) from *Phoxinus phoxinus* (L.). Morphology, histochemistry and egg capsule formation. Parasitology 58:855–878. https://doi.org/10.1017/S003118200006964X

Rees G (1955) The adult and Diplostomulum stage (*Diplostomulum phoxini* (Faust)) of *Diplostomum pelmatoides* Dubois and an experimental demonstration of part of the life cycle. Parasitology 45:295–312. https://doi.org/10.1017/S0031182000027670

Rehulka J, Marejkova M, Petras P (2020) Staphylococcal infections of freshwater fishes in Czech Republic. Bull Eur Assoc Fish Pathol 40:189–198

Ribeiro F, Leunda PM (2012) Non-native fish impacts on Mediterranean freshwater ecosystems: current knowledge and research needs. Fisheries Manag Ecol 19:142–156. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00842.x

Romanov VI, Interesova EA, Dyldin YV, et al (2017) An annotated list and current state of ichthyofauna of the Middle Ob River basin. Int J Environ Stud 74:818–830. https://doi.org/10.1080/00207233.2017.1288547

Schneider LD, Nilsson PA, Höjesjö J, Österling EM (2017) Local adaptation studies and conservation: Parasite–host interactions between the endangered freshwater mussel *Unio crassus* and its host fish. Aquatic Conserv Mar Freshw Ecosyst 27:1261–1269. https://doi.org/10.1002/aqc.2816

Schneider LD, Nilsson PA, Höjesjö J, Österling EM (2019) Effects of mussel and host fish density on reproduction potential of a threatened unionoid mussel: prioritization of conservation locations in management trade-offs. Biodivers Conserv 28:259–273. https://doi.org/ 10.1007/s10531-018-1652-5

Scholz T, Kuchta R (2022) Fish tapeworms (Cestoda) in the molecular era: achievements, gaps and prospects. Parasitology 149:1876–1893. https://doi.org/10.1017/S0031182022001202

Schwelm J, Georgieva S, Grabner D, et al (2021) Molecular and morphological characterisation of *Diplostomum phoxini* (Faust, 1918) with a revised classification and an updated nomenclature of the species-level lineages of *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) sequenced worldwide. Parasitology 148:1648–1664. https://doi.org/10.1017/S0031182021001372

Seppälä O, Karvonen A, Valtonen ET (2011) Eye fluke-induced cataracts in natural fish populations: is there potential for host manipulation? Parasitology 138:209–214. https://doi.org/10.1017/S0031182010001228

Seppänen E, Kuukka H, Huuskonen H, Piironen J (2008) Relationship between standard metabolic rate and parasite-induced cataract of juveniles in three Atlantic salmon stocks. J Fish Biol 72:1659–1674. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01832.x

Shears JA, Kennedy CR (2005) The life cycle of *Paraquimperia tenerrima*: a parasite of the European eel *Anguilla anguilla*. J Helminthol 79:169–176. https://doi.org/10.1079/JOH2004270

Shillcock DJ (1972) Ecological studies on the platyhelminth fauna of freshwater fish from a lake and a river in Essex, with special reference to the roach. PhD Thesis, University of London

Šimková A, Řehulková E, Choudhury A, Seifertová M (2022) Host-specific parasites reveal the history and biogeographical contacts of their hosts: the Monogenea of Nearctic cyprinoid fishes. Biology 11:229. https://doi.org/10.3390/biology11020229

Soroka M, Wasowicz B, Zając K (2021) Conservation status and a novel restoration of the endangered freshwater mussel *Unio crassus* Philipsson, 1788: Poland case. Knowl Manag Aquat Ecosyst 3. https://doi.org/10.1051/kmae/2021003

Tadese DA, Wubie A (2021) Impact of the Introduction and Domestication of Alien Fishes. Int Res J Eng Technol 08:8

Taeubert J-E, El-Nobi G, Geist J (2014) Effects of water temperature on the larval parasitic stage of the thick-shelled river mussel (*Unio crassus*). Aquat Conserv-Mar Freshw Ecosyst 24:231–237. https://doi.org/10.1002/aqc.2385

Taeubert J-E, Gum B, Geist J (2012a) 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. https://doi.org/10.1002/aqc.1245

Taeubert J-E, Martinez AMP, Gum B, Geist J (2012b) The relationship between endangered thick-shelled river mussel (*Unio crassus*) and its host fishes. Biol Conserv 155:94–103. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.005

Taraschewski H (2006) Hosts and parasites as aliens. J Helminthol 80:99–128. https://doi.org/10.1079/JOH2006364

Turan D, Bayçelebi E, Özuluğ M, et al (2023) *Phoxinus abanticus*, a new species from the Lake Abant drainage in Türkiye (Teleostei: Leuciscidae). J Fish Biol 102:1157–1167. https://doi.org/10.1111/jfb.15371

Vickers KU (1951) Some trematodes from fresh-water fish in north-east Ireland. Ir Nat' J 10:189–190

Vucić M, Jelić D, Žutinić P, et al (2018) Distribution of Eurasian minnows (*Phoxinus*: Cypriniformes) in the Western Balkans. Knowl Manag Aquat Ecosyst 419:11. https://doi.org/10.1051/kmae/2017051

Witkowski A, Grabowska J (2012) The non-indigenous freshwater fishes of Poland: Threats for native ichthyofauna and consequence for fishery: A review. Acta Ichthyol Piscat 42:77–87. https://doi.org/10.3750/AIP2011.42.2.01

Zhang C, Zhao Y (2016) Species Diversity and Distribution of Inland Fishes in China. Science Press

Ziętara MS, Kuusela J, Veselov A, Lumme J (2008) Molecular faunistics of accidental infections of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea) parasitic on salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. in NW Russia. Syst Parasitol 69:123–135. https://doi.org/10.1007/s11230-007-9121-7

Ziętara MS, Lumme J (2002) Speciation by Host Switch and Adaptive Radiation in a Fish Parasite Genus *Gyrodactylus* (monogenea, Gyrodactylidae). Evolution 56:2445–2458. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00170.x

Ziętara MS, Lumme J (2004) Comparison of molecular phylogeny and morphological systematics in fish parasite genus *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea, Gyrodactylidae). Zool Pol 49:5–28

Ziętara MS, Lumme J (2003) The crossroads of molecular, typological and biological species concepts: two new species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae). Syst Parasitol 55:39–52. https://doi.org/10.1023/A:1023938415148

Žitňan R (1973) Helminty rýb Dobšinskej (Hnileckej) priehrady a ich epizootologický význam. Biologické práce 19:1–89

Statements & Declarations

Funding

The present study was partially funded as a doctoral fellowship of the University of Corsica Pasquale Paoli and the Culletivittà di Corsica granted to Anaïs Esposito (no grant number available). This research is part of the GERHYCO interdisciplinary project dedicated to water management, ecology, and hydro-ecosystem services in an insular context, and it was financially supported by the Culletivittà di Corsica.

Competing interests

The authors have no financial or proprietary interests in any material discussed in this article.

Authors contributions

All authors contributed to the study conception and design. Data collection and analysis were performed by Anaïs Esposito, Gaël P.J. Denys and Yann Quilichini. The first draft of the manuscript was written by Anaïs Esposito and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Multiple introduction pathways of non-native *Phoxinus* minnows (Teleostei: Leuciscidae) in Corsica revealed by its hidden diversity and their parasites

Résumé

Les introductions d'espèces de poissons dulçaquicoles sont l'une des principales causes d'érosion de la biodiversité aquatique. Les espèces introduites peuvent co-introduire des parasites nouveaux pouvant être transférés aux espèces natives. La gestion des espèces introduites peut être d'autant plus complexe dans le cas où les organismes introduits sont des espèces cryptiques, car les données issues des suivis piscicoles sont incomplètes parce qu'elles ne prennent pas en compte cette diversité insoupçonnée. Les vairons du genre *Phoxinus* sont un exemple de diversité cryptique, et plusieurs espèces de ce genre ont été transportées en dehors de leur aire de répartition native et sont qualifiées d'invasives. En Corse, les peuplements piscicoles actuels sont le résultat de vagues successives d'introduction d'espèces, contrôlées ou non, dans les cours d'eau et les plans d'eau de l'île. L'une des plus récentes vagues d'introduction a abouti à la présence et à des abondances non-négligeables de vairons dans les rivières de l'île. L'étude présentée ici a pour buts de déterminer quelles espèces de *Phoxinus* ont été introduites en Corse par une approche de barcoding du gène codant pour la sous-unité I de la cytochrome oxydase (COI), de connaître la composition et la richesse spécifique de leur parasitofaune, et de reconstituer les voies d'introduction probables des vairons grâce à leurs haplotypes (COI) et leurs parasites.

D'après les résultats obtenus, **quatre espèces de vairons sont présentes en Corse** : le vairon de la Manche *Phoxinus phoxinus* et le vairon du Danube *Phoxinus csikii*, retrouvés principalement dans le bassin versant le plus septentrional de ceux étudiés (Golo), et le vairon du Languedoc *Phoxinus septimaniae* et le vairon de la Garonne *Phoxinus dragarum*, surtout dans le bassin du Tavignano. Pour *P. csikii* et *P. septimaniae*, il s'agit du premier signalement en Corse. Les conséquences écologiques de l'introduction des vairons en Corse n'est pas

encore comprise complètement mais ces poissons pourraient entrer en compétition avec la faune native pour les ressources trophiques. **La diversité génétique des vairons révèle leur voie d'introduction primaire et leurs parasites, leurs voies d'introduction secondaire.** L'introduction de *P. phoxinus* et de *P. csikii* résultent très probablement de leur utilisation comme appâts pour la pêche au vif après leur vente par un grossiste tandis que *P. septimaniae* et *P. dragarum* ont vraisemblablement été transportés par les pêcheurs récréatifs transportant leurs appâts depuis le sud de la France continentale. L'étude des clusters de séquences de l'Internal Transcribed Spacer (ITS) de leur parasites *Gyrodactylus* (Monogenea : Gyrodactylidae) a permis de retracer les voies probables d'introduction secondaire de leurs hôtes. Les vairons auraient ainsi été dispersés entre les bassins versants par les pêcheurs de loisir : *P. phoxinus* aurait été transféré du Golo vers le Tavignano, puis *P. dragarum* aurait été transféré du Tavignano vers l'Abatesco et le Fium'Orbo. **La richesse parasitaire des vairons en Corse est plutôt faible**, mais des métacercaires de Digenea, vraisemblablement *Posthodiplostomum cuticola*, ont été retrouvées dans plusieurs sites chez presque toutes les espèces de vairons, ainsi que chez la truite *Salmo trutta* dans la rivière de Tartagine où cette espèce patrimoniale côtoie les vairons introduits. A l'heure actuelle, il serait imprudent d'affirmer que ce parasite a été co-introduit en Corse avec les vairons, mais la présence de populations stables de ces derniers favorise très certainement la complétion du cycle de ce parasite et son maintien dans l'île.

L'approche de barcoding s'est révélée indispensable pour l'identification à l'espèce des vairons lorsque la période d'échantillonnage n'est pas propice à l'examen des livrées nuptiales, et devrait être utilisée dans le suivi des populations piscicole afin d'éviter toute confusion lorsque des espèces cryptiques se côtoient.

Mots-clés : Complexe *Phoxinus*, détermination moléculaire, île méditerranéenne, *Gyrodactylus*, maladie des points noirs.

1. Introduction

The introduction of non-native species, especially fish, is one of the leading causes of the decline of fauna in freshwater ecosystems at global scale, impacting both the abundance and distribution of native species (Cambray 2003; Clavero and Garcia-Berthou 2005; Milardi et al. 2018). Fish introductions have diverse impacts on both invaded ecosystems and native species, ranging from alteration of interactions between fish (e.g. increased predation pressure), increase in prey availability for native predators or competition for trophic resources, alteration of trophic web structure possibly leading to habitat alteration (e.g. eutrophication), and genetic impacts through hybridization and introgression (Ribeiro and Leunda 2012; Witkowski and Grabowska 2012; Ellender and Weyl 2014; Tadese and Wubie 2021). An additional, particularly noteworthy consequence of species introduction is the co-introduction of associated parasites and/or pathogens (Taraschewski 2006; Ribeiro and Leunda 2012; Ellender and Weyl 2014; Goedknegt et al. 2016; Tadese and Wubie 2021). Such organisms are frequently introduced along with their hosts in a new area (Lambert 1997; Prenter et al. 2004; Taraschewski 2006). One reason to focus on these parasite co-introductions is that this phenomenon may have a serious impact as the lack of co-evolution between non-native parasites and native hosts can result in the lack of an adequate immune response to the infection. The scale of the problem may be underestimated when biodiversity assessment data are either lacking or incomplete, which can be the case when dealing with cryptic species. Cryptic species are two or more species usually reported as a single one because of their indistinguishable morphology and a lack of systematic studies (Bickford et al. 2007). One such example of cryptic diversity is the case of minnows *Phoxinus* spp. (Leuciscidae) (Kottelat 2007; Palandačić et al. 2017; Corral-Lou et al. 2019; Denys et al. 2020), small freshwater fish widely distributed across Eurasia, for which reliable diagnosis on the field is impeded by the difficulty of observing the diagnostic characters (Bianco 2014), except the nuptial coloration pattern shown in French species (Denys et al. 2020), i.e. only during their spawning period. There are 25 species currently accepted in the *Phoxinus* complex (Fricke et al. 2023) and 5 more molecular lineages potentially corresponding to distinct species (Palandačić et al. 2017) and the taxonomy of this genus is still under study, owing notably on the emergence of molecular tools. Within the genus, several introduction events have been documented e.g. *Phoxinus csikii* Hankó, 1922 and *Phoxinus septimaniae* Kottelat, 2007 were likely introduced in the lower and middle Rhine catchment systems (Netherland, Belgium and Germany) (Palandačić et al. 2020, 2022); the latter species was also introduced in the western Po river

basin (Italy), possibly during the same period with the growing popularity of trout angling (De Santis et al. 2021). Corral-Lou et al. (2019) highlighted the introduction in Catalonia of *P. septimaniae* and of a lineage from the Garonne which may be *Phoxinus dragarum* Denys, Dettai, Persat, Daszkiewicz, Hautecoeur & Keith, 2020 which is endemic to the Garonne drainage basin. Similarly), Denys et al. (2020) affirmed the introduction of *P. dragarum* in the Guadalquivir drainage basin on the basis of the nuptial coloration of the specimen illustrated by Sáez-Gómez and Prenda (2019). Garcia-Raventós et al. (2020) noted the introduction of a population from the Charente drainage basin (Western France) in the Sousa river (Portugal), with an unclear chronology. Introductions of *Phoxinus* were due to their use as live bait for angling, or via contamination of Salmonidae used to reinforce stocks to enhance angling (Museth et al. 2007; Miró and Ventura 2015; Garcia-Raventós et al. 2020). These introduction events contributed to the alteration of the distribution of *Phoxinus* minnows and have made their management more complex. Knowledge of this genus' taxonomy has evolved over the last fifteen years (Kottelat 2007; Palandačić et al. 2017, 2020, 2022; Corral-Lou et al. 2019; Denys et al. 2020; Garcia-Raventós et al. 2020; De Santis et al. 2021).

Western and southern Europe have been shown to be a hotspot for biological invasions, where non-native fish account for more than a quarter of the total number of species present (Leprieur et al. 2008). The small Mediterranean island of Corsica (France) displays a unique freshwater fish stock, with a native fish fauna composed of only 4 native fish species: the European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758), the brown trout *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, the freshwater blenny *Salariopsis fluviatilis* (Asso, 1801) and the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758; and naturally devoid of several Cypriniformes occurring in the Ibero-Franco-Italian region (Roule 1933; Changeux 1998); and more than 20 non-native species resulting from successive waves of introductions into the island's rivers and lakes (Roche and Mattei 1997; Roché 2001). These introductions started at the end of the 19th century with the addition of the mosquitofish *Gambusia holbrooki* Girard, 1859 in an attempt at biological control of malaria vectors (mosquito control). The introductions then continued in the 1970s with the release of the brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) and the domestic brown trout *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 in mountain lakes. Several species such as the roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), the tench *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), the carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 and the pikeperch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) were then introduced into artificial lakes and probably dispersed by anglers to rivers. Several non-controlled introductions occurred

afterwards at unknown dates, such as those of *Carassius* sp., the common perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and gudgeons *Gobio* spp.. Being an insular environment, Corsica is especially sensitive to species introductions (Towns et al. 2006; Donlan and Wilcox 2008). The arrival of *Phoxinus* minnows in Corsica are one such example of fish introductions that may have an impact on native fish populations e.g. the heritage species *Salmo trutta* Linnaeus, 1758. According to Denys et al. (2020), two species of *Phoxinus* are known to occur on the island: *Phoxinus phoxinus* in the Golo river and *Phoxinus dragarum* in the Tavignano river. However, this data was acquired at only two localities on the island, and owing to the difficulty of discriminating between *Phoxinus* species outside their spawning period, the specific diversity of this genus has yet to be explored in Corsica.

Parasites have been used as a tool for assessment of conservation issues, helping to untangle the introduction history of their hosts, to identify their origin and spreading routes by acting as proxies for their hosts' genealogy and ecology (Whiteman and Parker 2005; Nieberding and Olivieri 2007; Gagne et al. 2022). The shorter generation time and smaller population size of parasites, compared to their hosts, allow the use of parasites as markers to clarify the origin and dispersal of invasive species (Nieberding and Olivieri 2007; Gagne et al. 2022). For this purpose, considerable attention has been paid to viruses (e.g. Biek et al. 2006; Allen et al. 2010; Wilfert and Jiggins 2014). However, macroparasites have also been used successfully to gain insight into the origin of introduced hosts, their introduction routes and vectors, to highlight contemporary and historical contacts between host populations, to identify the source population of migratory individuals, past migrations and differentiation events (Wickström et al. 2003; Nieberding et al. 2004, 2006; Criscione et al. 2006; Reshetnikov et al. 2011; Huyse et al. 2015; Kmentová et al. 2019; Šimková et al. 2022). A key feature with regard to the ability of a parasite to be a useful marker is its shared history with its host, which is dependent on the strength of the host-parasite interaction and thus on its host specificity, on the absence or presence of intermediate hosts and on the absence or presence of a free-living stage (Page 2003; Clayton and Johnson 2003; Charleston and Perkins 2006; Nieberding and Olivieri 2007). Monogeneans, with their often strong association with their host, their direct life cycle and direct transmission, are good candidates to study their fish host's introductions, dispersion, biogeography and evolutionary history (Pariselle et al. 2011; Lumme et al. 2016; Kmentová et al. 2019; Benovics et al. 2020; Šimková et al. 2022; Rahmouni et al. 2023a).

The aims of this study were (1) to inventory the *Phoxinus* species introduced to the small Mediterranean island of Corsica and their intraspecific variability, (2) to retrace their

introduction routes through haplotype networks and parasite fauna, and (3) to study their parasite communities for the first time in this region and assess their potential impact on the native fish fauna, especially *S. trutta*.

2. Material and methods

2.1. Study area and sample collection

A total of 225 *Phoxinus* minnows were taken from 12 different freshwater sampling localities across the Haute-Corse *Département* (Corsica, French Mediterranean, Figure 31, Table 19). The sampling localities cover a total of 10 rivers and 5 drainages basins. The samplings were conducted from June to October 2022 by electrofishing in compliance with French legislation and with the help of the French Agency of Biodiversity (OFB) as well as the Angling Federation of Corsica (FDAAPPMA2). Sampled watercourses were selected to include all rivers for which *Phoxinus* minnow abundance was sufficient, on the basis of data obtained through the European Union Water Framework Directive fish monitoring conducted by the OFB.

2.2. Dissection and parasitological examination

Phoxinus minnows were euthanized in compliance with French legislation (NOR: AGRG1238753A), transported on ice in individual bags to the laboratory, and kept on ice until examination. Each individual was weighed to the nearest 0.1 gram (TW, in g), and measured to nearest millimeter (TL, in mm). Fin-clips were preserved in 95 % ethanol for molecular studies. The stomach, intestine, swim bladder, spleen, and liver were placed in Petri dishes with physiological saline and examined under a stereomicroscope for parasites. The skin, gills, fins, mouth, and abdominal cavity were also checked for parasites. Brains were checked for *Diplostomum phoxini* (Faust, 1959) metacercariae by squashing the brain gently between two microscope slides as described in Müller (1995). All parasites collected were preserved in 70% or 90% ethanol. A subsample of *Gyrodactylus* (Platyhelminthes: Monogenea) were used for further molecular analysis.

2.3. Statistical analysis

Parasite indices were calculated following the terminology of Bush et al. (1997): prevalence is the number of hosts infected with at least one individual of a particular parasite species divided by the number of hosts examined and expressed as a percentage; mean abundance is the total number of individuals of a given parasite species in a sample divided by the total number of hosts in that sample; and mean intensity is the total number of individuals of a given parasite species in a sample divided by the number of infected hosts in that sample. As species are considered bio-indicators when their abundance and/or frequency in a particular habitat are significantly higher in this habitat (Mouillot et al. 2002), an analysis of indicator values (IndVal) (Dufrêne and Legendre 1997) was used to combine the parasite species' relative abundance (specificity) and relative frequency (fidelity) for a given variable. Specificity is the mean abundance of a parasite species in a given group of *Phoxinus* minnows divided by the same parasite abundance infecting all *Phoxinus* minnows. Fidelity is defined as the percentage of *Phoxinus* minnows in a given group infected by a given parasite species. The IndVal analysis's capacity to include both specificity and fidelity in the same index constitutes an advantage over classical statistical tests (e.g., ANOVA) when looking for indicator species in highly variable communities, such as parasites (Mouillot et al. 2002). Calculations of IndVal and associated p-values (10,000 permutations) were conducted using the labdsv R package (Roberts 2019).

2.4. Molecular analyses

For minnows, a DNA barcoding approach *sensu* (Hebert et al. 2003) was done with the cytochrome oxidase subunit 1 (COI) marker. DNA extraction, PCR, sequencing and sequences cleaning follow Denys et al. (2020). Concerning parasites, total DNA was extracted following the same protocol as for minnows.

Concerning *Gyrodactylus* parasites, total DNA was extracted with a QIAamp ® DNA Micro kit (QIAGEN) following the manufacturer's instructions. The D1 + D2 regions of the 28S rDNA gene was amplified using the forward primer C1 5'-ACCCGCTGAATTTAAGCAT-3' and the reverse primer D2 5'-TGGTCCGTGTTTCAAGAC-3' (Wu et al. 2005) and a partial fragment of the Internal Transcribed Spacer (ITS2) region was amplified using the forward primer ITS4.5 5'-CATCGGTCTCTCGAACG-3' and the reverse primer IST2 5'-TCCTCCGCTTAGTGATA-3' (Matejusová et al. 2001). DNA was amplified by PCR in a

final 20 µL volume containing 1 µL DMSO, 1 µL of dNTP 6.6 µmol/L, 0.15 µL of Qiagen Taq DNA polymerase, using 2 µL of the buffer provided by the manufacturer and 0.4 µL of each primer at 10 pmol/L; 3 µL of DNA extract was added. After 3 min denaturation at 95°C (hot start), the PCR was run for 50 cycles (30 s at 94°C; 1 min at 50°C for ITS2 and 56°C for 28S; 1 min 30s at 72°C), with a 3 min terminal elongation at 72°C on a Bio-Rad t100^{TM} thermal cycler. Successful PCRs were selected on ethidium-bromide stained agarose gel. Sanger sequencing was performed in both directions by a commercial company (Eurofins) (http://www.eurofins.fr).

Species identification, phylogenetic grouping and haplotype networks

Phoxinus COI sequences were compared with a molecular dataframe from different publications (Geiger et al. 2014; Knebelsberger et al. 2015; Behrens-Chapuis et al. 2015, 2021; Thalinger et al. 2016; Schönhuth et al. 2018; Denys and Manne 2019; Denys et al. 2020; De Santis et al. 2021; Zangl et al. 2022, Supplementary data 1– *ces données supplémentaires sont présentées en annexe du present manuscrit, Annexe 8*). Aligning, p-distances and NJ-tree reconstruction based on the DNA barcodes were performed under MEGA X (Kumar et al. 2018) with the Kimura 2 parameter model (K2P; Kimura 1980). Bootstrap values (Felsenstein 1985) with 1000 replicates were also calculated for evaluating the robustness of clusters.

Median-joining networks were built from the *COI* datasets of each species using Network v.4.6 (Bandelt et al. 1999). We applied a maximum parsimony algorithm and the criterion "frequency > 1" to simplify the complex branching scheme and generate networks representing the most parsimonious relationships. Genetic diversity indices (haplotype diversity (Hd), number of polymorphic site (S) and number of haplotypes (h)) were calculated with DnaSP V6 (Rozas et al. 2017).

Gyrodactylus delineation was performed as follows: data processing and sequence assembling were done with Geneious Prime ® 2020.2.4 (http://www.geneious.com). Sequences were aligned with MAFFT alignment (Katoh et al. 2002). PartitionFinder *v*.2.1.1 (Lanfear et al. 2012) was used to estimate the best evolution model for the Bayesian phylogenetic inference analyses selected under the Bayesian Information Criterion (GTR + G for ITS2 and 28S). The percentage of divergence between sequences was calculated in Geneious Prime. The phylogenetic tree was constructed with MrBayes *v.3.2.6* (Ronquist et al. 2012). Two independent analyses were run for 10 million generations, sampling every 200 generations.

The convergence of the two analyses was checked and the tree obtained is a consensus with ten percent of the trees discarded as burn-in. Sixteen sequences were obtained for the phylogenetic reconstruction and 2 sequences of *Benedenia armata* were added from GenBank (LC602801.1 for ITS2 and LC408961.1 for 28S) as out group. A total of 16 sequences were used for the phylogenetic reconstruction based on ab alignment of 1390 base pairs (pb).

3. Results

3.1. Diversity of introduced *Phoxinus* in Corsica

The *Phoxinus* minnows sampled in Corsican rivers were molecularly identified at the species level as *P. phoxinus*, *P. dragarum*, *P. septimaniae* and *P. csikii*, as supported by the phylogenetic tree (Figure 31, Table 19, 20, Supplementary data 2 – *ces données supplémentaires sont présentées en annexe du present manuscrit, Annexe 9*). The distribution of these recorded species seems to be dependent on the drainage basin, with *P. csikii* recorded exclusively from the Golo drainage basin and *P. septimaniae* from the Tavignano drainage basin. *Phoxinus dragarum* was recorded only in the Tavignano drainage basin and those to the south of it. *Phoxinus phoxinus* is the majority of the identified individuals in both northernmost sampled drainages basins (Golo and Fium'Alto) (Figure 31, Supplementary data 2).

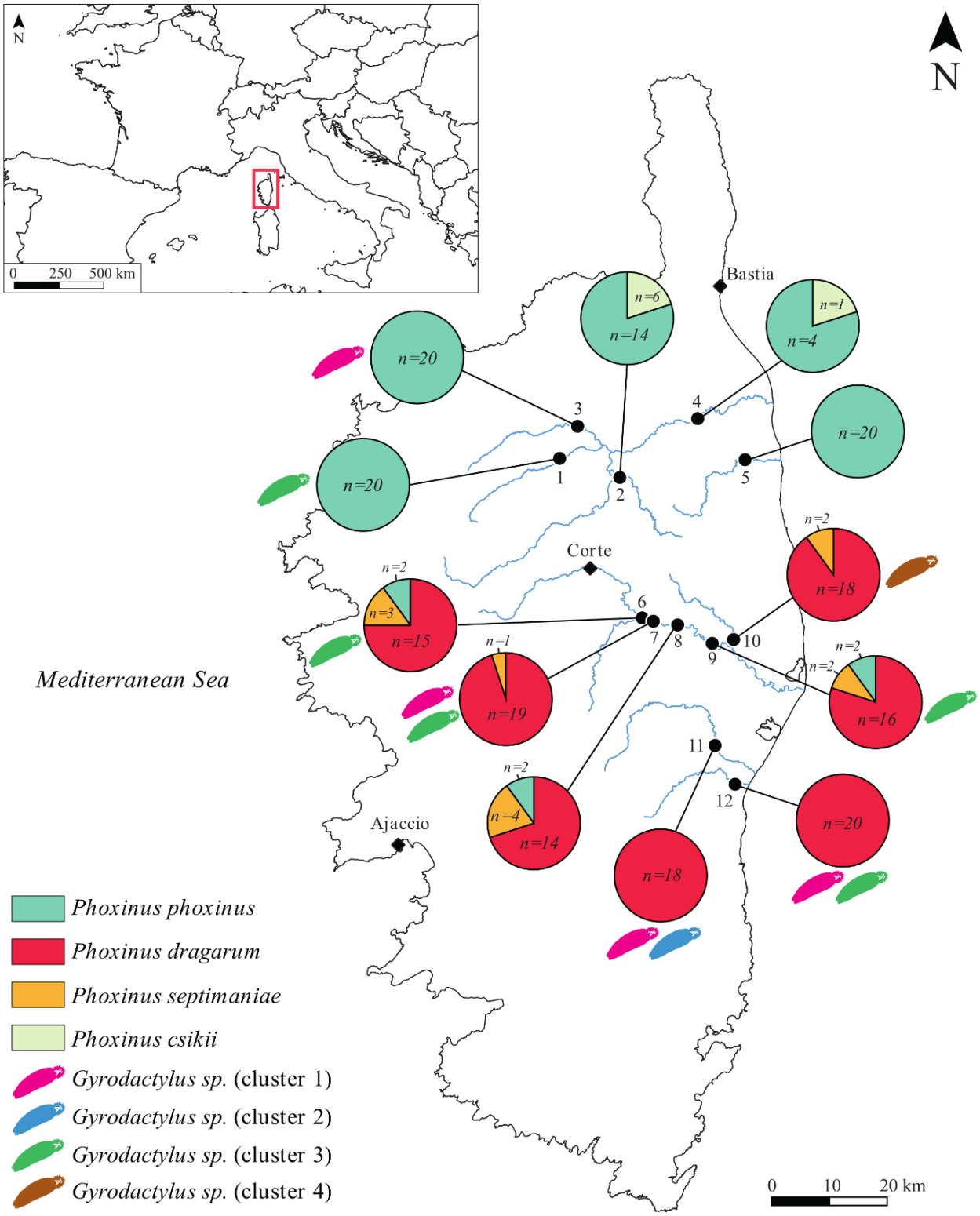


Figure 31. Sampling localities for *Phoxinus* minnows in Corsica, with the corresponding proportions of *Phoxinus* species and corresponding *Gyrodactylus* clusters. Locality number (river, locality name): 1 (Asco, Moltifao); 2 (Casaluna, Gavignano); 3 (Tartagine, Castifao); 4 (Golo, Barchetta); 5 (Fium'Alto, Taglio-Isolaccio); 6 (Vecchio, Venaco); 7 (Tavignano, Altiani); 8 (Tavignano, Piedicorte-di-Gaggio); 9 (Tavignano, Saint-Georges); 10 (Corsigliese, Pancheraccia); 11 (Fium'Orbo, Ghisonaccia); 12 (Abatesco, Prunelli-di-Fium'Orbo). Diamonds are the major cities in Corsica, *n* is the number of individuals of the corresponding species in the corresponding locality

Table 19. Specimens analyzed in this study (*N*, number of specimens; TL, total length in mm (mean ± standard deviation (minimum-maximum); TW, total weight in g (mean ± standard deviation (minimum-maximum)), and parasitological indices for both main parasites (P, prevalence (%); MA, mean abundance; MI, mean intensity)

									***Gyrodactylus* spp.**			**Black spot disease, metacercariae**		
Site	***N***	**Species (*N*)**	**Site name**	**Altitude**	**River**	**Drainage basin**	**TL**	**TW**	**P**	**MA**	**MI**	**P**	**MA**	**MI**
1	20	*P. phoxinus* (20)	Moltifao	310	Asco	Golo	66.2 ± 7.8 (50-79)	2.8 ± 1 (0.9-4.4)	65	3.8 ± 4.4	5.9 ± 4.2	15	1.2 ± 4.7	7.7 ± 11.5
2	20	*P. phoxinus* (14) *P. csikii* (6)	Gavignano	254	Casaluna	Golo	73.8 ± 5.2 (66-82)	4.5 ± 0.9 (3.1-6.2)	70	3.9 ± 7.9	5.5 ± 9.0	15	0.3 ± 0.7	1.7 ± 1.2
3	20	*P. phoxinus* (20)	Castifao	250	Tartagine	Golo	63.4 ± 8.3 (49-83)	2.9 ± 1.3 (1.4-5.9)	90	59.6 ± 94.8	66.2 ± 97.8	55	15.7 ± 54.5	28.5 ± 72.4
4	5	*P. phoxinus* (4) *P. csikii* (1)	Barchetta	81	Golo	Golo	67.8 ± 5.4 (62-75)	3.3 ± 0.6 (2.7-4.2)	20	0.2 ± 0.4	1 ± -	0	-	-
5	20	*P. phoxinus* (20)	Taglio-Isolaccio	60	Fium'Alto	Fium'Alto	35.1 ± 3.1 (28-41)	0.4 ± 0.1 (0.2-0.6)	5	0.1 ± 0.4	2 ± -	0	-	-
6	20	*P. phoxinus* (2) *P. dragarum* (15) *P. septimaniae* (3)	Venaco	199	Vecchio	Tavignano	63.4 ± 5.4 (51-72)	2.9 ± 0.8 (1.4-4.7)	25	0.4 ± 0.7	1.4 ± 0.9	5	0.1 ± 0.2	1 ± -
7	20	*P. dragarum* (19) *P. septimaniae* (1)	Altiani	157	Tavignano	Tavignano	52.4 ± 7.8 (39-75)	1.5 ± 0.8 (0.6-4)	45	2 ± 3.3	4.4 ± 3.8	0	-	-
8	20	*P. phoxinus* (2) *P. dragarum* (14) *P. septimaniae* (4)	Piedicorte-di-Gaggio	157	Tavignano	Tavignano	56.3 ± 6.9 (40-72)	2 ± 0.8 (0.7-3.9)	65	3.1 ± 3.5	4.7 ± 3.3	0	-	-
9	20	*P. phoxinus* (2) *P. dragarum* (16) *P. septimaniae* (2)	Saint Georges	57	Tavignano	Tavignano	65.3 ± 7.8 (54-86)	2.9 ± 1.5 (1.4-7.3)	70	2.4 ± 2.1	3.4 ± 1.7	5	0.2 ± 0.9	4 ± -
10	20	*P. dragarum* (18) *P. septimaniae* (2)	Pancheraccia	56	Corsigliese	Tavignano	66.6 ± 7.6 (51-85)	3.1 ± 1 (2-5.8)	85	16.8 ± 29.2	19.8 ± 30.9	0	-	-
11	20	*P. dragarum* (18) Unidentified (2)	Ghisonaccia	22	Fium'Orbo	Fium'Orbo	55.2 ± 10.3 (45-88)	1.9 ± 1.1 (0.9-5.3)	50	2.6 ± 5.0	5.2 ± 6.1	15	1.5 ± 4.3	9.7 ± 7.5
12	20	*P. dragarum* (20)	Prunelli-di-Fium'Orbo	8	Abatesco	Abatesco	57.8 ± 7.3 (43-69)	1.9 ± 0.7 (0.8-3.4)	25	0.6 ± 1.2	2.2 ± 1.6	30	0.7 ± 1.1	2.2 ± 1.0

Five *P. dragarum* haplotypes were detected in Corsica (Figure 32). H7 is shared by 19 individuals sampled in the Fium'Orbo and specimens originating from the Garonne drainage basin in the Pyrenees and the Landes (six sequences), H4 is shared by 72 *P. dragarum* from the Tavignano and 1 specimen from the Garonne drainage basin in the Massif Central (Figure 32a). Three haplotypes (H5, H6 and H11; respectively 12, 15 and 5 individuals) were new and did not correspond to any available sequence. Three haplotypes were detected in Corsica for *P. septimaniae* (Figure 32b): no correspondence was found for H4 and H5 (1 and 5 individuals respectively), which are separated from specimens originating from the Rhone drainage basin by two and three mutational steps, respectively. The haplotype H24 recorded from the Tavignano in Corsica (6 sequences) was shared by minnows sampled in several drainage basins: Mediterranean and Rhone (France, 7 sequences), Middle Rhine (Germany, 12 sequences) and Po (Italy, 1 sequence). Three *P. phoxinus* haplotypes were recorded in Corsica of which H11 was the major one (69 sequences) and was shared with 4 specimens originating from the Meuse drainage basin (France), the Middle Rhine (Germany, 178 sequences) and one specimen from the Boyne River in Ireland. No haplotype was shared with specimens from the Seine. The second most represented haplotype in Corsica (H10) was shared with 3 specimens from the Upper Danube and the Middle Rhine (Germany). Concerning *P. csikii*, only one haplotype (H23) was detected in Corsica (7 sequences) and was shared with specimens from the Middle Rhine (Germany, 132 sequences) and the Po (Italy, 2 sequences).

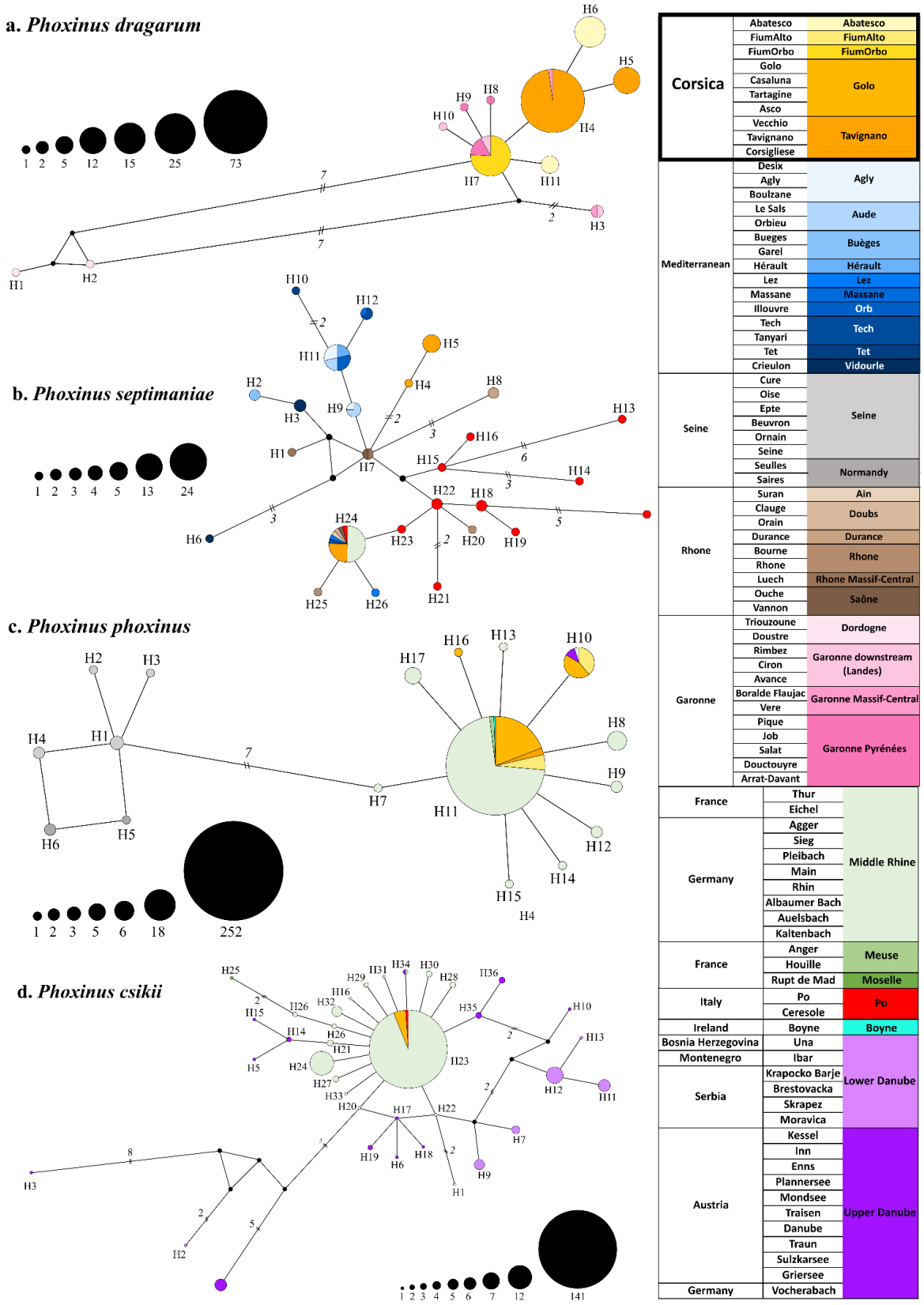


Figure 32. COI haplotype networks obtained for the four *Phoxinus* species detected in Corsica, on the 745 sequences generated in this study and retrieved from GenBank (Supplementary data 1). Circle size is proportional to the observed haplotype frequencies and black points represent hypothetical haplotypes. Colors highlight drainage basins

Genetic diversity indices are given in Supplementary data 3 (*ces données supplémentaires sont présentées en annexe du present manuscrit, Annexe 10*). Comparison of genetic diversity parameters among the four species found in Corsica showed that *P. septimaniae* had the highest haplotype diversity, mean number of pairwise differences and nucleotide diversity while *P. phoxinus* had the lowest. The highest number of haplotypes was reported for *P. csikii* though only one was detected in Corsica. This species also showed the highest number of polymorphic sites. Conversely, the lowest number was reported for *P. dragarum* while this species had the highest number of haplotypes in Corsica and the lowest number of polymorphic sites.

3.2. Parasite diversity in *Phoxinus* minnows in Corsica

A total of six distinct parasites were recovered from Corsican *Phoxinus* minnows. *Gyrodactylus* spp. (Monogenea: Gyrodactylidae, recovered from all sampling localities) and a black spot disease-causing metacercariae, most likely *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea: Diplostomidae, recovered from half the localities) were the two main parasites recovered from Corsica. Prevalence, mean abundance and mean intensity for both these two main parasites are reported for each locality and each host species (Tables 19, Supplementary data 4 – *ces données supplémentaires sont présentées en annexe du present manuscrit, Annexe 11*). *P. cuticola* metacercariae were recovered from all *Phoxinus* species except *P. septimaniae* and *Gyrodactylus* from all four species present in Corsica. *Gyrodactylus* species could not be identified at the species level due to the lack of matching sequences in GenBank, but our phylogenetic analysis showed the occurrence of four distinct clusters of *Gyrodactylus* sequences (Figure 31, 33). The first cluster consists of *Gyrodactylus* recovered from a *P. phoxinus* from Tartagine river (Golo drainage) and from several *P. dragarum* from Fium'Orbo, Tavignano and Abatesco. Cluster 2 comprises a single sequence from a *P. dragarum* sampled in the Abatesco. The third cluster shows haplotypes being shared between a *P. phoxinus* from Vecchio river (Tavignano drainage basin) and from *P. dragarum* from the Asco (Golo drainage basin), Tavignano and Fium'Orbo rivers. The last cluster (Cluster 4) consists of two sequences originating from a *P. dragarum* from Corsigliese river (Tavignano drainage basin). Besides *Gyrodactylus* spp. and *P. cuticola*, several parasites could not be identified due to the low number of recovered individuals and development stages lacking diagnostic features. One Trematoda larvae was recorded from the body cavity of *P. dragarum*, Nematoda larvae were observed in the swimbladder of *P. phoxinus*, *P. dragarum* and *P.*

septimaniae, two leeches (Hirudinea) were recovered from the skin of a *P. phoxinus* and a *P. dragarum* and a few freshwater mussel glochidia (Bivalvia: Unionidae) were recovered from the gills of 3 individuals *P. dragarum*, only in locality 9. The examination of brains did not show any *D. phoxini* metacercariae.

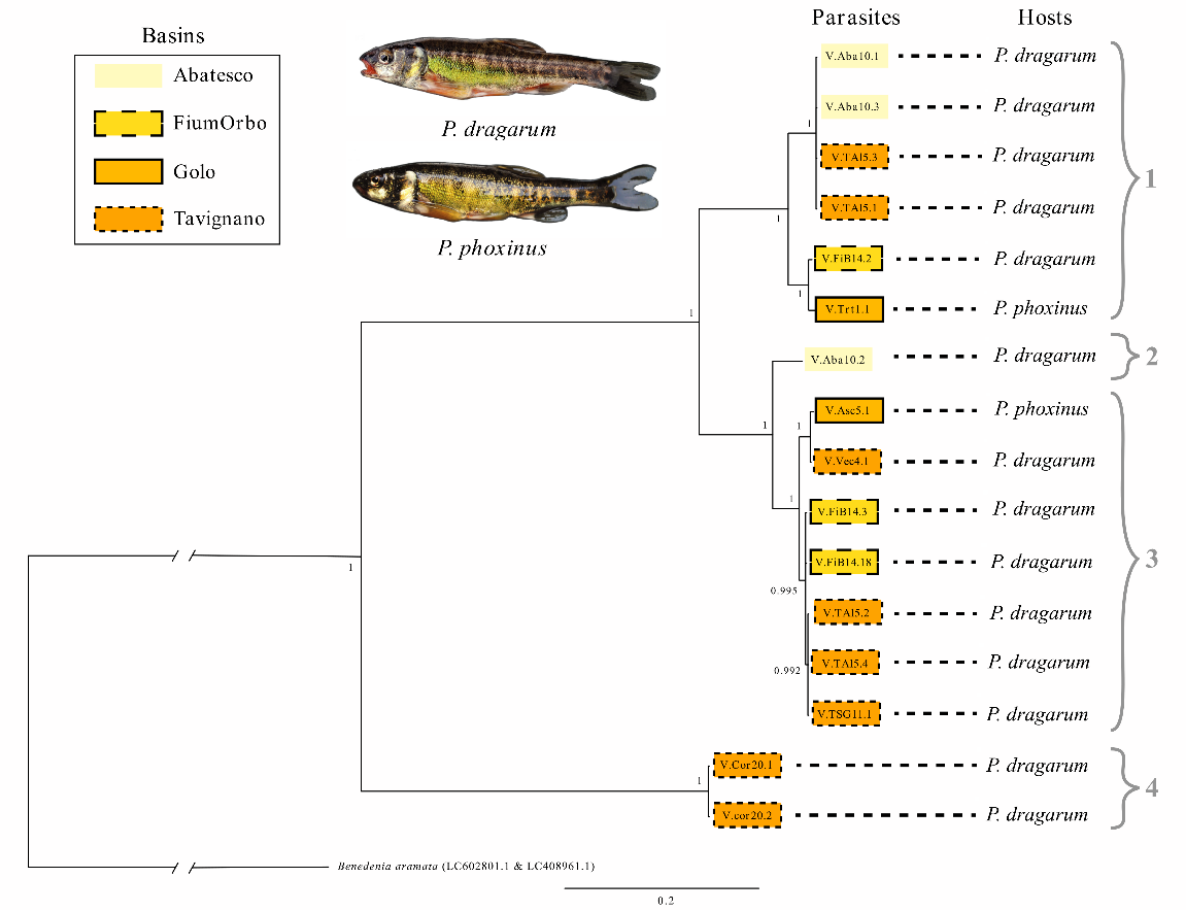


Figure 33. Phylogenetic tree inferred with MrBayes for the *Gyrodactylus* sampled in Corsica using ITS2 gene, with their corresponding host species. Numbers indicated in grey correspond to the four clusters. Minnows pictures come from Denys et al. (2020)

Influence of sampling localities on parasite communities

IndVal analysis did not show any preference of *Gyrodactylus* spp. nor black spot disease metacercariae towards a particular *Phoxinus* species and those results are thus not presented here. However, IndVal analysis showed that both black spot disease-causing metacercariae and *Gyrodactylus* spp. are characteristic of locality 3 (Tartagine river) as the IndVal as significantly higher for this locality (Supplementary data 5 – *ces données supplémentaires sont présentées en annexe du present manuscrit, Annexe 12*). Fidelity of *Gyrodactylus* spp. was very high whereas the specificity was intermediate as this taxon was recovered from all studied

localities. Black spot disease metacercariae showed quite high specificity and intermediate fidelity. This corresponds to the locality showing the highest abundances for both parasites (Figure 34).

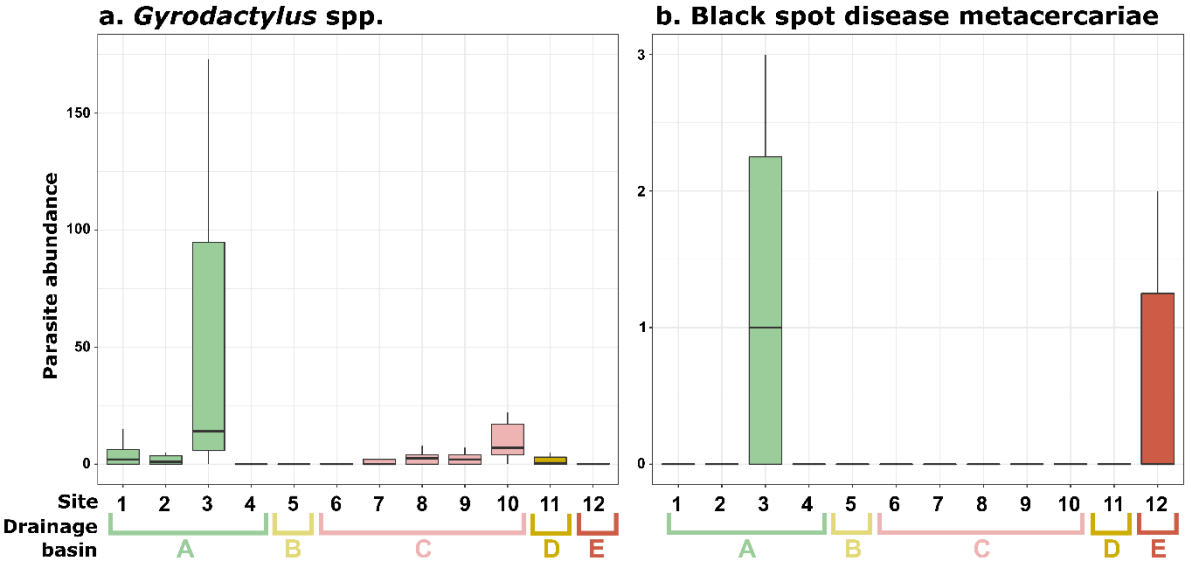


Figure 34. Abundance of infection for (a) *Gyrodactylus* spp. and (b) Black spot disease (metacercariae) in *Phoxinus* minnows for each locality. Localities: (1) Moltifao, (2) Gavignano, (3) Castifao, (4) Barchetta, (5) Taglio-Isolaccio, (6) Venaco, (7) Altiani, (8) Piedicorte-di-Gaggio, (9) Saint-Georges, (10) Pancheraccia, (11) Ghisonaccia, (12) Prunelli-di-Fium'Orbo. Drainage basin A: Golo, B: Fium'Alto, C: Tavignano, D: Fium'Orbo, E: Abatesco. Boxplots appearing flat are due to the low prevalence of parasite in the corresponding locality

4. Discussion

4.1. *Phoxinus* minnows in Corsica: an underestimated diversity

Only one *Phoxinus* species was reported from Corsica (Roché 2001) until 2020 when Denys et al. (2020) showed not only the presence of *P. phoxinus* in the Golo river, but also of *P. dragarum* in the Tavignano river. The present study reports for the first time the occurrence of two additional species in Corsica: *P. septimaniae* and *P. csikii*. The results of the present study should however be analyzed taking into account the limitation of the molecular marker used. Hybridization events were reported for this genus but, as a mitochondrial marker, the COI would not be able to detect eventual hybrids. Using a nuclear marker could be of interest in the future (Palandačić et al. 2017, 2020, 2022; Corral-Lou et al. 2019).

All four species of *Phoxinus* species introductions in Corsica are likely to result from their use as live bait by anglers. This mechanism has already been shown to be the cause of *Phoxinus* minnows introductions in other regions in Europe e.g. Norway and Portugal (Museth et al. 2007; Garcia-Raventós et al. 2020). This hypothesis is supported by the isolation of Corsica from the mainland by the Mediterranean Sea and the fact that *Phoxinus* minnows are not part of the native Corsican fish fauna (Changeux 1998; Roché 2001; Keith et al. 2020), indicating a human-mediated introduction and the common use of *Phoxinus* minnows as live bait for recreational fishing e.g. *Salmo trutta* angling (Banha et al. 2016). Two patterns of introduction are supported by the COI haplotype networks (Figure 35): (1) In both northernmost Corsican drainage basins (Golo and Fium'Alto), *P. phoxinus* was the majority of sampled individuals, and *P. csikii* was only found in the Golo drainage basin, with haplotypes originating from the Middle Rhine, pointing toward an introduction through individuals from a continental Europe wholesaler and used as baits. This pattern resembles the case of *P. csikii* and *P. phoxinus* in Germany and the Netherlands (Palandačić et al. 2022). In France, minnows sold in all angling shops come from a same wholesaler (Amorvif; http://www.armorvif.com/) located in Brittany. Costedoat et al. (2014) characterized 50 specimens from this wholesaler and they found that 86% belong to the Meuse lineage of *P. phoxinus*, 6% were identified as *P. csikii*, 6% as *P. fayollarum* and 2% as *P. septimaniae*. The proportions of each species in both northernmost drainage basins (92 % *P. phoxinus* and 8 % *P. csikii*) add support to the hypothesis of a wholesaler-mediated introduction as the main species is the same in these localities and the wholesaler's stock. The absence of two minor species *P. septimaniae* and *P. fayollarum* and presence of *P. csikii* would result from a random sampling that most likely occurred during the importation process. (2) In the southernmost drainages basins (Tavignano, Fium'Orbo and Abatesco), the occurrence of haplotypes from Southern France (Garonne, Mediterranean and Rhone) for *P. septimaniae* and *P. dragarum* could be indicative of angler-mediated introductions, as has been shown in the case of *Phoxinus dragarum* and *P. bigerri* in the Iberian Peninsula (Corral-Lou et al. 2019). In this region, it is known that anglers travel widely and can use and introduce invasive species (Banha et al. 2016), and it is likely that anglers from continental France bring their live baits with them to be used in Corsican freshwaters.

Six species are recognized from continental France: *P. phoxinus*, *P. csikii*, *P. septimaniae*, *P. dragarum*, *Phoxinus fayollarum* Denys, Dettai, Persat, Daszkiewicz, Hautecoeur & Keith, 2020 and *Phoxinus bigerri* Kottelat, 2007 (Geiger et al. 2014; Corse et al. 2017; Palandačić et al. 2017; Schönhuth et al. 2018; Denys et al. 2020). To our knowledge, *Phoxinus* species

reported from Italy consist of *Phoxinus lumaireul* (Schinz, 1840), *P. septimaniae* and *P. csikii* (Palandačić et al. 2017; De Santis et al. 2021) and those from Spain are *P. bigerri*, *P. septimaniae* and *P. dragarum* (Geiger et al. 2014; Corral-Lou et al. 2019; Keith et al. 2020). According to the extent of current knowledge concerning the distribution of this genus' species, France is the only country where all species introduced to Corsica were reported. The known distribution of *Phoxinus* species in the countries closest to Corsica is thus an additional argument strengthening the hypothesis of multiple introductions from continental France. The inclusion of more individuals in haplotypes analysis would be of interest to better resolve haplotype networks as those generated in this study showed several hypothetical haplotypes and thus uncertain relationships.

Additionally, the study of these fishes' parasites allows the hypothesis of secondary dispersion routes (Figure 35). The observation of two shared *Gyrodactylus* clusters (clusters 1 and 3) between *P. phoxinus* from Golo drainage and *P. dragarum* from Tavignano and Fium'Orbo (plus Abatesco for one of them) drainages basins, combined with the absence of observation of *P. dragarum* in the Golo drainage basin, allows the hypothesis of a recreational anglers-mediated secondary dispersion of fish and their parasites from the Golo drainage to the Tavignano, Fium'Orbo and Abatesco drainages basins. As *P. phoxinus* was not observed in the Fium'Orbo and Abatesco rivers, a probable suite of events would be: a first transfer of *P. phoxinus* from the Golo drainage basin to the Tavignano drainage basin, and a second transfer of *P. dragarum* from the Tavignano drainage basin to the Abatesco and Fium'Orbo. The use of parasites as potential markers for introduction routes and historical distribution of hosts has already been discussed e.g. *Kapentagyrus* (Monogenea: Dactylogyridae) were used to clarify the origin of the Clupeidae *Limnothrissa miodon* (Boulenger, 1906) in Lake Kariba, Zimbabwe (Kmentová et al. 2019), the lack of *Gyrodactylus* on the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in Belgium suggested an introduction via ballast water (Huyse et al. 2015), host specific *Dactylogyrus* (Monogenea: Dactylogyridae) were used to evidence historical contact between North American and European Leuciscidae as well as contemporary contacts between these fish in North America (Šimková et al. 2022) and the host-specific *Nippotaenia perccotti* (Akhmerov, 1941) (Cestoda: Nippotaeniidae) proved useful to analyze the introduction vectors and dispersion pathways of its host, the Chinese sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Reshetnikov et al. 2011). Again with regard to *P. glenii*, the Monogenea *Gyrodactylus perccotti* Ergens & Yukhimenko, 1973 has been used to suggest distinct introduction events in the Vistula and Danube drainages basins and a migration from the Vistula to the middle

Dnieper River (Ondračková et al. 2012; Kvach et al. 2016). Here we show the usefulness of *Gyrodactylus* species as tags to elucidate regional-scale inter-basin transfer of their hosts in the case of *Phoxinus* minnows introduction in a small Mediterranean island.

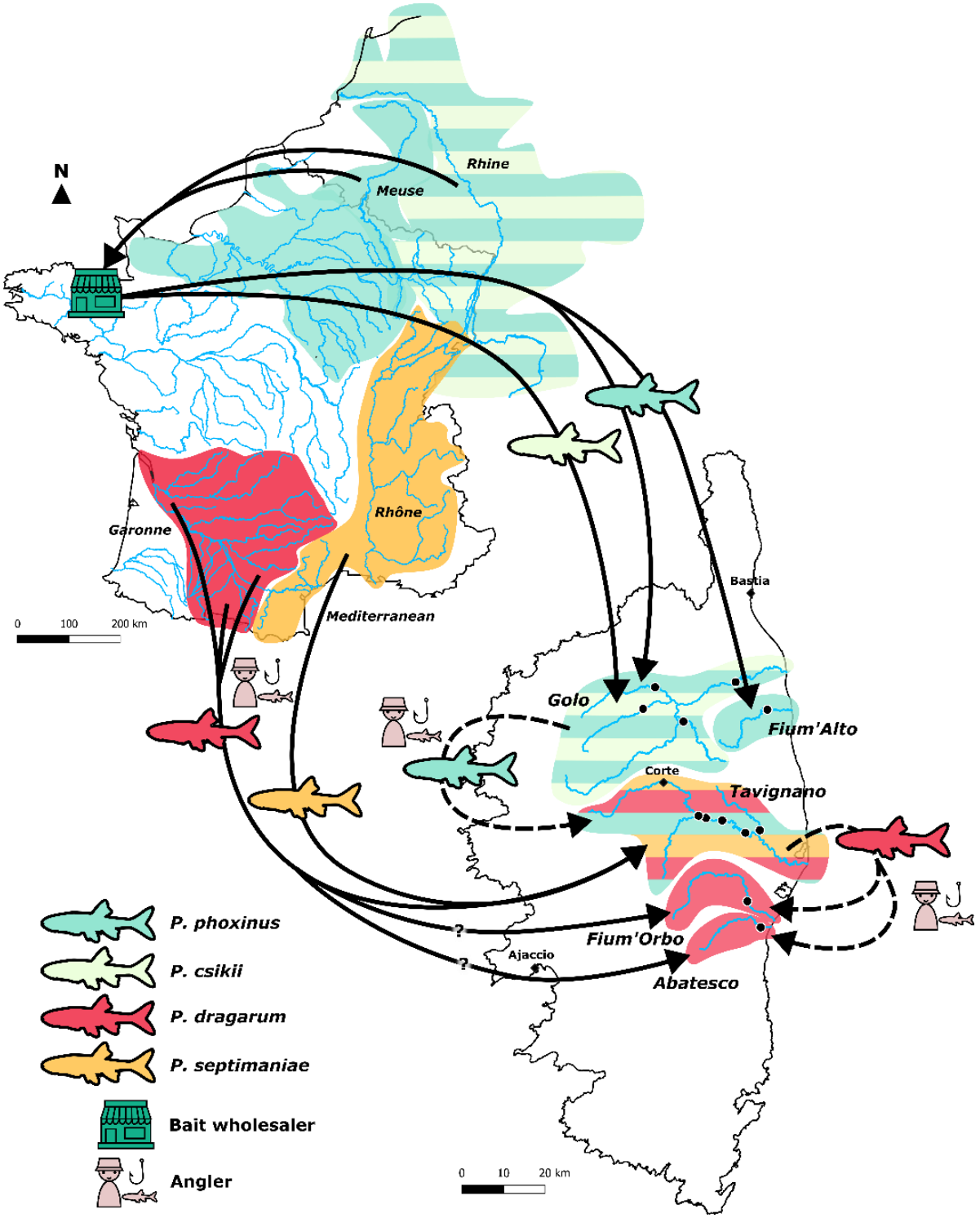


Figure 35. Resume of introduction events of *Phoxinus* minnows in Corsica based on results from this study. Solid arrows correspond to primary introduction routes (wholesaler and angler-mediated introductions), dashed arrows to secondary routes (angler-mediated inter-drainage basin translocations)

4.2. Low parasite diversity of introduced *Phoxinus* minnows

In Eurasia, wild parasite communities of *Phoxinus* spp. show species richness ranging from 4 helminths reported from Frongoch lake in the UK (Bibby 1972) to 14 helminths species in the river Pechora, Russia (Dorovskikh and Stepanov 2008, 2009) and 14 parasite species including helminths and Copepoda in the rivers Chulman and Ungra, Russia (Boutorina and Reznik 2015). With 5 helminth species, the parasite richness of *Phoxinus* minnows in Corsica was thus among the lowest reported for this genus in Eurasia, along with two reports from the UK and one from a mountain water system in southern Norway (Ashworth and Bannerman 1927; Bibby 1972; Kristoffersen and Teigland 1997). A likely explanation for the low diversity reported from the UK is its insularity whereas the *Phoxinus* examined in southern Norway were qualified as recently spread. Corsica combines both these characteristics, being a small Mediterranean island where *Phoxinus* minnows are part of the non-native fauna, most likely introduced circa 2000 (Roché 2001). Several taxa known to occur in *Phoxinus* in mainland southern Europe were not recorded from Corsica, such as the Acanthocephala, the Argulidae (Ichthyostraca), the Allocreadiidae (Digenea) and the Cestoda (both Proteocephalidae and Diphyllobothridae) (Cruz et al. 2022). The few parasitological analyses of *Phoxinus* minnows conducted in mainland France showed radically distinct parasite communities, with the presence of *Dactylogyrus* spp., *D. phoxini* and *Diplozoon* spp., taxa not recorded in Corsica (Joyeux and Baer 1953; Euzet and Lambert 1971; Lambert 1977; Le Brun et al. 1988). However, it should be noted that these records originate from localities pertaining to the distribution ranges of *Phoxinus fayollarum* Denys, Dettaï, Persat, Daszkiewicz, Hautecoeur & Keith, 2020, a species not observed in Corsica, and of *P. septimaniae*, which was one of the least abundant *Phoxinus* in our samples and may have been introduced in small numbers. The parasitological data from mainland France thus does not contradict the hypothesis of angler-mediated introduction.

The absence of record for *D. phoxini* in Corsica can appear surprising as this species was reported from *Phoxinus* minnows from Russia in the east to Spain in the west (Dorovskikh et al. 2008; Cruz et al. 2022). However, there are two possible explanations for this: (1) *D. phoxini* “missed the boat” and never reached Corsica i.e., the *Phoxinus* introduced to Corsica were devoid of this parasite, or (2) *D. phoxini* “drowned on arrival”, being unable to complete its life cycle.

4.3. *Gyrodactylus* diversity: probably still much to unravel

Phoxinus minnows are host to an unexpected diversity of *Gyrodactylus* parasites. The four distinct clusters detected in the freshwaters of Corsica and highlighted by the use of ITS2 gene potentially correspond to four different species and two of them were shared between two species of hosts (*P. phoxinus* and *P. dragarum*) while the other two has only be found in *P. dragarum*. Due to technical difficulties, molecular and phylogenetic analysis could not be performed for *Gyrodactylus* specimens sampled on all *Phoxinus* species present in Corsica despite their occurrence on the four species recovered from the island. Numerous species of *Gyrodactylus* are known to occur on *Phoxinus* minnows throughout Eurasia (Harris et al. 2004; Bakke et al. 2007; Lumme et al. 2017), with some species recorded from a restricted number of sampling localities e.g., *Gyrodactylus vimbi* Shulman, 1954 (Finland) (Blazek et al. 2008), *Gyrodactylus prostae* Ergens, 1963, *Gyrodactylus llewellyni* Ergens & Dulmaa, 1967 and *Gyrodactylus minimus* Malmberg, 1957 (Mongolia) (Ergens and Dulmaa 1967), and *Gyrodactylus konovalovi* Ergens, 1976 (Russia) (Boutorina and Reznik 2015); and other species known from a wider geographical range e.g. *Gyrodactylus macronychus* Malmberg, 1957 (Czech Republic, Finland, Mongolia, Norway, Russia, the UK and Spain) (Ergens and Dulmaa 1967; Ergens 1976; Matějusová et al. 2000; Ziętara and Lumme 2003; Dorovskikh and Stepanov 2008; Grano-Maldonado et al. 2011; Pettersen et al. 2016; Cruz et al. 2022) or *Gyrodactylus pannonicus* Molnár, 1968 (Czech Republic, Finland, Russia, Slovakia and the UK) (Matějusová et al. 2000; Ziętara and Lumme 2002; Dorovskikh and Stepanov 2008; Blazek et al. 2008; Grano-Maldonado et al. 2011; Lumme et al. 2017). As *Gyrodactylus* is an extremely diversified genus, comprising both generalists and highly specialist species, with an estimated proportion of 30 % infecting a single host (Bakke et al. 1992, 2007; Harris et al. 2004), it is likely that the diversity of introduced *Gyrodactylus* in Corsica is still underestimated. As an additional argument, this genus is known for its cryptic diversity resulting from the lack of morphological characters that would enable unambiguous species identification (Hansen et al. 2007; Razo-Mendivil et al. 2016; Ondračková et al. 2020; Rahmouni et al. 2023b, a). Studies of fish Monogenea regularly allow detection and description of new species of *Gyrodactylus* (e.g. Vanhove et al. 2011, 2014; Přikrylová et al. 2012a, b; Ziętara et al. 2012; Lumme et al. 2017; Shigoley et al. 2023; Zhang et al. 2023). More effort focused on the molecular identification of *Gyrodactylus* and their *Phoxinus* minnows hosts across Eurasia would likely reveal a considerable diversity which remains unknown for now. An example of this potential is the description of three new *Gyrodactylus*

species from minnows sampled in the Baltic, White Sea and Black Sea basins, and in Mongolia (Lumme et al. 2017).

4.4. May introduced minnows transmit parasites to native species?

Black spot disease is caused by encysted metacercariae of Digenea, to which the fish host reacts by forming a fibrous capsule (Wittrock et al. 1991). Fish melanocytes are then attracted by these processes and melanin is deposited around the parasite, creating black spots visible to the naked eye (Tobler and Schlupp 2008). Though black spot disease-causing metacercariae observed in the present study could not be identified at the species level, there is a restricted number of Digenea known to cause such symptoms. Several species cause black spot disease in marine fish: *Ichthyophaga* sp. (Fecampiida: Piscinquilinidae) (Justine et al. 2009), *Scaphanocephalus expansus* (Creplin, 1842) and *Scaphanocephalus* sp. (Plagiorchiida: Heterophyidae) (Kohl et al. 2019; Dennis et al. 2019; Elmer et al. 2019; Cohen-Sánchez et al. 2023), and *Cryptocotyle concava* (Creplin, 1825) and *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) and *Cryptocotyle jejuna* (Nicoll, 1907) (Plagiorchiida: Opisthorchiidae) (Khan 2006; Aalvik et al. 2015; Duflot et al. 2021, 2023; Kornyychuk et al. 2022). Considering their environmental preferences, it is highly unlikely that the metacercariae found on *Phoxinus* minnows in Corsican freshwaters are any of these species. The genus *Crassiphiala* and *Uvulifer* (Diplostomida: Diplostomidae) are known to occur in American freshwaters (Berra and Au 1978; Quist et al. 2007; Tobler and Schlupp 2008; Wisenden et al. 2012; Achatz et al. 2019; López-Hernández et al. 2023) and *Uvulifer* sp. was detected in Northern Africa (Charo-Karisa et al. 2021). In Eurasia, black spot disease in fish has been attributed to *Apophallus muehlingi* (Jägerskiöld, 1899) and *Apophallus donicus* (Skrjabin & Lindtrop, 1919) (Plagiorchiida: Opisthorchiidae) (Sándor et al. 2017; Tyutin et al. 2023) but, to the extent of our knowledge, *Posthodiplostomum cuticola* (von Nordmann, 1832) (Diplostomida: Diplostomidae) is the most commonly reported agent of this condition in Europe (Shukhgalter and Chukalova 2002; Ondracková et al. 2004b, a, c; Zrnčić et al. 2009; Kirankaya and Ekmekçi 2011; Maja et al. 2012; Innal et al. 2020; Cech et al. 2021). As *P. cuticola* is also the only black spot disease-causing Digenea to have been reported from *Phoxinus* minnows including in continental France (Nicoll 1924; Kennedy 1974; Prouff 2017; Cruz et al. 2022), assuming that it is the species present in Corsica is a reasonable hypothesis. Unfortunately, parasitological data

concerning Corsican fish anterior to this introduction of *Phoxinus* minnows on the island are not available, and it is thus not possible to know whether black spot disease was co-introduced with these fish. Black spot disease-causing Digenea, including *P. cuticola*, typically have an complex life cycle involving a piscivorous bird such as Ardeidae (Dönges 1964). Corsica being a Mediterranean island situated on bird migration routes (Bruderer and Liechti 1999; Jourdain et al. 2007; Maggini et al. 2020), the parasite could have been transported by migrating birds and have found competent fish hosts among the numerous species introduced in the island waterways, including *Phoxinus* minnows. While black spot disease does not seem to cause mortality in fish hosts, symptoms can include body deformation, muscle fiber necrosis and dysfunction of kidney and liver, which can be particularly harmful to fry (Williams 1994; Marković and Krsmanović 2008; Innal et al. 2020). This pathogenicity could be a point of concern as a preliminary study conducted in 2021 allowed detection of the presence in locality 3 (Tartagine river) of black spot disease-causing metacercariae on brown trout *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, a species considered of patrimonial interest in Corsica. This disease had not been detected in *S. trutta* in Corsica before the present study despite extensive surveys of this species' parasitofauna (Quilichini et al. 2007; Quilchini et al. 2010), and, to the extent of our knowledge, *P. cuticola* was only reported once from *S. trutta*, in Poland (Rolbiecki et al. 2009).

5. Conclusion

Although the extensive range of ecological consequences of *Phoxinus* minnows introduction in Corsica is not yet fully understood, their presence in sustainable populations is of concern as they could compete with native fish. *Phoxinus* minnows are reported to impact native fish e.g. reduced recruitment and growth rates in *S. trutta* in Scandinavia, possibly resulting from competition for trophic resources as there is a dietary overlap between *Phoxinus* minnows and young *S. trutta* (Museth et al. 2007, 2010). It has been suggested that the harsh Mediterranean climatic conditions could limit the establishment of introduced species having evolved under different environmental conditions (Filipe et al. 2010), but *Phoxinus* minnows seem to have broad-enough ecological tolerances to successfully colonize this type of habitat.

The introduction of *Phoxinus* minnows has likely had parasitological impacts on native species, as shown by the case of black spot disease. While it is not possible to know whether these fish co-introduced the parasite responsible for this infection, its occurrence in Corsican freshwaters is most likely favorable to the disease's persistence on the island, and thus its

potential transmission to native species. Parasites, especially Monogenea with relatively restricted host spectrum, can be useful markers of small-scale secondary introduction patterns, and allow detection of inter-basin transfer of hosts at the regional scale.

In the context of the European Water Framework Directive, all member states of the European Union have to monitor their fish populations. It has been shown that *Phoxinus* species are reliably identifiable on the basis of the nuptial coloration pattern only during their spawning period (Denys et al. 2020). As the monitoring periods of fish populations are not always compatible with the *Phoxinus* spawning period, the addition of molecular identification (i.e. barcoding) in the context of the Water Framework Directive should be considered. A complementary approach could be the use of eDNA detection methods (Pont et al. 2021).

Another primordial aspect of *Phoxinus* minnows' introductions is the importance of applying management plans able to prevent future introductions. A Europe-wide ban on live bait fishing could be one approach to prevent future fish introductions, especially in other Mediterranean islands that currently seem free of *Phoxinus* minnows, such as Sardinia and Sicily (Orrù et al. 2010; Marrone and Naselli-Flores 2015).

Acknowledgments: The authors warmly thank the field agents of both the Fédération de la Corse pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique: Paul-Jean Agostini, Alain Martin, Joseph Canale, and Olivier Saget, and of the Office Français de la Biodiversité, for their help with the sampling. Laboratory access and assistance was provided by the "Service de Systématique Moléculaire" of the Muséum National d'Histoire Naturelle (CNRS UMS 2700 2AD).

References

Aalvik I, Moland E, Olsen E, Stenseth N (2015) Spatial ecology of coastal Atlantic cod *Gadus morhua* associated with parasite load. J Fish Biol 87:449–464. https://doi.org/10.1111/jfb.12731

Achatz T, Pulis E, Fecchio A, et al (2019) Phylogenetic relationships, expanded diversity and distribution of *Crassiphiala* spp. (Digenea, Diplostomidae), agents of black spot disease in fish. Parasitol Res 118:2781–2787. https://doi.org/10.1007/s00436-019-06439-y

Allen C, Briano JA, Varone L, et al (2010) Exploitation of a high genomic mutation rate in *Solenopsis invicta* virus 1 to infer demographic information about its host, *Solenopsis*

invicta. Journal of Invertebrate Pathology 105:105–111. https://doi.org/10.1016/j.jip.2010.05.018

Ashworth JH, Bannerman JCW (1927) On a Tetracotyle (*T. phoxini*) in the Brain of the Minnow. Trans R Soc Edinb 55:159–172. https://doi.org/10.1017/S008045680001629X

Bakke TA, Cable J, Harris PD (2007) The Biology of Gyrodactylid Monogeneans: The "Russian-Doll Killers." In: Baker JR, Muller R, Rollinson D (eds) Advances in Parasitology. Academic Press, pp 161–460

Bakke TA, Harris PD, Jansen PA, Hansen LP (1992) Host specificity and dispersal strategy in gyrodactylid monogeneans, with particular reference to *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea). Dis Aquat Org 13:63–74. https://doi.org/10.3354/dao013063

Bandelt HJ, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Mol Biol Evol 16:37–48. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036

Banha F, Diniz AM, Anastácio P (2016) The role of angler's perceptions and habits in biological invasions: Perspectives from Iberian Peninsula. Aquat Conser Mar Freshw Ecosyst 27:51–64. https://doi.org/10.1002/aqc.2677

Behrens-Chapuis S, Herder F, Esmaeili HR, et al (2015) Adding nuclear rhodopsin data where mitochondrial COI indicates discrepancies – can this marker help to explain conflicts in cyprinids? DNA Barcodes 3:187-199. https://doi.org/10.1515/dna-2015-0020

Behrens-Chapuis S, Herder F, Geiger MF (2021) Adding DNA barcoding to stream monitoring protocols – What's the additional value and congruence between morphological and molecular identification approaches? PLOS ONE 16:e0244598. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244598

Benovics M, Vukić J, Šanda R, et al (2020) Disentangling the evolutionary history of peri-Mediterranean cyprinids using host-specific gill monogeneans. Int J Parasitol 50:969–984. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.05.007

Berra T, Au R (1978) Incidence of Black Spot Disease in Fishes in Cedar Fork Creek, Ohio. Ohio J Sci 78:318–322

Bianco PG (2014) An update on the status of native and exotic freshwater fishes of Italy. J Appl Ichthyol 30:62–77. https://doi.org/10.1111/jai.12291

Bibby MC (1972) Population biology of the helminth parasites of *Phoxinus phoxinus* (L.), the minnow, in a Cardiganshire lake. J Fish Biol 4:289–300. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05677.x

Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, et al (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. Trends Ecol Evol 22:148–155. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004

Biek R, Drummond AJ, Poss M (2006) A Virus Reveals Population Structure and Recent Demographic History of Its Carnivore Host. Science 311:538–541. https://doi.org/10.1126/science.1121360

Blazek RD, Bagge A, Valtonen ET (2008) Monogenean assemblages and the apparent transmission capability of monogeneans between related fish species: an experimental study. Parasitol Res 102:1359–1366. https://doi.org/10.1007/s00436-008-0918-3

Boutorina TE, Reznik IV (2015) Biological characteristic of *Phoxinus phoxinus* L. in Chulman and Ungra rivers (Southern Yakutia). Contemp Probl Ecol 8:56–64. https://doi.org/10.1134/S1995425515010011

Bruderer B, Liechti F (1999) Bird migration across the Mediterranean. In: Proc Int Ornithol Congr, Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa. pp 1983–1999

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. https://doi.org/10.2307/3284227

Cambray JA (2003) Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. Hydrobiologia 500:217–230. https://doi.org/10.1023/A:1024648719995

Cech G, Sándor D, Molnár K, et al (2021) Digenean trematodes in Hungarian freshwater aquacultures. Food Waterborne Parasitol 22: e00101. https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2020.e00101

Changeux T (1998) Insular characteristics of freshwater fish communities in the island of Corsica, comparison with French continental coastal rivers. Ital J Zool 65:305–311. https://doi.org/10.1080/11250009809386838

Charleston MA, Perkins SL (2006) Traversing the tangle: Algorithms and applications for cophylogenetic studies. J Biomed Inform 39:62–71. https://doi.org/10.1016/j.jbi.2005.08.006

Charo-Karisa H, Ali S, Marijani E, et al (2021) Genetic parameters for black spot disease (diplopstomiasis) caused by *Uvulifer* sp. infection in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). Aquaculture 532:736039. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.736039

Clavero M, Garcia-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends Ecol Evol 20:110–110. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003

Clayton DH, Johnson KP (2003) Linking coevolutionary history to ecological process: Doves and lice. Evolution 57:2335–2341. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00245.x

Cohen-Sánchez A, María Valencia J, Box A, et al (2023) Black spot disease related to a trematode ectoparasite causes oxidative stress in *Xyrichtys novacula*. J Exp Mar Biol Ecol 560:151854. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151854

Corral-Lou A, Perea S, Aparicio E, Doadrio I (2019) Phylogeography and species delineation of the genus *Phoxinus* Rafinesque, 1820 (Actinopterygii: Leuciscidae) in the Iberian Peninsula. J Zoolog Syst Evol Res 57:926–941. https://doi.org/10.1111/jzs.12320

Corse E, Meglecz E, Archambaud G, et al (2017) A from-benchtop-to-desktop workflow for validating HTS data and for taxonomic identification in diet metabarcoding studies. Mol Ecol Resour 17:e146–e159. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12703

Costedoat C, Grenier R, Chappaz R, et al (2014) Révision de la taxonomie ichtyologique en métropole : validation moléculaire du guide de détermination et investigation des aires de répartition. ONEMA-IMBE

Criscione CD, Cooper B, Blouin MS (2006) Parasite genotypes identify source populations of migratory fish more accurately than fish genotypes. Ecology 87:823–828. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[823:PGISPO]2.0.CO;2

Cruz A, Llinares C, Martín-Barrio I, et al (2022) Comparing morphological, parasitological, and genetic traits of an invasive minnow between intermittent and perennial stream reaches. Freshw Biol 67:2035–2049. https://doi.org/10.1111/fwb.13994

De Santis V, Delmastro GB, Vanetti I, et al (2021) Species composition of introduced and natural minnow populations of the *Phoxinus* cryptic complex in the westernmost part of the Po River Basin (north Italy). Biol Invasions 23:657–668. https://doi.org/10.1007/s10530-020-02406-2

Dennis M, Izquierdo A, Conan A, et al (2019) *Scaphanocephalus*-associated dermatitis as the basis for black spot disease in Acanthuridae of St. Kitts, West Indies. Dis Aquat Org 137:53–63. https://doi.org/10.3354/dao03419

Denys GPJ, Dettai A, Persat H, et al (2020) Revision of *Phoxinus* in France with the description of two new species (Teleostei, Leuciscidae). Cybium 44:205-237. https://doi.org/10.26028/CYBIUM/2020-443-003

Denys GPJ, Manne S (2019) First record of *Phoxinus csikii* Hankó, 1922 (Actinopterygii, Cypriniformes) in France. Cybium 43:199–202. https://doi.org/10.26028/CYBIUM/2019-423-008

Dönges J (1964) Der Lebenszyklus von *Posthodiplostomum cuticola* (v. Nordmann 1832) Dubois 1936 (Trematoda, Diplostomatidae). Z F Parasitenkunde 24:169-248. https://doi.org/10.1007/BF00259550

Donlan CJ, Wilcox C (2008) Diversity, invasive species and extinctions in insular ecosystems. J Appl Ecol 45:1114–1123. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01482.x

Dorovskikh GN, Stepanov VG (2008) Change in the structure of component parasite communities with host age. Rus J Ecol 39:215. https://doi.org/ 10.1134/S1067413608030119

Dorovskikh GN, Stepanov VG (2009) Structure of component parasite communities in the grayling, *Thymallus thymallus* L.(Salmoniformes, Thymallidae), and minnow, *Phoxinus phoxinus* L.(Cypriniformes, Cyprinidae), from the upper reaches of the Pechora River. Biol Bull 36:298–306. https://doi.org/ 10.1134/S1062359009030108

Dorovskikh GN, Stepanov VG, Golikova EA, Vostrikova AV (2008) Component parasite communities in the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) from ecologically safe and polluted reservoirs. Parazitologiya 42:280–291

Duflot M, Cresson P, Julien M, et al (2023) Black spot diseases in seven commercial fish species from the English Channel and the North Sea: infestation levels, identification and population genetics of *Cryptocotyle* spp. Parasite 30:28. https://doi.org/10.1051/parasite/2023028

Duflot M, Gay M, Midelet G, et al (2021) Morphological and molecular identification of *Cryptocotyle lingua* metacercariae isolated from Atlantic cod (*Gadus morhua*) from Danish seas and whiting (*Merlangius merlangus*) from the English Channel. Parasitol Res 120:3417–3427. https://doi.org/10.1007/s00436-021-07278-6

Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol Monogr 67:345–366. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2

Ellender B, Weyl O (2014) A review of current knowledge, risk and ecological impacts associated with non-native freshwater fish introductions in South Africa. Aquat Invasions 9:117–132. https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.2.01

Elmer F, Kohl Z, Johnson P, Peachey R (2019) Black spot syndrome in reef fishes: using archival imagery and field surveys to characterize spatial and temporal distribution in the Caribbean. Coral Reefs 38:1303–1315. https://doi.org/10.1007/s00338-019-01843-3

Ergens R (1976) Variability of hard parts of opisthaptor of two species of *Gyrodactylus* nordmann, 1832 (Monogenoidea) from *Phoxinus Phoxinus* (L.). Folia Parasitol (Praha) 23:111–126

Ergens R, Dulmaa A (1967) Monogenoidea from the genus *Phoxinus* (Cyprinidae) from Mongolia. Folia Parasitol 14:321–333

Euzet L, Lambert A (1971) Compléments à l'étude de la larve de *Diplozoon paradoxum* Von Nordmann, 1832 *(Monogenea)*. Ann Parasitol Hum Comp 46:675–684. https://doi.org/10.1051/parasite/1971466675

Felsenstein J (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39:783–791. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x

Filipe AF, Filomena Magalhães M, Collares-Pereira MJ (2010) Native and introduced fish species richness in Mediterranean streams: the role of multiple landscape influences. Diversity Distrib 16:773–785. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00678.x

Fricke R, Eschmeyer W, van der Laan R (2023) Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species, references. https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp
Gagne RB, Crooks KR, Craft ME, et al (2022) Parasites as conservation tools. Conserv Biol 36:e13719. https://doi.org/10.1111/cobi.13719

Garcia-Raventós A, Martins FMS, Teixeira A, et al (2020) Origin and history of *Phoxinus* (Cyprinidae) introductions in the Douro Basin (Iberian Peninsula): an update inferred from genetic data. Biol Invasions 22:2409–2419. https://doi.org/10.1007/s10530-020-02279-5

Geiger MF, Herder F, Monaghan MT, et al (2014) Spatial heterogeneity in the Mediterranean Biodiversity Hotspot affects barcoding accuracy of its freshwater fishes. Mol Ecol Res 14:1210–1221. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12257

Goedknegt MA, Feis ME, Wegner KM, et al (2016) Parasites and marine invasions: Ecological and evolutionary perspectives. J Sea Res 113:11–27. https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.12.003

Grano-Maldonado MI, Bron JE, Longshaw M, Shinn AP (2011) The Accidental Transfer of *Gyrodactylus* (Monogenea) during Short Duration Fish Transportation. Fish Pathol 46:71–79. https://doi.org/10.3147/jsfp.46.71

Hansen H, Bakke TA, Bachmann L (2007) DNA taxonomy and barcoding of monogenean parasites: lessons from *Gyrodactylus*. Trends in Parasitology 23:363–367. https://doi.org/10.1016/j.pt.2007.06.007

Harris PD, Shinn AP, Cable J, Bakke TA (2004) Nominal species of the genus *Gyrodactylus* von Nordmann 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), with a list of principal host species. Syst Parasitol 59:1–27. https://doi.org/10.1023/B:SYPA.0000038447.52015.e4

Hebert PDN, Ratnasingham S, de Waard JR (2003) Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. Proc R Soc B: Biol Sci 270:S96–S99. https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025

Huyse T, Vanhove MPM, Mombaerts M, et al (2015) Parasite introduction with an invasive goby in Belgium double trouble. Parasitol Res 114:2789–2793. https://doi.org/10.1007/s00436-015-4544-6

Innal D, Özdemir F, Stavrescu-Bedivan M, et al (2020) Occurrence of black spot disease induced by *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1832) (Digenea: Diplostomatidae) in endemic and native fish of Turkey: seven new host records. J Hellenic Vet Med Soc 71:2121–2126

Jourdain E, Gauthier-Clerc M, Bicout D, Sabatier P (2007) Bird Migration Routes and Risk for Pathogen Dispersion into Western Mediterranean Wetlands. Emerging Infectious Diseases 13:365. https://doi.org/10.3201/eid1303.060301

Joyeux C, Baer J-G (1953) Sur quelques Helminthes de la région de Gannat (Allier). Publ Soc Linn Lyon 22:25–32. https://doi.org/10.3406/linly.1953.7547

Justine J, Leblanc P, Keller F, Lester R (2009) Turbellarian black spot disease in bluespine unicornfish *Naso unicornis* in New Caledonia, caused by the parasitic turbellarian *Piscinquilinus* sp. Dis Aquat Org 85:245–249. https://doi.org/10.3354/dao02082

Katoh K, Misawa K, Kuma K, Miyata T (2002) MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. Nucleic Acids Research 30:3059–3066. https://doi.org/10.1093/nar/gkf436

Keith P, Poulet N, Denys G, et al (2020) Les Poissons d'eau douce de France - 2ème édition. Biotope Editions, Mèze ; Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris

Kennedy CR (1974) A checklist of British and Irish freshwater fish parasites with notes on their distribution. J Fish Biol 6:613–644. https://doi.org/ 10.1111/j.1095-8649.1974.tb05104.x

Khan R (2006) Assessment of stress-related bioindicators in winter flounder (*Pleuronectes americanus*) exposed to discharges from a pulp and paper mill in Newfoundland: A 5-year field study. Arch Environ Contam Toxicol 51:103–110. https://doi.org/10.1007/s00244-005-0166-9

Kvach Y, Kutsokon Y, Stepien CA, Markovych M (2016) Role of the invasive Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) in the distribution of fish parasites in Europe: New data and a review. Biologia 71:941–951. https://doi.org/10.1515/biolog-2016-0112

Kimura M (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. J Mol Evol 16:111–120. https://doi.org/10.1007/BF01731581

Kirankaya S, Ekmekçi F (2011) Frequency of black spot disease in *Cobitis cf. turcica* from Pinarbasi Springs (Haymana, Turkey). Folia Zool 60:350–354

Kmentová N, Van Steenberge M, Thys van den Audenaerde DFE, et al (2019) Co-introduction success of monogeneans infecting the fisheries target *Limnothrissa miodon* differs between two non-native areas: the potential of parasites as a tag for introduction pathway. Biol Invasions 21:757–773. https://doi.org/10.1007/s10530-018-1856-3

Knebelsberger T, Dunz AR, Neumann D, Geiger MF (2015) Molecular diversity of Germany's freshwater fishes and lampreys assessed by DNA barcoding. Mol Ecol Resour 15:562–572. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12322

Kohl Z, Calhoun D, Elmer F, et al (2019) Black-spot syndrome in Caribbean fishes linked to trematode parasite infection (*Scaphanocephalus expansus*). Coral Reefs 38:917–930. https://doi.org/10.1007/s00338-019-01819-3

Kornyychuk Y, Polyakova T, Pronkina N (2022) New data on pipefishes' and seahorse's endohelminths off Crimean coasts of the Black Sea. Helminthologia 59:74–82. https://doi.org/10.2478/helm-2022-0006

Kottelat M (2007) Three new species of *Phoxinus* from Greece and southern France (Teleostei: Cyprinidae). Ichthyol Explor Freshwaters 18:145

Kristoffersen B, Teigland L (1997) Parasites of minnow (*Phoxinus phoxinus*) from a mountain water system of southern Norway. XVIII Symposium of the Scandinavian Society for Parasitology, Bornholm, pp 78–79

Kumar S, Stecher G, Li M, et al (2018) MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. Mol Biol Evol 35:1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

Lambert A (1997) Introduction de poissons dans les milieux aquatiques continentaux : «Quid de leurs parasites?». Bull Fr Pêche Piscic 323–333. https://doi.org/10.1051/kmae:1997032

Lambert A (1977) Les Monogènes Monopisthocotylea parasites des Poissons d'eau douce de la France méditerranéenne. Bull Mus Natl Hist Nat Ser 3 429: 177-214

Lanfear R, Calcott B, Ho SYW, Guindon S (2012) PartitionFinder: Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses. Mol Biol Evol 29:1695–1701. https://doi.org/10.1093/molbev/mss020

Le Brun N, Renaud F, Lambert A (1988) The genus *Diplozoon* (Monogenea, Polyopisthocotylea) in southern France: Speculation and specificity. Int J Parasitol 18:395–400. https://doi.org/10.1016/0020-7519(88)90150-6

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 Biology 6:e28. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060028

López-Hernández D, Leibowitz M, Pinto H, Leal C (2023) First report of *Crassiphiala* sp. (Trematoda: Diplostomidae) as an etiological agent of black spot disease in commercial ornamental fish from Brazil. Parasitol Res 122:1037–1042. https://doi.org/10.1007/s00436-023-07794-7

Lumme J, Mäkinen H, Ermolenko AV, et al (2016) Displaced phylogeographic signals from *Gyrodactylus arcuatus*, a parasite of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, suggest freshwater glacial refugia in Europe. Int J Parasitol 46:545–554. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.03.008

Lumme J, Ziętara MS, Lebedeva D (2017) Ancient and modern genome shuffling: reticulate mito-nuclear phylogeny of four related allopatric species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), ectoparasites on the Eurasian minnow *Phoxinus phoxinus* (L.)(Cyprinidae). Systematic parasitology 94:183–200. https://doi.org/ 10.1007/s11230-016-9696-y

Maggini I, Cardinale M, Sundberg JH, et al (2020) Recent phenological shifts of migratory birds at a Mediterranean spring stopover site: Species wintering in the Sahel advance passage more than tropical winterers. PLOS ONE 15:e0239489. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239489

Maja M, Cirkovic M, Nevenka A, et al (2012) Posthodiplostomatosis in a fishpond in Serbia. Acta vet (Beogr) 62:101–109. https://doi.org/10.2298/AVB1201101M

Marković G, Krsmanović M (2008) The influence of *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea, Trematodes) metacercariae infestation on the growth rate of *Leuciscus cephalus* L.(Cyprinidae, Pisces). Acta Agric Serb 13:73–76

Marrone F, Naselli-Flores L (2015) A review on the animal xenodiversity in Sicilian inland waters (Italy). Adv Oceanogr Limnol 6:2–12. https://doi.org/10.4081/aiol.2015.5451

Matejusová I, Gelnar M, McBeath AJ, et al (2001) Molecular markers for gyrodactylids (Gyrodactylidae: Monogenea) from five fish families (Teleostei). Int J Parasit 31:738–745. https://doi.org/ 10.1016/S0020-7519(01)00176-X

Matějusová I, Morand S, Gelnar M (2000) Nestedness in assemblages of gyrodactylids (Monogenea: Gyrodactylidea) parasitising two species of cyprinid – with reference to generalists and specialists. Int J Parasitol 30:1153–1158. https://doi.org/10.1016/S0020-7519(00)00097-7

Milardi M, Aschonitis V, Gavioli A, et al (2018) Run to the hills: exotic fish invasions and water quality degradation drive native fish to higher altitudes. Sci Total Environ 624:1325–1335. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.237

Miró A, Ventura M (2015) Evidence of exotic trout mediated minnow invasion in Pyrenean high mountain lakes. Biol Invasions 17:791–803. https://doi.org/10.1007/s10530-014-0769-z

Mouillot D, Culioli J-M, Chi TD (2002) Indicator species analysis as a test of non-random distribution of species in the context of marine protected areas. Environ Conserv 29:385–390. https://doi.org/10.1017/S0376892902000267

Müller G (1995) Prevalence and abundance of two trematode parasites, *Diplostomum phoxini* and *Macrolecithus papilliger* in European minnows (*Phoxinus phoxinus*) in an artificial Swiss Alpine lake. Aquatic sciences 57:119–126. https://doi.org/ 10.1007/BF00877380

Museth J, Borgstrøm R, Brittain JE (2010) Diet overlap between introduced European minnow (*Phoxinus phoxinus*) and young brown trout (*Salmo trutta*) in the lake, Øvre Heimdalsvatn: a result of abundant resources or forced niche overlap? In: Brittain JE, Borgstrøm R (eds) The subalpine lake ecosystem, Øvre Heimdalsvatn, and its catchment: local and global changes over the last 50 years. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 93–100

Museth J, Hesthagen T, Sandlund OT, et al (2007) The history of the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) in Norway: from harmless species to pest. J Fish Biol 71:184–195. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01673.x

Nicoll W (1924) A Reference List of the Trematode Parasites of British Freshwater Fishes. Parasitology 16:127–144. https://doi.org/10.1017/S0031182000019971

Nieberding C, Morand S, Libois R, Michaux JR (2004) A parasite reveals cryptic phylogeographic history of its host. Proc R Soc B Biol Sci 271:2559–2568. https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2930

Nieberding C, Morand S, Libois R, Michaux JR (2006) Parasites and the island syndrome: the colonization of the western Mediterranean islands by *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845). J Biogeogr 33:1212–1222. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01503.x

Nieberding CM, Olivieri I (2007) Parasites: proxies for host genealogy and ecology? Trends Ecol Evol 22:156–165. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.012

Ondracková M, Bartosová S, Valová Z, et al (2004a) Occurrence of black-spot disease caused by metacercariae of *Posthodiplostomum cuticola* among juvenile fishes in water bodies in the Morava River basin. Acta Parasitol 49:222–227

Ondracková M, Reichard M, Jurajda P, Gelnar M (2004b) Seasonal dynamics of *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea, Diplostomatidae) metacercariae and parasite-enhanced growth of juvenile host fish. Parasitol Res 93:131–136. https://doi.org/10.1007/s00436-004-1123-7

Ondracková M, Simková A, Gelnar M, Jurajda P (2004c) *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea: Diplostomatidae) in intermediate fish hosts: factors contributing to the parasite infection and prey selection by the definitive bird host. Parasitology 129:761–770. https://doi.org/10.1017/S0031182004006456

Ondračková M, Matejusová I, Grabowska J (2012) Introduction of *Gyrodactylus perccotti* (Monogenea) into Europe on its invasive fish host, Amur sleeper (*Perccottus glenii*, Dybowski 1877). Helminthologia 49:21–26. https://doi.org/10.2478/s11687-012-0004-3

Ondračková M, Seifertová M, Bryjová A, et al (2020) Morphometric and genetic evidence for cryptic diversity in *Gyrodactylus* (Monogenea) infecting non-native European populations of *Ameiurus nebulosus* and *A. melas*. Parasitology 147:1700–1711. https://doi.org/10.1017/S0031182020001195

Orrù F, Deiana AM, Cau A (2010) Introduction and distribution of alien freshwater fishes on the island of Sardinia (Italy): an assessment on the basis of existing data sources. J Appl Ichthyol 26:46–52. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01501.x

Page RDM (2003) Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution. University of Chicago Press, Chicago, USA

Palandačić A, Kruckenhauser L, Ahnelt H, Mikschi E (2020) European minnows through time: museum collections aid genetic assessment of species introductions in freshwater fishes (Cyprinidae: *Phoxinus* species complex). Heredity 124:410–422. https://doi.org/10.1038/s41437-019-0292-1

Palandačić A, Naseka A, Ramler D, Ahnelt H (2017) Contrasting morphology with molecular data: an approach to revision of species complexes based on the example of European *Phoxinus* (Cyprinidae). BMC Evol Biol 17:184. https://doi.org/10.1186/s12862-017-1032-x

Palandačić A, Witman K, Spikmans F (2022) Molecular analysis reveals multiple native and alien *Phoxinus* species (Leusciscidae) in the Netherlands and Belgium. Biol Invasions 24:2273–2283. https://doi.org/10.1007/s10530-022-02784-9

Pariselle A, Boeger WA, Snoeks J, et al (2011) The Monogenean Parasite Fauna of Cichlids: A Potential Tool for Host Biogeography. Int J Evol Biol 2011:e471480. https://doi.org/10.4061/2011/471480

Pettersen RA, Ostbye K, Holmen J, et al (2016) *Gyrodactylus* spp. diversity in native and introduced minnow (*Phoxinus phoxinus*) populations: no support for "the enemy release" hypothesis. Parasites Vectors 9:51. https://doi.org/10.1186/s13071-016-1306-y

Pont D, Valentini A, Rocle M, et al (2021) The future of fish-based ecological assessment of European rivers: from traditional EU Water Framework Directive compliant methods to eDNA metabarcoding-based approaches. J Fish Biol 98:354–366. https://doi.org/10.1111/jfb.14176

Prenter J, MacNeil C, Dick JTA, Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. Trends Ecol Evol 19:385–390. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.002

Přikrylová I, Blažek R, Vanhove MPM (2012a) An overview of the *Gyrodactylus* (Monogenea: Gyrodactylidae) species parasitizing African catfishes, and their morphological and molecular diversity. Parasitol Res 110:1185–1200. https://doi.org/10.1007/s00436-011-2612-0

Přikrylová I, Blažek R, Gelnar M (2012b) *Gyrodactylus malalai* sp. nov. (Monogenea, Gyrodactylidae) from Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.) and Redbelly tilapia, *Tilapia zillii* (Gervais) (Teleostei, Cichlidae) in the Lake Turkana, Kenya. Acta Parasitol 57:122–130. https://doi.org/10.2478/s11686-012-0017-6

Prouff B (2017) Application des codes pathologie lors des inventaires piscicoles réalisés dans les cours d'eau du département du Tarn. Fédération du Tarn pour la Pêche et la protection du milieu aquatique, Castres

Quilchini Y, Foata J, Mouillot D, et al (2010) The influence of altitude, hydrographic network and season on brown trout parasites in Corsica using indicator species analysis. J Helminthol 84:13–19. https://doi.org/10.1017/S0022149X09990101

Quilichini Y, Foata J, Orsini A, et al (2007) Parasitofauna study of the brown trout, *Salmo trutta* (Pisces, Teleostei) from Corsica (Mediterranean island) rivers. Parasite 14:257–260. https://doi.org/10.1051/parasite/2007143257

Quist M, Bower M, Hubert W (2007) Infection by a black spot-causing species of *Uvulifer* and associated opercular alterations in fishes from a high-desert stream in Wyoming. Dis Aquat Org 78:129–136. https://doi.org/10.3354/dao01875

Rahmouni C, Seifertová M, Benovics M, Šimková A (2023a) Diversity and Phylogeny of *Gyrodactylus* spp. (Monogenea: Gyrodactylidae) across the Strait of Gibraltar: Parasite Speciation and Historical Biogeography of West Mediterranean Cyprinid Hosts. Diversity 15:1152. https://doi.org/10.3390/d15111152

Rahmouni C, Seifertová M, Šimková A (2023b) Revealing the hidden diversity of *Gyrodactylus* communities (Monogenea, Gyrodactylidae) from Nearctic Catostomidae and Leuciscidae fish hosts (Teleostei, Cypriniformes), with descriptions of ten new species. Parasite 30:40. https://doi.org/10.1051/parasite/2023035

Razo-Mendivil U, García-Vásquez A, Rubio-Godoy M (2016) Spot the difference: Two cryptic species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Platyhelminthes: Monogenea) infecting *Astyanax aeneus* (Actinopterygii, Characidae) in Mexico. Parasitol Int 65:389–400. https://doi.org/10.1016/j.parint.2016.05.009

Reshetnikov AN, Sokolov SG, Protasova EN (2011) The host-specific parasite *Nippotaenia mogurndae* confirms introduction vectors of the fish *Perccottus glenii* in the Volga river basin. J Appl Ichthyol 27:1226–1231. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01792.x

Ribeiro F, Leunda PM (2012) Non-native fish impacts on Mediterranean freshwater ecosystems: current knowledge and research needs. Fisheries Manag Ecol 19:142–156. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00842.x

Roberts DW (2019) labdsv: Ordination and multivariate analysis for ecology. R package version 2.0-1

Roché B (2001) Atlas des poissons d'eau de douce de Corse. DIREN de CORSE. Bastia

Roche B, Mattei J (1997) Les espèces animales introduites dans les eaux douces de Corse. Bull Fr Pêche Piscic 233–239. https://doi.org/10.1051/kmae:1997025

Rolbiecki L, Ściążko M, Schütz J (2009) Parasitic fauna of the lake brown trout, *Salmo trutta lacustris* (Salmonidae), a little known endemic fish from Polish waters. Wiad Parazytol 55:445–450

Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, et al (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. Syst Biol 61:539–542. https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029

Roule L (1933) Le peuplement des cours d'eau de la Corse en poissons. Bull Fr Piscic 63:61–62. https://doi.org/10.1051/kmae:1933007

Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, et al (2017) DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. Mol Biol Evol 34:3299–3302. https://doi.org/10.1093/molbev/msx248

Sáez-Gómez P, Prenda J (2019) Updating the distribution data of recently introduced freshwater fish in the Guadalquivir River Basin (Spain). BioInvasions Rec 8:924–932. https://doi.org/10.3391/bir.2019.8.4.21

Sándor D, Molnár K, Gibson D, et al (2017) An investigation of the host-specificity of metacercariae of species of *Apophallus* (Digenea: Heterophyidae) in freshwater fishes using morphological, experimental and molecular methods. Parasitol Res 116:3065–3076. https://doi.org/10.1007/s00436-017-5617-5

Schönhuth S, Vukić J, Šanda R, et al (2018) Phylogenetic relationships and classification of the Holarctic family Leuciscidae (Cypriniformes: Cyprinoidei). Mol Phylogenet Evol 127:781–799. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.06.026

Shigoley MI, Rahmouni I, Louizi H, et al (2023) First Study on *Gyrodactylus* (Monogenea: Gyrodactylidae) in Morocco, with Description of a New Species from *Luciobarbus*

pallaryi and *Luciobarbus ksibi* (Actinopterygii: Cyprinidae). Animals 13:1624. https://doi.org/10.3390/ani13101624

Shukhgalter O, Chukalova N (2002) An investigation of “black spot” disease of bream (*Abramis brama*) from the Curonian Lagoon, south-eastern Baltic Sea. Bull Eur Assoc Fish Pathol 22:218–221

Šimková A, Řehulková E, Choudhury A, Seifertová M (2022) Host-Specific Parasites Reveal the History and Biogeographical Contacts of Their Hosts: The Monogenea of Nearctic Cyprinoid Fishes. Biology 11:229. https://doi.org/10.3390/biology11020229

Tadese DA, Wubie A (2021) Impact of the Introduction and Domestication of Alien Fishes. Int Res J Eng Technol 08:8

Taraschewski H (2006) Hosts and parasites as aliens. J Helminthol 80:99–128. https://doi.org/10.1079/JOH2006364

Thalinger B, Oehm J, Mayr H, et al (2016) Molecular prey identification in Central European piscivores. Mol Ecol Resour 16:123–137. https://doi.org/10.1111/1755-0998.12436

Tobler M, Schlupp I (2008) Influence of black spot disease on shoaling behaviour in female western mosquitofish, *Gambusia affinis* (Poeciliidae, Teleostei). Environ Biol Fishes 81:29–34. https://doi.org/10.1007/s10641-006-9153-x

Towns DR, Atkinson IAE, Daugherty CH (2006) Have the Harmful Effects of Introduced Rats on Islands been Exaggerated? Biol Invasions 8:863–891. https://doi.org/10.1007/s10530-005-0421-z

Tyutin A, Medyantseva E, Bazarov M, Tyutin V (2023) Distribution Patterns of Metacercariae of the Trematoda *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1899) in Fingerlings in an Invasive Population of *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) from the Gorky Reservoir (Upper Volga Basin). Russ J Biol Invasions 14:66–78. https://doi.org/10.1134/S2075111723010137

Vanhove MPM, Economou AN, Zogaris S, et al (2014) The *Gyrodactylus* (Monogenea, Gyrodactylidae) parasite fauna of freshwater sand gobies (Teleostei, Gobioidei) in their centre of endemism, with description of seven new species. Parasitol Res 113:653–668. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3693-8

Vanhove MPM, Snoeks J, Volckaert F a. M, Huyse T (2011) First description of monogenean parasites in Lake Tanganyika: the cichlid *Simochromis diagramma* (Teleostei, Cichlidae) harbours a high diversity of *Gyrodactylus* species (Platyhelminthes, Monogenea). Parasitology 138:364–380. https://doi.org/10.1017/S0031182010001356

Whiteman NK, Parker PG (2005) Using parasites to infer host population history: a new rationale for parasite conservation. Anim Conserv 8:175–181. https://doi.org/10.1017/S1367943005001915

Wickström LM, Haukisalmi V, Varis S, et al (2003) Phylogeography of the circumpolar *Paranoplocephala arctica* species complex (Cestoda: Anoplocephalidae) parasitizing

collared lemmings (*Dicrostonyx* spp.). Mol Ecol 12:3359–3371. https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01985.x

Wilfert L, Jiggins FM (2014) Flies on the move: an inherited virus mirrors *Drosophila melanogaster*'s elusive ecology and demography. Molecular Ecology 23:2093–2104. https://doi.org/10.1111/mec.12709

Williams H (1994) Parasitic worms of fish. CRC Press, London

Wisenden B, Martinez-Marquez J, Gracia E, McEwen D (2012) High Intensity and Prevalence of Two Species of Trematode Metacercariae In the Fathead Minnow (*Pimephales promelas*) with No Compromise of Minnow Anti-Predator Competence. J Parasitol 98:722–727. https://doi.org/10.1645/GE-2454.1

Witkowski A, Grabowska J (2012) The non-indigenous freshwater fishes of Poland: Threats for native ichthyofauna and consequence for fishery: A review. Acta Ichthyol Piscat 42:77–87. https://doi.org/10.3750/AIP2011.42.2.01

Wittrock DD, Bruce CS, Johnson AD (1991) Histochemistry and Ultrastructure of the Metacercarial Cysts of Blackspot Trematodes *Uvulifer ambloplitis* and *Neascus pyriformis*. J Parasitol 77:454–460. https://doi.org/10.2307/3283135

Wu XY, Chilton NB, Zhu XQ, et al (2005) Molecular and morphological evidence indicates that *Pseudorhabdosynochus lantauensis* (Monogenea: Diplectanidae) represents two species. Parasitology 130:669–677. https://doi.org/10.1017/S0031182004007152

Zangl L, Schäffer S, Daill D, et al (2022) A comprehensive DNA barcode inventory of Austria's fish species. PLOS ONE 17:e0268694. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0268694

Zhang W-R, Hao C-L, Arken K, et al (2023) New species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenoidea: Gyrodactylidae) from *Gymnodiptychus dybowskii* (Kessler, 1874) (Schizothoracinae) in the Kunes River (Yili River basin), China. Int J Parasitol Parasites Wildl 22:136–145. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2023.10.002

Ziętara MS, Lebedeva D, Muñoz G, Lumme J (2012) A monogenean fish parasite, *Gyrodactylus chileani* n. sp., belonging to a novel marine species lineage found in the South-Eastern Pacific and the Mediterranean and North Seas. Syst Parasitol 83:159–167. https://doi.org/10.1007/s11230-012-9379-2

Ziętara MS, Lumme J (2003) The crossroads of molecular, typological and biological species concepts: two new species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae). Systematic Parasitology 55:39–52. https://doi.org/ 10.1023/A:1023938415148

Ziętara MS, Lumme J (2002) Speciation by Host Switch and Adaptive Radiation in a Fish Parasite Genus *Gyrodactylus* (monogenea, Gyrodactylidae). Evolution 56:2445–2458. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb00170.x

Zrnčić S, Oraić D, Mihaljević Ž, et al (2009) First observation of *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1832) metacercariae in cypriniformes from Croatia. Helminthologia 46:112–116. https://doi.org/ 10.2478/s11687-009-0022-y

Statements & Declarations

Funding: The present study was partially funded as a doctoral fellowship of the University of Corsica Pasquale Paoli and the Culletivittà di Corsica granted to Anaïs Esposito (no grant number available). This research is part of the GERHYCO interdisciplinary project dedicated to water management, ecology, and hydro-ecosystem services in an insular context, and it was financially supported by the Culletivittà di Corsica.

Competing interests: The authors have no financial or proprietary interests in any material discussed in this article.

Authors contributions: All authors contributed to the study conception and design. Material preparation, data collection and analysis were performed by Anaïs Esposito, Gaël P.J. Denys, Vincent Haÿ, Quentin Godeaux, Joséphine Foata and Yann Quilichini. The first draft of the manuscript was written by Anaïs Esposito and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Chapitre 5 : Unregulated introduced fish (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) is host to zoonotic parasites in a small Mediterranean island

Anaïs Esposito[1,*], Gaël PJ Denys[2,3], Vincent Haÿ[2,3], Paul-Jean Agostini[4], Joséphine Foata[1], Yann Quilichini[1]

[1]Unité Mixte de Recherche Sciences Pour l'Environnement (UMR 6134 CNRS – Université de Corse Pascal Paoli), 20250 Corte, France

[2]Unité Mixte d'Appui à la Recherche Patrimoine naturel – Centre d'expertise et de données (UMS 2006 OFB – CNRS – MNHN – IRD), Muséum national d'Histoire naturelle, 36 rue Geoffroy-Saint-Hilaire CP 41, 75005 Paris, France

[3]Unité Mixte de Recherche Biologie des organismes et écosystèmes aquatiques (BOREA – MNHN, CNRS, IRD, SU, UCN, UA), 57 rue Cuvier CP26, 75005 Paris, France.

[4]Fédération Départementale de Pêche de la Corse, 20090 Ajaccio, France

***** Correspondance: esposito_a@univ-corse.fr (A.E.)

Esposito A, Denys GPJ, Haÿ V, Agostini P-J, Foata J, Quilichini Y. Unregulated introduced fish (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) is host to zoonotic parasites in a small Mediterranean island. Soumis dans Parasitology Research.

Résumé

Les espèces introduites sont l'une des composantes du changement anthropique global, un phénomène qui impacte fortement les écosystèmes aquatiques, particulièrement en milieu insulaire. En Corse, de nombreuses espèces de poissons ont été introduites dans les cours d'eau et les plans d'eau, dans le cadre de programmes officiels ou en dehors de ces derniers. Les impacts potentiels des poissons non-natifs sur l'écosystème receveur sont nombreux et incluent la co-introduction d'agents pathogènes, y compris parasites.

Dans l'étude présentée ici, un échantillon de perche *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 en provenance de la retenue de barrage de Padula (Oletta, Haute-Corse) a été examiné suite à un signalement de parasites par un pêcheur récréatif. Ces analyses sont les premières menées sur *P. fluviatilis* en Corse. **Elles ont permis de mettre en évidence la présence de stades larvaires de deux parasites zoonotiques chez ce poisson : le Nematoda *Eustrongylides* spp. et le Digenea *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814), pour lesquels ce signalement est le premier sur le territoire français.** Contrairement à *C. complanatum*, *Eustrongylides* n'a pas pu être identifié à l'espèce car les bases de données moléculaires sont pour l'instant incomplètes pour ce taxon. Bien qu'il semble peu judicieux de conclure sur l'origine de ces parasites (co-introduction avec des poissons introduits ou arrivée avec des hôtes définitifs oiseaux), leur cycle de vie semble pouvoir être complété car tous les hôtes nécessaires sont disponibles dans l'île, et il est probablement facilité par les introductions passées de poissons qui sont les hôtes intermédiaires.

La présence de ces parasites en Corse est préoccupante à la fois du point de vue de la santé animale et de la santé humaine. En effet, ces parasites peuvent utiliser une large gamme d'amphibiens comme hôtes intermédiaires, et la Corse abrite trois espèces d'amphibiens endémiques, taxon par ailleurs protégé au niveau national. De plus, il existe des signalements de cas humains pour *Eustrongylides* spp. et pour *C. complanatum*. Ces parasites sont capables d'infester l'Homme suite à la consommation de poissons crus ou insuffisamment cuits. La consommation de sushi ou sashimi préparés à partir de poissons sauvages frais n'est certes pas une pratique culturelle courante en Corse, mais il devrait tout de même être recommandé aux pêcheurs récréatifs et aux professionnels de santé de rester vigilants.

La détection de ces parasites étant le résultat direct d'un signalement émis par un pêcheur de loisir, ces résultats sont une illustration de la nécessité pour les chercheurs de travailler conjointement avec les usagers des écosystèmes et de rester à l'écoute de leurs préoccupations.

Cette étude est également, au travers de la capacité de ces deux parasites à interagir avec de nombreuses composantes de l'écosystème, une illustration de l'interconnectivité de la santé animale, humaine et écosystémique telle que décrite dans le concept One Health.

Mots-clés : *Perca fluviatilis*, poisson introduit, *Clinostomum complanatum*, *Eustrongylides* spp., pêche récréative, première occurrence.

Acknowledgment: The authors are grateful to Ghislain Delbreil, a recreational angler, for reporting the occurrence of parasites and providing the samples.

Statements and Declarations

Competing Interests: The authors have no financial or proprietary interest in any material discussed in this article.

Funding: The present study was partially funded as a doctoral fellowship of the University of Corsica Pasquale Paoli and the Culletivittà di Corsica granted to Anaïs Esposito (no grant number available). This research is part of the GERHYCO interdisciplinary project dedicated to water management, ecology, and hydro-ecosystem services in an insular context, and it was financially supported by the Culletivittà di Corsica.

1. Introduction

Introduced species are a major component of anthropogenic global change and freshwater ecosystems, in particular insular ones, are particularly sensitive to this phenomenon (García-Berthou et al. 2005; Casal 2006; Ricciardi and MacIsaac 2011; Simberloff et al. 2013). The consequences of freshwater fish introductions are many, ranging from alteration of interactions between fish (e.g. increase in prey availability for native predators, increased predation pressure on native prey and competition for trophic resource), changes in the trophic web structure, genetic impact via hybridization and introgression, to socio-economic impact including financial loss for aquaculture and fisheries (Ribeiro and Leunda 2012; Witkowski and Grabowska 2012; Ellender and Weyl 2014). Fish introductions can also result in the co-introduction of associated parasites and diseases: non-native pathogens such as viruses, bacteria, fungi and animal parasites are frequently introduced along with their hosts (Lambert 1997; Taraschewski 2006; Ribeiro and Leunda 2012; Ellender and Weyl 2014; Goedknegt et al. 2016). The introduction of non-native aquatic organisms has resulted in the most serious diseases among wild aquatic animals in Europe e.g. *Sphaerothecum destruens* Arkush, Mendoza, Adkison & Hedrick, 2003 in Leuciscidae and Salmonidae, *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 in the Atlantic salmon *Salmo salar* Linnaeus, 1758 or *Anguillicola crassus* Kuwahara, Niimi & Itagaki, 1974 in the European eel *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) (Peeler et al. 2011). The study of parasites carried by non-native hosts is of great importance as they may infect native host species, a phenomenon termed parasite spillover, as well as

being transmitted to humans in the case of zoonotic parasites (Daszak et al. 2000; Prenter et al. 2004; Chai et al. 2005; Lymbery et al. 2014; Chalkowski et al. 2018; Eiras et al. 2018). The risk of spreading zoonotic parasites through species introduction highlights the interdependency between human and ecosystem health, as described in the One Health concept which formalizes the close link between the health of domestic and wild animals, plants, ecosystems and the wider environment, and people (Adisasmito et al. 2022; Tulchinsky et al. 2023). Beyond their medical and veterinary importance, aquatic parasites are also, according to Selbach et al. (2022), key drivers in evolutionary and ecological dynamics influencing, controlling and regulating ecosystem health and functioning, hence the need to integrate their study in the One Health framework.

Southern and Western Europe are a hotspot for biological invasions, with more than a quarter of total fish diversity being non-native species (Leprieur et al. 2008). Corsica is a small island in the Northwestern Mediterranean off Southern France and Western Italy, home to a particular fish fauna composed of only four native species and naturally lacking the Cypriniformes reported from the Ibero-Franco-Italian region (Roule 1933; Changeux 1998). The fish diversity in Corsica has however been artificially increased by the man-mediated introductions of more than 20 non-native fish species, the majority of them for recreational fishing purposes (Roche and Mattei 1997; Roché 2001). The first introduced species was the mosquitofish *Gambusia holbrooki* Girard, 1859 in an attempt to control mosquitoes (malaria control). Then, the brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) and domestic brown trout *Salmo trutta* Linnaeus, 1758 were introduced in several mountain lakes. Afterwards, several species e.g., the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), the carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, the pikeperch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), the tench *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) and the roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), were introduced into several artificial reservoirs and spread by anglers to rivers and others reservoirs (Roche and Mattei 1997; Roché 2001). The rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) is regularly released in reservoirs and lower watercourses.

The European perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 was introduced in Corsica outside the framework of any planned program and from an unknown source. Its presence was first noted in 1984 during the first emptying of Uspidali reservoir. The species was then transferred to three second-category reservoirs in the eastern plain of Corsica (namely Peri, Alzitone and Tepe-Rosse) and now forms sustainable populations in artificial habitats i.e. several reservoirs (the four aforementioned ones plus Codole, Tolla, and Padula) and disused gravel quarries

(Roche and Mattei 1997; Roché 2001; Fleury and Le Mesle 2022). In such habitats, this species is caught by recreational anglers and regularly consumed. Recently, the occurrence of live parasites was reported by recreational anglers in freshly caught *P. fluviatilis* from Padula reservoir. There is no record of transfer of *P. fluviatilis* to Padula reservoir and its introduction in this ecosystem is believed to be the work of individual recreational anglers. In this reservoir, *P. fluviatilis* is known to occur since at least 2020. Parasites of *P. fluviatilis* have never been examined in Corsica.

The aim of this study is to carry out a parasite assessment of the European perch population of the Padula reservoir. Parasites are identified according to morphological and molecular data. Their origin and potential impact on local fauna and human health are discussed.

2. Material and Methods

Padula Reservoir (0.25 km^2 surface area, 15 m maximum depth) (Figure 36) is an artificial reservoir on the Furmicaiola stream, located in the north of the island at an altitude of 60 m above sea level, and administered by the *Office d'Equipement Hydraulique de Corse* (OEHC - Corsica water resources office). It was commissioned in 1992 and serves the purposes of irrigation and drinking water supply (Colonna 2021). To our knowledge, the fish population in Padula consists of *P. fluviatilis*, *S. lucioperca*, *C. carpio*, *S. erythrophthalmus*, the largemouth black bass *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) and a few rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). Amphibians are also reported from the reservoir, including two endemic Urodela: the Corsican mountain newt *Euproctus montanus* (Savi, 1838) and the Corsican fire salamander *Salamandra corsica* Savi, 1838 according to the National Inventory of Natural Heritage (*Inventaire du Patrimoine Naturel* – INPN) database managed by the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) and the French Agency of Biodiversity (OFB) (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/59; https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/701817). Several water and piscivorous birds visit the reservoir e.g., the grey heron *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758, the little egret *Egretta garzetta* (Linnaeus, 1766) and the black-crowned black heron *Nycticorax nycticorax* (Linnaeus, 1758) (Table 20).

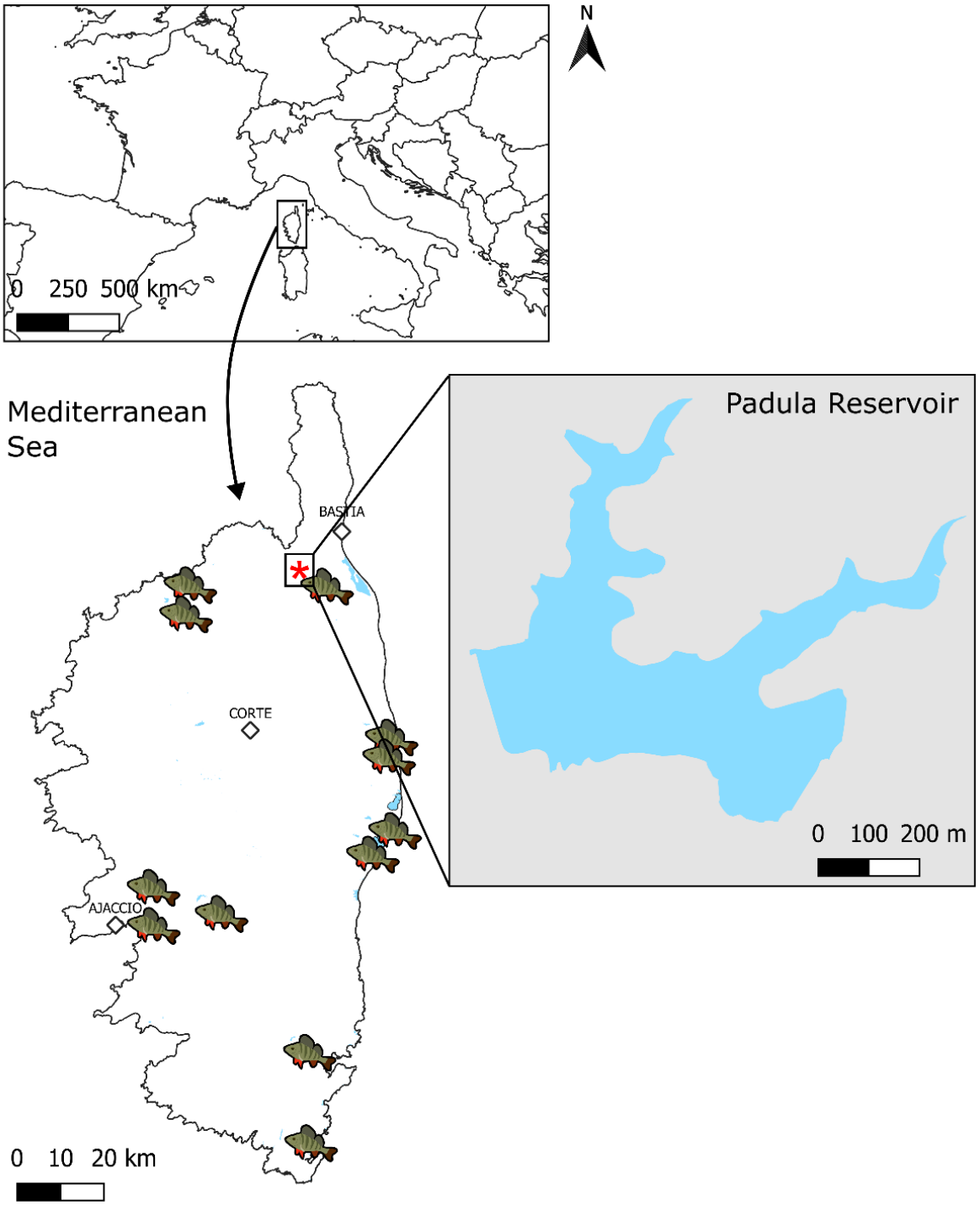


Figure 36. Localization of Corsica in the Mediterranean Sea and of the sampling site. Diamonds are the major cities in Corsica, red asterisk is the sampling locality (Padula Reservoir), perch icons are the localities in which the occurrence of *Perca fluviatilis* has been reported according to Roche and Mattei (1997), Roché (2001) and Fleury and Le Mesle (2022)

Ten specimens of *P. fluviatilis* (total length 208 ± 36 (116-248 mm), total weight 123 ± 47 (16-172 g)) were sampled by a recreational angler on 07/06/2023. Fish were brought back dead to the laboratory in an insulated bag by the angler, through the Angling Federation of

Corsica (FDAAPPMA2). Fish were dissected and the body surface, opercular cavity, abdominal cavity, liver, swimbladder and muscle tissue were thoroughly examined. Parasites were recovered and preserved in either 70 % or 96 % ethanol for further optic and molecular identification. For scanning electron microscopic (SEM) examination, several specimens were fixed in 2.5 % glutaraldehyde (in 0.1 M sodium cacodylate buffer at pH 7.2), dehydrated through a graded ethanol series (30%, 50%, 70 %, 90 %, and 100 %), then dried in an Emitech K850 (Quorum Technologies, Laughton, UK) critical point dryer using CO_2. After mounting, the specimens were coated with platinum in a Q150T-ES sputter coater (Quorum Technologies, Laughton, UK) before examination with a Regulus 8230 scanning electron microscope (Hitachi, Tokyo, Japan) at an accelerating voltage of 2 kV. Parasite indices were calculated following the terminology of Bush et al. (1997).

Molecular identifications were done in order to support the morphological determinations. DNA extraction, amplification and Sanger sequencing were performed by Eurofins Genomics (Ebersberg, Germany). Both Nematoda and Digenea parasites were identified using the nuclear internal transcribed spacer (ITS1) with the primers 81_f 5'-GTAACAAGGTTTCCGTAGGTGAA-3' (Gustinelli et al. 2010) and ITS2.S_r 5'-CCTGGTTAGTTTCTTTTCCTCCGC-3' (Matthews and Cribb 1998). For Digenea, the mitochondrial cytochrome oxidase subunit 1 (COI) marker was also amplified using MplatCOX1dF 5'–TGTAAAACGACGGCCAGTTTWCITTRGATCATAAG–3' and MplatCOX1dR 5'–CAGGAAACAGCTATGACTGAAAYAAYAIIGGATCICCAC–3' primers (Moszczynska et al. 2009). DNA amplification was performed by PCR in a final 20 µl volume containing 10 µl of GoTAQ-HotStart Green MasterMix from Promega (Madison WI, USA), 4.5 µl of each of the two primers at 10 pM and 1 µl of extracted DNA. After denaturation for 2 min at 95°C, the PCR were run for 35 cycles of 1 min, 95°C; 30 s, 50°C; 1 min 30 s, 72°C, before a final extension for 10 min at 72°C and conserved at 4°C on a Biometra Tadvanced thermocycler (Biometra GmbH, Göttingen, Germany). Forward and reverse sequences were assembled and cleaned with Geneious Prime ® 2020.2.4 (https://www.geneious.com). Obtained sequences were deposited in GenBank (accession numbers from XXXXX to XXXXX), and were first blasted through the NCBI platform (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/) in order to have a preliminary identification. When several sequences were available in GenBank, molecular analyses were carried out. Sequences were aligned using MEGA X (Kumar et al. 2018) and the MUSCLE algorithm (Edgar 2004) with a molecular dataframe of reference from previous studies (Lazarova et al. 2006; Caffara et al.

2011; Xiong et al. 2013; Sereno-Uribe et al. 2013; Maleki et al. 2018; Li et al. 2018; Nitta and Ishikawa 2019; Locke et al. 2019; Pekmezci and Bolukbas 2021; Youssefi et al. 2023) (Supplementary data – *ces données supplémentaires sont présentées en annexe du present manuscrit, Annexe 13*). JModeltest v.2.1.1 (Darriba et al. 2012) was used to estimate the best evolution model for the Bayesian phylogenetic inference analyses selected under the Bayesian Information Criterion (GTR+I for ITS1 of Nematoda and HKY+G for COI of Digenea). The percentage of divergence between sequences (p-distances) was calculated using MEGA X. The phylogenetic tree was constructed with MrBayes v.3.2.6 (Ronquist et al. 2012). Two independent analyses were run for 10 million generations, sampling every 200 generations. The convergence of the two analyses was checked and the tree obtained is a consensus with ten percent of the trees discarded as burn-in. Two phylogenetic trees were then reconstructed on the ITS1 marker (14 sequences, 385 bp) and COI marker (145 sequences, 915 bp).

Median-joining networks were constructed for ITS1 and COI datasets from respectively Nematoda and Digenea using Network v.4.6 (Bandelt et al. 1999). A maximum parsimony algorithm was applied with the criterion "frequency > 1" to simplify the complex branching scheme and generate networks representing the most parsimonious relationships. Genetic diversity indices (haplotype diversity, number of polymorphic sites and number of haplotypes) were calculated using DnaSP V6 (Rozas et al. 2017).

3. Results

Following complete parasitological examination, two different parasites were recovered from the sampled *P. fluviatilis*: Nematoda were morphologically identified as larvae of *Eustrongylides* sp. (Nematoda: Dioctophymatidae) and Digenea as metacercariae of *Clinostomum* (Trematoda: Clinostomidae).

3.1. *Eustrongylides*

Eustrongylides larvae were found coiled in or moving through the muscles, in the swimbladder, in the abdominal cavity and encysted in the liver. They were bright to dark red in color (Figure 37. a., b., c., d.). The individuals observed in SEM showed 12 cephalic papillae arranged in 2 circles of 6 papillae each (2 lateral, 2 subdorsal and 2 subventral with lateral papillae slightly more anterior than subdorsal and subventral papillae, Figure 37.e.). Papillae

of the inner circle had narrow bases and spike-like apices (Figure 37.f.) and papillae of outer circle had broad bases and nipple-like apices (Figure 37.g.). The anus was terminal (Figure 37.h.).

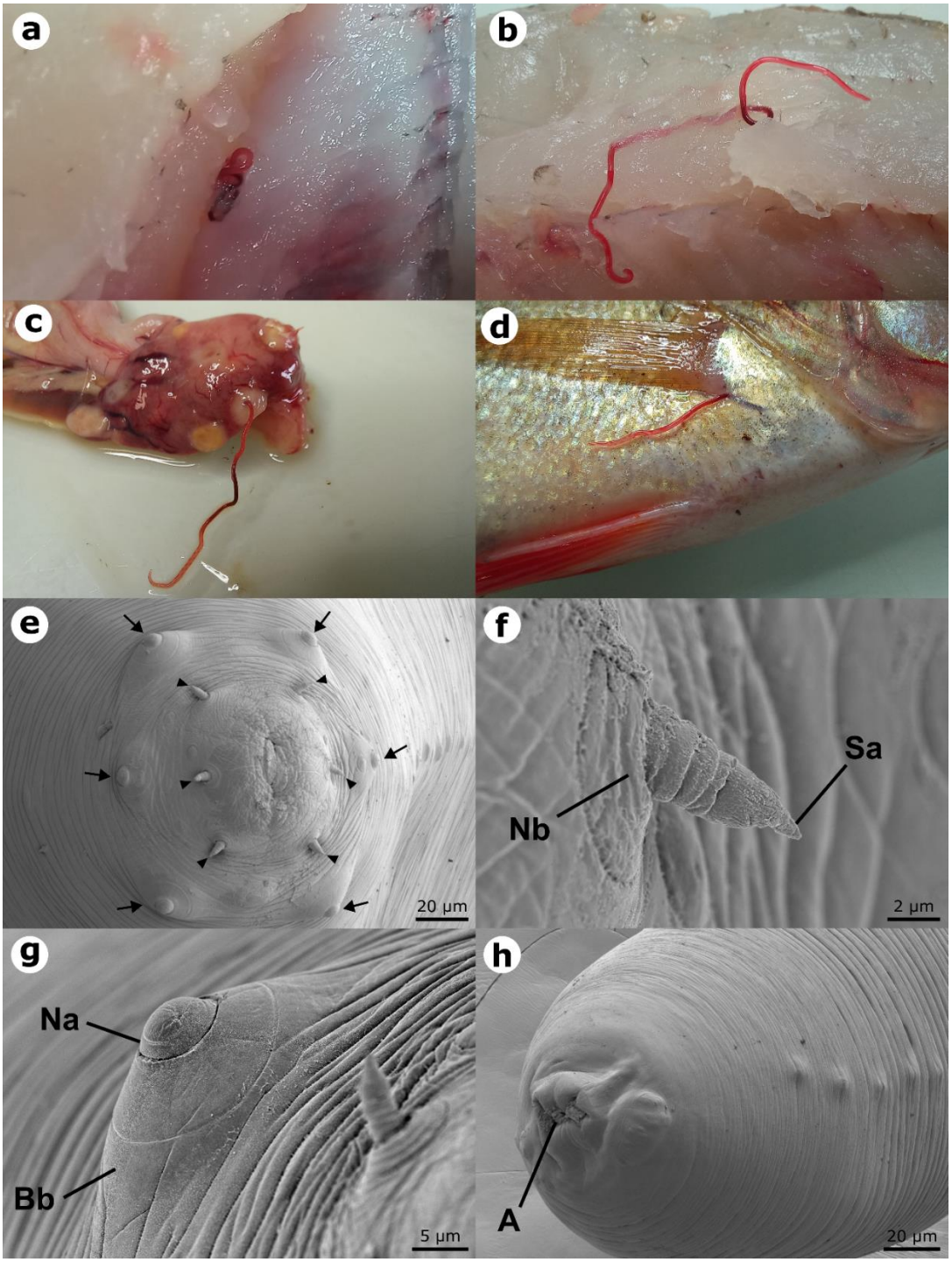


Figure 37. *Eustrongylides* optic and scanning electron microscopy. a. Coiled in and b. free and moving through *P. fluviatilis* muscle, c. exiting a cyst in *P. fluviatilis* liver, d. exiting through the skin upon its host's death, e. cephalic end showing both inner (arrowheads) and outer (arrows) papillae circles and the mouth, f. spike-like papillae of inner circle with narrow base (Nb) and spike-like apex (Sa), g. nipple-like papillae of outer circle with broad base (Bb) and nipple-like apex (Na), h. posterior end showing the terminal anus (A)

The phylogenetic tree supported the identification of Corsican specimens as members of the genus *Eustrongylides*. However, our COI sequences obtained from *P. fluviatilis* in Corsica clustered with a specimen (GenBank accession number MK013341) recovered from a pikeperch *S. lucioperca* (Linnaeus, 1758) sampled in Derbent Dam Lake, Turkey (Pekmezci and Bolukbas 2021) and attributed to *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 (Figure 38a). Our sequences are grouped in five haplotypes and two haplogroups with an average divergence of 2% (Figure 38b). These results are also in accordance with the ITS1 identification using BLAST where our sequences matched at 100% with the only available sequence in GenBank with a species name (KU963206) as *E. excisus* from a Northern pike *Esox lucius* Linnaeus, 1758 from Freidoonkenar, south of the Caspian Sea (Mazandaran province, Iran) (Youssefi et al. 2023).

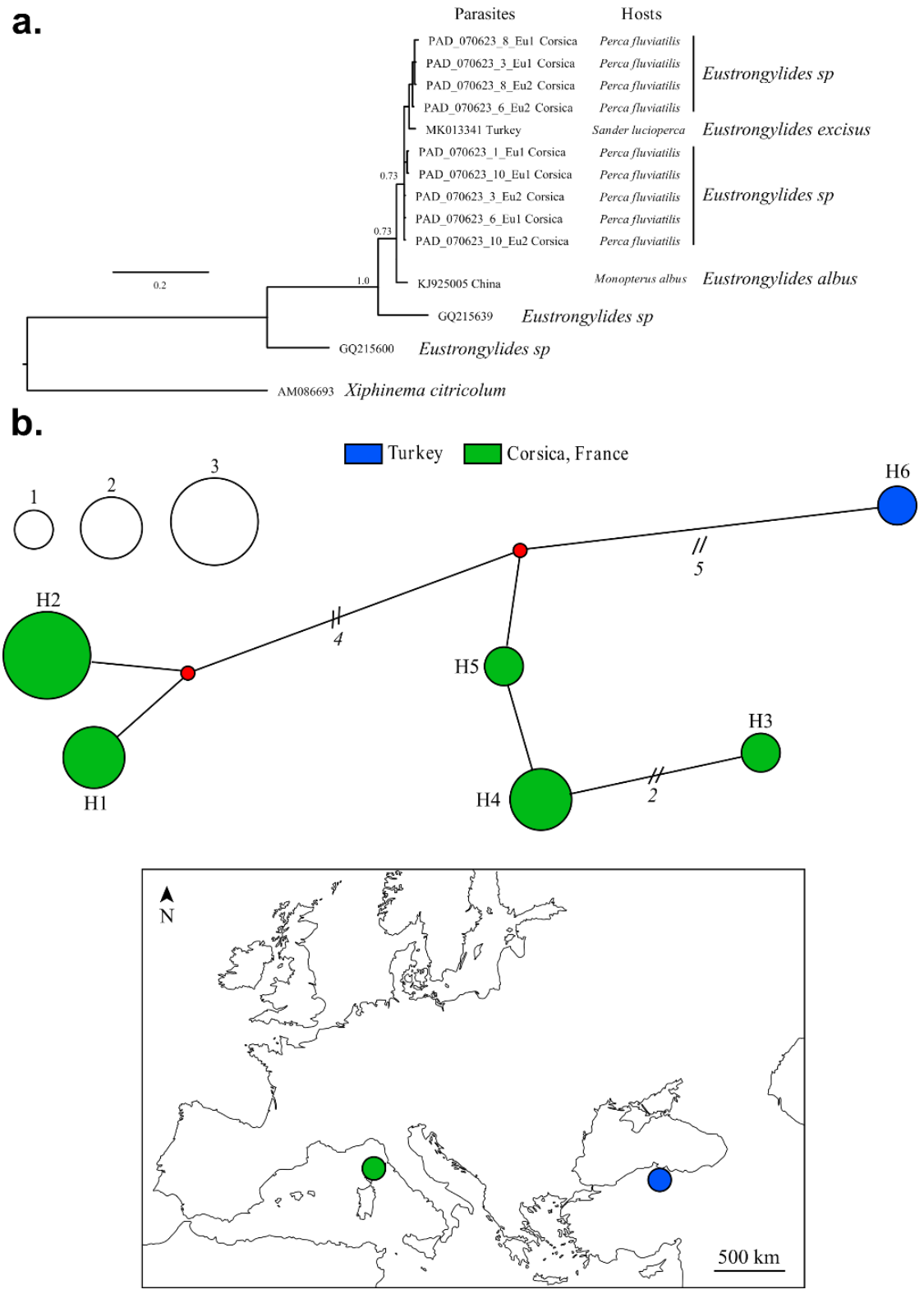


Figure 38. Phylogenetic tree by Bayesian inference with a GTR+I model based on ITS1 data (385 bp) tree of *Eustrongylides*, identifying 9 specimens sampled in Padula reservoir, Corsica. Numbers at nodes correspond to posterior probability values. Corresponding host species are indicated when available. No sequences were available for *E. tubifex* (a.). ITS1 haplotype networks obtained for *Eustrongylides*, on the 10 sequences generated in the present study and retrieved from GenBank. Circle size is proportional to the observed haplotype frequencies and red points represent hypothetical haplotypes. Colors highlight specimens' origin (b.)

The observed prevalence was 90 % as only the smallest *P. fluviatilis* (the only one being around 12 cm long) was found to be uninfected. Mean intensity (minimum-maximum) for *Eustrongylides* spp. was 29.6 ± 22.7 (3-64).

3.2. *Clinostomum complanatum*

Digenea metacercariae were determined as *Clinostomum* following Caffara et al. (2011). *Clinostomum* metacercariae were mainly distributed in the muscle of its hosts (75.4 %) and in the opercular cavity and on gill arches (20.3 %), and to a lesser extent in the abdominal cavity (2.9 %) and the swimbladder (1.4 %). SEM observation of excysted *C. complanatum* metacercariae showed an elongated body, wider in the gonadal region, with a terminal excretory pore (Figure 39.a.). The oral sucker was small and surrounded by a prominent oral collar (Figure 39.b.). The tegument was covered in spines along the body, sharper in the oral region (Figure 39.c.) and more rounded midbody (Figure 39.d.).

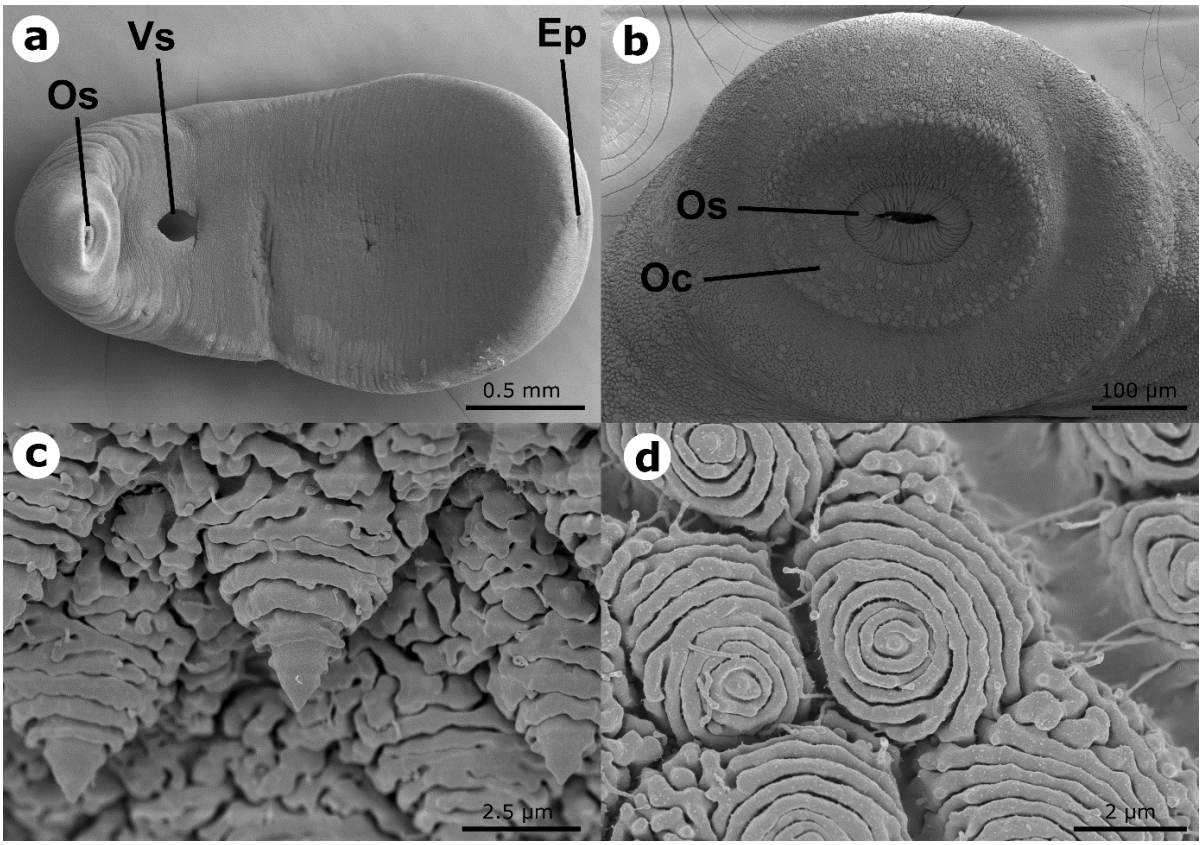


Figure 39. *Clinostomum complanatum* scanning electron microscopy, a. whole individual with the oral sucker (Os) and collar, ventral sucker (Vs) and excretory pore (Ep) clearly visible, b. cephalic region with the oral sucker (Os), oral collar (Oc) and sensory papillae distributed around the oral sucker, c. tegumental spines in the anterior region and d. in the midbody region

The COI phylogenetic tree includes our ITS1 sequences from Corsica within the *Clinostomum complanatum* group with an average intrinsic distance of 0.2% (Figure 40a). The haplotype network highlights that our sequences share the same haplotype (H1) as Italian, Romanian, Iranian and Chinese specimens (Figure 40b) and thus seems widely distributed in Eurasia. There was a total of 11 haplotypes, with 0.752 haplotype diversity and 14 polymorphic sites.

Morphological and molecular data corroborate the identification of Digenea parasites as *Clinostomum complanatum*.

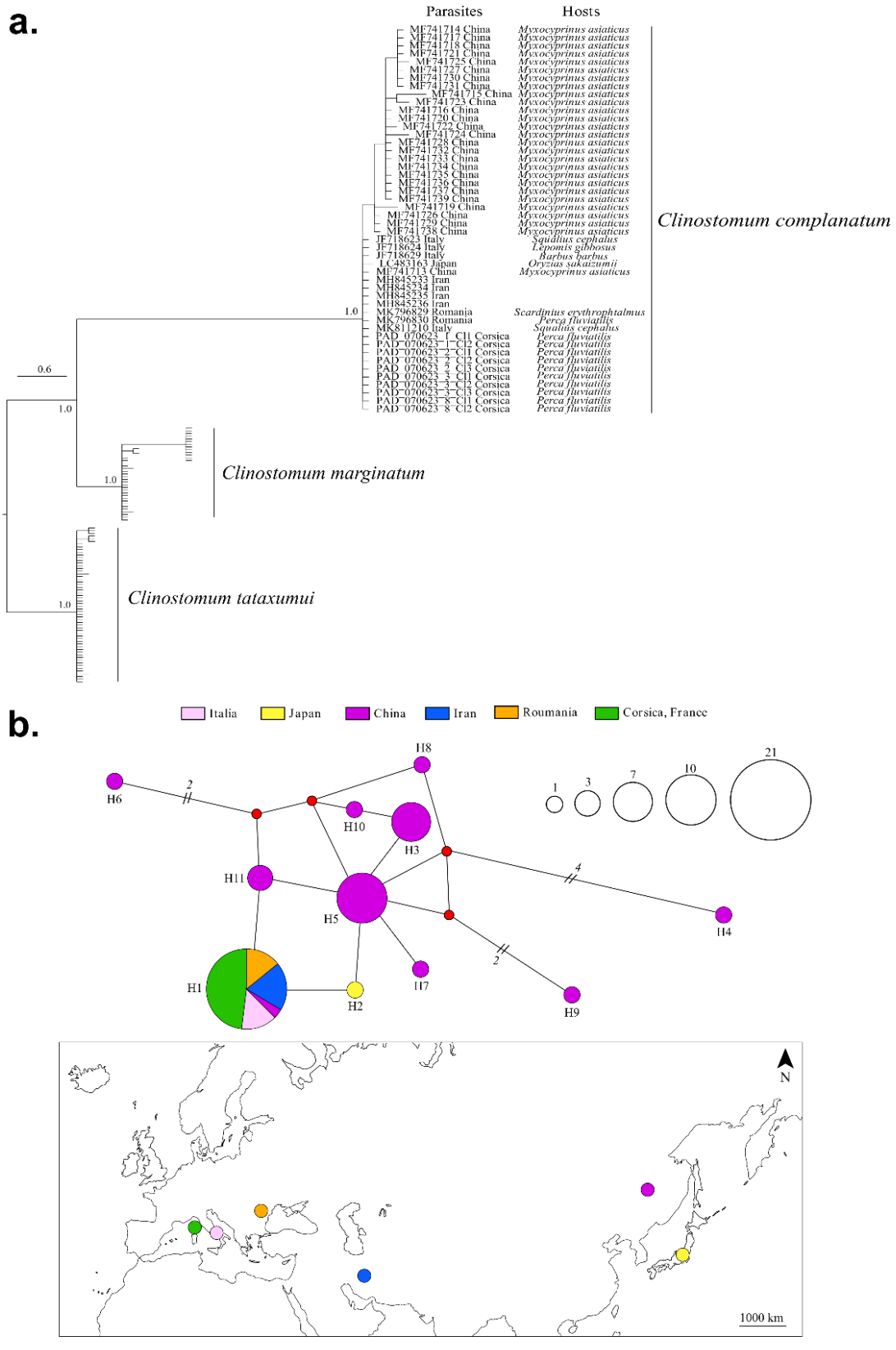


Figure 40. Phylogenetic tree by Bayesian inference with a HKY+G model based on COI data (915 bp) of *Clinostomum*, identifying 10 specimens sampled in Padula reservoir, Corsica. Numbers at nodes correspond to posterior probabilities values. Corresponding host species are indicated when available (a.). COI haplotype networks obtained for *Clinostomum complanatum*, on the 48 sequences generated in the present study and retrieved from GenBank. Circle size is proportional to the observed haplotype frequencies and red points represent hypothetical haplotypes. Colors highlight specimens' origin (b.)

The observed prevalence was 90 %. Mean intensity (minimum-maximum) was 7.7 ± 3.9 (1-11) for *C. complanatum*.

4. Discussion

While molecular phylogeny enabled us to identify *C. complatanatum* with confidence, the lack of consensus between morphological and molecular data prevents a definitive species diagnosis in the case of *Eustrongylides* Nematoda. The outer circle papillae being larger than the inner circle papillae and the shape of these papillae are characteristics of *Eustrongylides tubifex* (Nitzsch in Rudolphi, 1819) according to the key to *Eustrongylides* third-stage larvae presented in Moravec (1994), while *E. excisus* shows similar dimensions for inner and outer circle papillae (Measures 1988; Moravec 1994; Gupta 2018; Mazzone et al. 2019). Ambiguity in morphological features may have led to confusion, especially for larval stages which have been reported not to display features allowing a reliable morphological species identification (Moravec and Nagasawa 2018; Mazzone et al. 2019). The non-exhaustiveness of molecular databases is a further issue encountered when studying *Eustrongylides* as the vast majority of available sequences are identified up to the genus level for these organisms. As previously noted by Shamsi et al. (2023), there is no sequence available for *E. tubifex* and very few for *E. excisus*, which prevents any definite conclusion regarding the identification of the Corsican specimens. The simultaneous study of morphological features and DNA sequences of several *Eustrongylides* species could enable clarification of this situation. The grouping of the sequences obtained in the present study in two distinct haplogroups (H1 and H2 and H3, H4 and H5) hints at the hypothesis of two origins for this parasite, and possibly two distinct species. The occurrence of both *Eustrongylides* and *Clinostomum complanatum* are reported here for the first time in France and must be recorded in the French taxonomic register (TAXREF) of the INPN database (TAXREF 2024).

Eustrongylides prevalence in Padula reservoir (90 %) is among the highest in *P. fluviatilis* in Europe, where reported prevalence ranges from 0.6 % for *E. tubifex* and 13.9 % for *E. excisus* in Bulgaria and 6.8-10.0 % for *Eustrongylides* spp. in Italy to 72.0-100.0 and 94.0-100.0 % in Ukraine and Moldovia, respectively (Branciari et al. 2016; Menconi et al. 2020b; Honcharov et al. 2022b).

The distribution of *C. complanatum* metacercariae mostly in the muscle and gill cavity and arches is consistent with previous reports of this parasite from fish hosts (e.g. Wang et al. 2017; Menconi et al. 2020a). The prevalence of infection was higher than that reported from Italy (14.3-21.4 %), Turkey (13.1 % and 53.8 %) and Czech Republic (15.0 %) (Kadlec et al. 2003; Çolak 2013; Soylu 2014), as well as infection intensities.

4.1. Occurrence of intermediate and final hosts

Numerous species of aquatic Oligochaeta, the usual first intermediate hosts of *Eustrongylides* spp., are present in Corsica (Orsini 2008). A relatively wide range of intermediate piscine hosts are known to be suitable for *Eustrongylides* in Europe, most notably predatory species e.g. *P. fluviatilis*, *S. lucioperca* and the European catfish *Silurus glanis* Linnaeus, 1758, in Eastern Europe and more recently from Southern Europe (Italy) (Shukerova et al. 2010; Bjelić-Čabrilo et al. 2013; Branciari et al. 2016; Goncharov et al. 2018; Menconi et al. 2020b; Honcharov 2020; Guardone et al. 2021; Honcharov et al. 2022b). Numerous piscivorous birds are reported as final hosts for *Eustrongylides* Nematoda i.e., great cormorants *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758), Anatidae (wild ducks) as well as various Ciconiformes e.g., *Egretta thula* (Molina, 1803) (e.g. Honcharov et al. 2022b). Moreover, Spalding and Forrester (1993) also reports the occurrence of *Eustrongylides* from the great blue heron *Ardea herodias* Linnaeus, 1758. Such species, or at least congenerics, are known to occur in Corsica, where *P. carbo*, *Ardea cinerea* Linnaeus, 1758, *Ardea purpurea* Linnaeus, 1766, *Egretta garzetta* (Linnaeus, 1766) and the Anatidae *Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758 and *Netta rufina* (Pallas, 1773) are known to occur in the inland freshwaters (Collective Losange 2017) (Table 20).

Clinostomum complanatum first intermediate (Gastropoda) hosts are very likely available as Lymnaeidae snails are known to occur in Corsican freshwaters (Orsini 2008). In Europe, *C. complanatum* is reported from several fish hosts, from numerous countries along the Danube river basin (Czechia, Hungary, Romania, Serbia, Slovakia and Ukraine) and from Italy (Gaglio et al. 2016; Fedorčák et al. 2019; Menconi et al. 2020b). *C. complanatum* uses piscivorous birds final hosts either reported from Corsica or taxonomically close to hosts present on the island as its occurrence is noted in *Ardea alba* Linnaeus, 1758, *A. purpurea*, *E. garzetta*, *A. platyrhynchos*, *P. carbo* and *Larus* gulls (Shamsi et al. 2013; El-Dakhly et al. 2018; Gibson 2019; Nazarbeigy et al. 2021) (Table 20). All the hosts needed to complete the life cycle of both *Eustrongylides* sp. and *C. complanatum* are therefore present in Corsica, and the

introduction to the island of several piscine species most likely favors both these parasites' life cycle.

Table 20. Final bird host species reported for *Eustrongylides* spp. et *Clinostomum complanatum* from the literature, with information on their presence in Corsica. Presence of species is indicated according to the INPN database

Host species	Parasite species	Country	Reference	Presence in Padula Reservoir
Anseriformes				
Anatidae				
Anas platyrhynchos Linnaeus, 1758	*Clinostomum* sp.	Iran	(Gohardehi et al. 2013)	No, but reported from neighboring locality in Corsica (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/1966)
Anatidae	*Eustrongylides mergorum*	Poland	(Kavetska et al. 2012)	Numerous Anatidae reported from Corsica e.g., *Anas platyrhynchos*, *Anas acuta*, *Mareca penelope*, *Netta rufina*, *Aythya ferina* (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/1966; https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/1973; https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/1952; https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/1984; https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/1991)
Charadriiformes				
Laridae				
Larus argentatus Pontoppidan, 1763	*Clinostomum complanatum*	-	(Gibson 2019)	No, but reported from neighboring locality in Corsica (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/3302); Congenerics *Larus fuscus* and *Larus michahellis* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/3297; https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/199374)
Larus canus Linnaeus, 1758	*Clinostomum complanatum*	-	(Gibson 2019)	No, but present in the close-by Biguglia Lagoon (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/3293)
Larus ridibundus Linnaeus, 1766	*Clinostomum complanatum*	-	(Gibson 2019)	Yes (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/530157)
Ciconiiformes				
Ardeidae				
Ardea alba Linnaeus, 1758	*Clinostomum complanatum*	Australia	(Matthews and Cribb 1998)	No, but reported from neighboring locality in Corsica (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2504)
	Clinostomum complanatum	Iran	(Shamsi et al. 2013)	
	Eustrongylides ignotus	Brazil	(Pinto et al. 2004)	
	Eustrongylides ignotus	USA	(Locke 1961; Spalding and Forrester 1993)	
	Eustrongylides sp.	USA	(Caudill et al. 2014)	
	Eustrongylides sp.	USA	(Spalding 1990)	
	Eustrongylides sp.	USA	(Roffe 1988)	
Ardea cocoi Linnaeus, 1766	*Eustrongylides ignotus*	Brazil	(Pinto et al. 2004)	Congenerics *Ardea cinerea* and *Ardea purpurea* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2506; https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2508)
Ardea herodias Linnaeus, 1758	*Eustrongylides ignotus*	USA	(Bowdish 1948; Locke 1961; Spalding and Forrester 1993)	Congenerics *Ardea cinerea* and *Ardea purpurea* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2506; https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2508)
	Eustrongylides sp.	USA	(Spalding 1990)	
Ardea cinerea Linnaeus, 1758	*Clinostomum complanatum*	-	(Gibson 2019)	Yes (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2506)
Ardea purpurea Linnaeus, 1766	*Clinostomum complanatum*	Iran	(Shamsi et al. 2013)	Yes (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2508)

Host species	Parasite species	Country	Reference	Presence in Padula Reservoir
Egretta caerulea (Linnaeus, 1758)	*Eustrongylides sp.*	USA	(Spalding 1990)	Congeneric *Egretta garzetta* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2497)
Egretta garzetta (Linnaeus, 1766)	*Clinostomum complanatum*	Australia	(Matthews and Cribb 1998)	Yes (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2497)
	Clinostomum complanatum	Iran	(Shamsi et al. 2013)	
Egretta novaehollandiae (Latham, 1790)	*Clinostomum complanatum*	Australia	(Matthews and Cribb 1998)	Congeneric *Egretta garzetta* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2497)
Egretta thula (Molina, 1782)	*Eustrongylides ignotus*	USA	(Spalding and Forrester 1993)	Congeneric *Egretta garzetta* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2497)
	Eustrongylides sp.	USA	(Spalding 1990)	
Egretta tricolor (Müller, 1776)	*Eustrongylides sp.*	USA	(Spalding 1990)	Congeneric *Egretta garzetta* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2497)
Nycticorax caledonicus (Gmelin, 1789))	*Clinostomum complanatum*	Australia	(Matthews and Cribb 1998)	Congeneric *Nycticorax nycticorax* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2481)
Nycticorax nycticorax (Linnaeus, 1758)	*Clinostomum complanatum*	Iran	(Shamsi et al. 2013)	Yes (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2481)
	Eustrongylides ignotus	Brazil	(Pinto et al. 2004)	
	Eustrongylides sp.	USA	(Caudill et al. 2014)	
Threskiornithidae				
Platalea ajaja Linnaeus, 1758	*Eustrongylides sp.*	USA	(Spalding 1990)	Congeneric *Platalea leucorodia* reported from neighboring locality in Corsica (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2530)
Pelecaniformes				
Phalacrocoracidae				
Phalacrocorax brasilianus (Gmelin, 1789)	*Eustrongylides* spp.	Brazil	(Monteiro et al. 2011)	Congeneric *Phalacrocorax carbo* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2440)
Phalacrocorax carbo (Linnaeus, 1758)	*Clinostomum complanatum*	Egypt	(El-Dakhly et al. 2018)	Yes (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2440)
	Eustrongylides excisus	Italy	(Rusconi et al. 2022)	
	Eustrongylides tubifex	Japan	(El-Dakhly et al. 2012)	
	Eustrongylides spp.	Lithuania	(Švažas et al. 2011)	
Phalacrocorax sulcirostris (Brandt, 1837)	*Eustrongylides excisus*	Australia	(Shamsi et al. 2023)	Congeneric *Phalacrocorax carbo* reported from Padula Reservoir (https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/2440)

As Corsica is a Mediterranean island situated on bird migration routes (Bruderer and Liechti 1999; Jourdain et al. 2007; Maggini et al. 2020), the possibility that *Eustrongylides* sp. and *Clinostomum complanatum* may have been transported with migrating birds before finding suitable fish hosts rather than being co-introduced with piscine hosts cannot be ruled out. It has been reported, for example, that *Phalacrocorax carbo* have possibly played a key role in the recent expansion of *Eustrongylides* sp. in Central and Northern Italy (Castiglione et al. 2023). However, the hypothesis of co-introduction through infected fish is also probable. Further investigations are needed to resolve this issue, if indeed it can be resolved.

4.2. Potential transmission to amphibians

A point of concern raised by the presence of these parasites relates to the risk of transmission to amphibians. Both *Eustrongylides* and *Clinostomum* are able to use a wide range of amphibian hosts pertaining to families e.g. Ranidae, Pipidae and Leptodactylidae (Vicente et al. 1995; Saglam and Arikan 2006; Bursey and Brooks 2010; Yildirimhan et al. 2012; León-Règagnon 2019) for *Eustrongylides* and Salamandridae, Bufonidae, Hylidae and Plethodontidae for *Clinostomum* (McAllister 1990; Caffara et al. 2014; Calhoun et al. 2019). Seven species of amphibians are reported from Corsica, namely the Tyrrhenian painted frogs *Discoglossus montalentii* Lanza, Nascetti, Capula, and Bullini, 1984 and *Discoglossus sardus* Tschudi, 1837 (Alytidae), the green toad *Bufotes viridis* (Laurenti, 1768) (Bufonidae), the European tree frog *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) (Hylidae), the pool frog *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) (Ranidae), the Corsican mountain newt *Euproctus montanus* (Savi, 1838) and the Corsican fire salamander *Salamandra corsica* Savi, 1838 (Salamandridae). *Discoglossus montalentii* is listed as near threatened by the IUCN, while all other species are considered as least concern. All of them are nonetheless protected at the national level according to the ministerial decree of January 8th 2021 of the Environmental Code in France (https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000043113964). Three of these amphibians (*D. montalentii*, *E. montanus* and *S. corsica*) are endemic to Corsica. The pathological impact of *Eustrongylides* on fish hosts has already attracted attention from researchers (Kaur et al. 2013; Dezfuli et al. 2015; Goncharov et al. 2018; Guagliardo et al. 2019; Honcharov et al. 2022a; Youssefi et al. 2023), but there is currently a lack of knowledge concerning the potential impact on amphibians. Pathological impacts are reported concerning the infection of amphibians with *Clinostomum* metacercariae: these are known to affect Ranidae and Ambystomidae (Densmore and Green 2007). Pathologies are diverse: the localization of the encysted metacercariae near organs such as liver, spleen and the reproductive system can hinder survival and reproduction through mechanical damage to the organs; subcutaneous, intramuscular and coelomic clinostomiasis can cause necrosis and inflammation, and muscle damage resulting from the cysts can lead to scoliosis; significant sublethal effects were also observed on bone growth; and vision can also be impaired in the case of cysts being localized in the eyes (Etges 1991; Miller et al. 2004; Perpiñán et al. 2010; Sinsch et al. 2021).

4.3. Risk of food-borne Eustrongylidosis and Clinostomiasis in human

Both parasites are zoonotic as several human cases have been reported, mostly in eastern Asia (Japan, Korea) for *Clinostomum* and in North America (USA) for *Eustrongylides*. The infection route in human for both parasites is the consumption of either live or raw fish: *Eustrongylides* infections were caused either by the consumption of live bait by recreational anglers or sashimi made from unfrozen fresh fish (Gunby 1982; Wittner et al. 1989; Narr et al. 1996) and *C. complanatum* infections by the consumption of raw freshwater or brackish water fish (Isobe et al. 1994; Chung et al. 1995; Hara et al. 2014; Kim et al. 2019). Given the capacity of both *Clinostomum complanatum* and *Eustrongylides* spp. to infect humans, we recommend that the occurrence of these parasites in the fish of Padula reservoir should be monitored, as prevalence can change over time as was shown in Trasimeno lake, Italy (Franceschini et al. 2022). Occurrence of the two parasites could only be analyzed in *P. fluviatilis* but Nematoda matching the description of *Eustrongylides* were also reported by a recreational angler from *S. lucioperca* but not from *M. salmoides*, both species occurring in Padula reservoir. *Perca fluviatilis* and *S. lucioperca* are prized by fishermen for their tasty meat and are commonly consumed (Fleury and Le Mesle 2022). Both the local population and tourists should be warned to avoid the raw consumption of both *P. fluviatilis* and *S. lucioperca*. In addition, the monitoring should be extended to the other reservoirs where these fish are known to occur. The occurrence of final bird hosts is another component that should be taken into account while monitoring both parasites as the population growth of the *P. carbo* is believed to have had a major impact on the apparent expansion of *Eustrongylides* sp. in Italy (Castiglione et al. 2023).

5. Conclusion

The parasites of the non-native *P. fluviatilis* were studied for the first time in the French Mediterranean island of Corsica, following the report of a recreational angler. This led to the first observation of two zoonotic parasites, the Nematoda *Eustrongylides* sp. and the Digenea *Clinostomum complanatum*. The present study is thus an example of how crucial it is that academic research and citizens communicate and work together. *Clinostomum complanatum* was reliably identified through the use of morphological and molecular study. *Eustrongylides*

could not be identified at the species level, mainly because molecular databases do not cover all of this genus' species. It is highly likely that the life cycle of both *C. complanatum* and *Eustrongylides* can be completed in Corsica as intermediate and final hots seem to be available on the island. The past introductions of numerous non-native species in Corsica may facilitate the completion of these life cycles as well as the maintenance of these parasites in Corsica. The occurrence of *C. complanatum* and *Eustrongylides* sp. is concerning from both a veterinary and human health perspective as these parasites can use a wide range of amphibians as intermediate hosts and can be acquired in humans through the consumption of raw or undercooked fish. Even if the consumption of freshly caught wild fish sushi or sashimi is not reported to be a common practice in Corsica, recreational anglers eating their catch and medical practitioners should remain vigilant. Because they potentially interact with numerous components of their ecosystem, in addition to being zoonotic, both *Eustrongylides* and *C. complanatum* are an illustration of how interconnected are human, animal and ecosystem health, as described in the One Health framework.

References

Adisasmito WB, Almuhairi S, Behravesh CB, et al (2022) One Health: A new definition for a sustainable and healthy future. PLOS Pathogens 18:e1010537. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1010537

Bandelt HJ, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. Mol Biol Evol 16:37–48. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036

Bjelić-Čabrilo O, Novakov N, Ćirković M, et al (2013) The first determination of *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909 — larvae (Nematoda: Dioctophymatidae) in the pike-perch *Sander lucioperca* in Vojvodina (Serbia). Helminthologia 50:291–294. https://doi.org/10.2478/s11687-013-0143-1

Bowdish BS (1948) Heron Mortality Caused by *Eustrongylides ignotus*. Auk 65:602–603. https://doi.org/10.2307/4080622

Branciari R, Ranucci D, Miraglia D, et al (2016) Occurrence of Parasites of the Genus *Eustrongylides* spp. (Nematoda: Dioctophymatidae) in Fish Caught in Trasimeno Lake, Italy. Ital J Food Safety 5:6130. https://doi.org/10.4081/ijfs.2016.6130

Bruderer B, Liechti F (1999) Bird migration across the Mediterranean. In: Proc Int Ornithol Congr, Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa. pp 1983–1999

Bursey CR, Brooks DR (2010) Nematode Parasites of 41 Anuran Species from the Area de Conservación Guanacaste, Costa Rica. Comp Parasitol 77:221–231. https://doi.org/10.1654/4418.1

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. https://doi.org/10.2307/3284227

Caffara M, Bruni G, Paoletti C, et al (2014) Metacercariae of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Digenea) in European newts *Triturus carnifex* and *Lissotriton vulgaris* (Caudata: Salamandridae). J Helminthol 88:278–285. https://doi.org/10.1017/S0022149X13000151

Caffara M, Locke SA, Gustinelli A, et al (2011) Morphological and molecular differentiation of *Clinostomum complanatum* and *Clinostomum marginatum* (Digenea: Clinostomidae) metacercariae and adults. J Parasitol 97:884–891. https://doi.org/10.1645/GE-2781.1

Calhoun DM, Leslie KL, Riepe TB, et al (2019) Patterns of *Clinostomum marginatum* infection in fishes and amphibians: integration of field, genetic, and experimental approaches. J Helminthol 94:e44. https://doi.org/10.1017/S0022149X18001244

Casal CMV (2006) Global Documentation of Fish Introductions: the Growing Crisis and Recommendations for Action. Biol Invasions 8:3–11. https://doi.org/10.1007/s10530-005-0231-3

Castiglione D, Di Maggio M, Guardone L, et al (2023) *Eustrongylides excisus* in fish species caught in the Massaciuccoli Lake (Northwest Tuscany, Italy): Implications for freshwater fish quality and public health. Food Control 153:109894. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2023.109894

Caudill G, Wolf D, Caudill D, et al (2014) A Juvenile Wading-bird Mortality Event in Urban Jacksonville, Florida, Associated with the Parasite *Eustrongylides*. Fla Field Nat 42:108–113

Chai J-Y, Darwin Murrell K, Lymbery AJ (2005) Fish-borne parasitic zoonoses: Status and issues. Int J Parasitol 35:1233–1254. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.07.013

Chalkowski K, Lepczyk CA, Zohdy S (2018) Parasite Ecology of Invasive Species: Conceptual Framework and New Hypotheses. Trends Parasitol 34:655–663. https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.05.008

Changeux T (1998) Insular characteristics of freshwater fish communities in the island of Corsica, comparison with French continental coastal rivers. Ital J Zool 65:305–311. https://doi.org/10.1080/11250009809386838

Chung DI, Moon CH, Kong HH, et al (1995) The first human case of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Clinostomidae) infection in Korea. Korean J Parasitol 33:219. https://doi.org/10.3347/kjp.1995.33.3.219

Çolak H (2013) Metazoan parasites of fish species from Lake Sığırcı (Edirne, Turkey). Turk J Vet Anim Sci 37:200–205. https://doi.org/10.3906/vet-1202-28

Collective Losange (2017) Corse : reconnaître toutes les espèces. Artémis édtions, Chamalière, France

Colonna F (2021) Les conséquences du changement climatique sur les ressources en eau et le peuplement piscicole des cours d'eau de Corse. PhD Thesis, Université Pascal Paoli

Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and high-performance computing. Nat Methods 9:772. https://doi.org/10.1038/nmeth.2109

Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD (2000) Emerging Infectious Diseases of Wildlife - Threats to Biodiversity and Human Health. Science 287:443–449. https://doi.org/10.1126/science.287.5452.443

Densmore CL, Green DE (2007) Diseases of Amphibians. ILAR Journal 48:235–254. https://doi.org/10.1093/ilar.48.3.235

Dezfuli BS, Manera M, Lorenzoni M, et al (2015) Histopathology and the inflammatory response of European perch, *Perca fluviatilis* muscle infected with *Eustrongylides* sp. (Nematoda). Parasites Vectors 8:227. https://doi.org/10.1186/s13071-015-0838-x

Edgar RC (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Res 32:1792–1797. https://doi.org/10.1093/nar/gkh340

Eiras JC, Pavanelli GC, Takemoto RM, Nawa Y (2018) Fish-borne nematodiases in South America: neglected emerging diseases. J Helminthol 92:649–654. https://doi.org/10.1017/S0022149X17001006

El-Dakhly KhM, El-Nahass E, Uni S, et al (2012) Levels of infection of gastric nematodes in a flock of great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) from Lake Biwa, Japan. J Helminthol 86:54–63. https://doi.org/10.1017/S0022149X11000046

El-Dakhly KM, Hussein N, El-Nahass E-S (2018) Occurrence of Helminths in the Great Cormorants, *Phalacrocorax carbo*, in Qena, Egypt. J Adv Vet Res 8:6–11

Ellender B, Weyl O (2014) A review of current knowledge, risk and ecological impacts associated with non-native freshwater fish introductions in South Africa. Aquat Invasions 9:117–132. https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.2.01

Etges FJ (1991) *Clinostomum attenuatum* (Digenea) from the eye of *Bufo marinus*. J Parasitol 77:634–635. https://doi.org/10.2307/3283173

Fedorčák J, Šmiga Ľ, Kutsokon I, et al (2019) Parasitic infection of *Cobitis elongatoides* Băcescu & Mayer, 1969 by zoonotic metacercariae *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814). J Fish Dis 42:1677–1685. https://doi.org/10.1111/jfd.13097

Fleury J-P, Le Mesle H (2022) Animaux de Corse. Albiana, Ajaccio, France

Franceschini R, Guardone L, Armani A, et al (2022) Five-years management of an emerging parasite risk (*Eustrongylides* sp., Nematoda) in a fishery supply chain located on Trasimeno Lake (Italy). Food Control 136:108858. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2022.108858

Gaglio G, Reina V, Caffara M, et al (2016) Risk of introduction of *Clinostomum complanatum* (Digenea: Clinostomidae) to Sicily through use of *Cobitis bilineata* (Canestrini, 1865) as live baits. Bull Eur Assoc Fish Pathol 36:105–110

García-Berthou E, Alcaraz C, Pou-Rovira Q, et al (2005) Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. Can J Fish Aquat Sci 62:453–463. https://doi.org/10.1139/f05-017

Gibson D (2019) *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814) Braun, 1899. In: WoRMS. https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=725814. Accessed 10 Oct 2023

Goedknegt MA, Feis ME, Wegner KM, et al (2016) Parasites and marine invasions: Ecological and evolutionary perspectives. J Sea Res 113:11–27. https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.12.003

Gohardehi S, Fakhar M, Madjidaei M (2013) Avian Schistosomes and Human Cercarial Dermatitis in a Wildlife Refuge in Mazandaran Province, Northern Iran. Zoonoses Public Health 60:442–447. https://doi.org/10.1111/zph.12020

Goncharov SL, Soroka NM, Pashkevich IY, et al (2018) Infection of predatory fish with larvae of *Eustrongylides excisus* (Nematoda, Dioctophymatidae) in the delta of the Dnipro River and the Dnipro-Buh estuary in Southern Ukraine. Vestn Zool 52:137–144. https://doi.org/10.2478/vzoo-2018-0015

Guagliardo S, Viozzi G, Brugni N (2019) Pathology associated with larval *Eustrongylides* sp. (Nematoda: Dioctophymatoidea) infection in *Galaxias maculatus* (Actinopterygii: Galaxiidae) from Patagonia, Argentina. Int J Parasitol Parasites Wildl 10:113–116. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.08.004

Guardone L, Ricci E, Susini F, et al (2021) First detection of *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) in big-scale sand smelt (*Atherina boyeri*) from the lake Massaciuccoli (Northwest Tuscany, Italy): implications for public health and seafood quality. Food Control 120:107517. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2020.107517

Gunby P (1982) One worm in the minnow equals too many in the gut. J Am Med Assoc 248:163. https://doi.org/10.1001/jama.1982.03330020011004

Gupta N (2018) Light and Scanning Electron Microscopic Studies on *Eustrongylides exciscus* Larvae (Nematoda: Dioctophmida) from *Channa punctatus* Bloch from India. Pak J Zool 51:. https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2019.51.1.159.166

Gustinelli A, Caffara M, Florio D, et al (2010) First description of the adult stage of *Clinostomum cutaneum* Paperna, 1964 (Digenea: Clinostomidae) from grey herons *Ardea cinerea* L. and a redescription of the metacercaria from the Nile tilapia *Oreochromis niloticus niloticus* (L.) in Kenya. Syst Parasitol 76:39–51. https://doi.org/10.1007/s11230-010-9231-5

Hara H, Miyauchi Y, Tahara S, Yamashita H (2014) Human laryngitis caused by *Clinostomum complanatum*. Nagoya J Med Sci 76:181

Honcharov SL (2020) Prevalence of the nematodes *Eustrongylides exisus* Jägerskiöld, 1909, – larvae (Nematoda: Dioctophymatidae) infection in the *Rutilis rutilis*, linnaeus 1758 and the seasonal dynamics of the infection in the waters of the Dnipro-Buh estuari in southern Ukraine. Sci Messen LNU Vet Med Biotech Ser Vet Sci 22:31–38. https://doi.org/10.32718/nvlvet9706

Honcharov SL, Soroka NM, Galat MV, et al (2022a) *Eustrongylides* (Nematoda:Dioctophymatidae): epizootology and special characteristics of the development biology. Helminthologia 59:127–142. https://doi.org/10.2478/helm-2022-0013

Honcharov SL, Soroka NM, Halat MV, et al (2022b) Distribution of the nematodes of the genus *Eustrongylides* (Nematoda, Dioctophymatidae) in the world. Regul Mech Biosyst 13:73–79. https://doi.org/10.15421/022210

Isobe A, Kinoshita S, Hojo N, et al (1994) The 12th Human Case of *Clinostomum* sp. Infection in Japan. Jpn J Parasitol 43:193–198

Jourdain E, Gauthier-Clerc M, Bicout D, Sabatier P (2007) Bird Migration Routes and Risk for Pathogen Dispersion into Western Mediterranean Wetlands. Emerg Infect Dis 13:365. https://doi.org/10.3201/eid1303.060301

Kadlec D, Šimková A, Jarkovskỳ J, Gelnar M (2003) Parasite communities of freshwater fish under flood conditions. Parasitol Res 89:272–283. https://doi.org/10.1007/s00436-002-0740-2

Kaur P, Shrivastav R, Qureshi TA (2013) Pathological effects of *Eustrongylides* sp. larvae (Dioctophymatidae) infection in freshwater fish, *Glossogobius giuris* (Ham.) with special reference to ovaries. J Parasit Dis 37:245–250. https://doi.org/10.1007/s12639-012-0173-5

Kavetska KM, Pilarczyk B, Królaczyk K (2012) Stomach Nematodes of Wild Ducks (Subfamily Anatinae) Wintering in the North-Western Poland. Bull Vet Inst Pulawy 56:27–31. https://doi.org/10.2478/v10213-012-0005-5

Kim H, Cho S-W, Oh H, Byeon HK (2019) A Case of Unexpected *Clinostomum complanatum* Infection Initially Presenting as Foreign Body in Pharynx. Korean J Parasitol 57:175–177. https://doi.org/10.3347/kjp.2019.57.2.175

Kumar S, Stecher G, Li M, et al (2018) MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. Mol Biol Evol 35:1547–1549. https://doi.org/10.1093/molbev/msy096

Lambert A (1997) Introduction de poissons dans les milieux aquatiques continentaux:«Quid de leurs parasites?». Bull Fr Pêche Piscic 323–333. https://doi.org/10.1051/kmae:1997032

Lazarova SS, Malloch G, Oliveira CMG, et al (2006) Ribosomal and Mitochondrial DNA Analyses of *Xiphinema americanum*-Group Populations. J Nematol 38:404–410

León-Règagnon V (2019) Helminths of The Eurasian Marsh Frog, *Pelophylax Ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae), from the Shiraz Region, Southwestern Iran. Helminthologia 56:261–268. https://doi.org/10.2478/helm-2019-0022

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 Biology 6:e28. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060028

Li BF, Liu X-H, Ge H-L, et al (2018) The discovery of *Clinostomum complanatum* metacercariae in farmed Chinese sucker, *Myxocyprinus asiaticus*. Aquaculture 495:273–280. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.05.052

Locke LN (1961) Heron and Egret Losses Due to Verminous Peritonitis. Avian Dis 5:135–138. https://doi.org/10.2307/1587612

Locke SA, Caffara M, Barčák D, et al (2019) A new species of *Clinostomum* Leidy, 1856 in East Asia based on genomic and morphological data. Parasitol Res 118:3253–3265. https://doi.org/10.1007/s00436-019-06536-y

Lymbery AJ, Morine M, Kanani HG, et al (2014) Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. Int J Parasitol Parasites Wildl 3:171–177. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.04.002

Maggini I, Cardinale M, Sundberg JH, et al (2020) Recent phenological shifts of migratory birds at a Mediterranean spring stopover site: Species wintering in the Sahel advance passage more than tropical winterers. PLOS ONE 15:e0239489. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239489

Maleki L, Heidari H, Ghaderi E, Rostamzadeh J (2018) Occurrence and description of *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1819) metacercariae in freshwater fishes from Gheshlagh basin, West of Iran. Iran J Anim Biosyst 14:91-103. https://doi.org/10.22067/ijab.v14i2.74577

Matthews D, Cribb TH (1998) Digenetic trematodes of the genus *Clinostomum* Leidy, 1856 (Digenea: Clinostomidae) from birds of Queensland, Australia, including *C. wilsoni* n. sp. from *Egretta intermedia*. Syst Parasitol 39:199–208. https://doi.org/10.1023/A:1005982530560

Mazzone A, Caffara M, Gustinelli A, et al (2019) Morphological and molecular characterization of larval and adult stages of *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatoidea) with histopathological observations. J Parasitol 105:882–889. https://doi.org/10.1645/19-44

McAllister CT (1990) Metacercaria of *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814) (Trematoda: Digenea) in a Texas Salamander, *Eurycea neotenes* (Amphibia: Caudata), with Comments on *C. marginatum* (Rudolphi, 1819). J Helminthol Soc Wash 57:69–71

Measures L (1988) Epizootiology, pathology, and description of *Eustrongylides tubifex* (Nematoda: Dioctophymatoidea) in fish. Can J Zool 66:2212–2222. https://doi.org/10.1139/z88-329

Menconi V, Manfrin C, Pastorino P, et al (2020a) First Report of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Digenea) in European Perch (*Perca fluviatilis*) from an Italian Subalpine Lake: A Risk for Public Health? Int J Environ Res Public Health 17:1389. https://doi.org/10.3390/ijerph17041389

Menconi V, Riina MV, Pastorino P, et al (2020b) First Occurrence of *Eustrongylides* spp. (Nematoda: Dioctophymatidae) in a Subalpine Lake in Northwest Italy: New Data on Distribution and Host Range. Int J Environ Res Public Health 17:4171. https://doi.org/10.3390/ijerph17114171

Miller DL, Bursey CR, Gray MJ, Smith LM (2004) Metacercariae of *Clinostomum attenuatum* in *Ambystoma tigrinum mavortium*, *Bufo cognatus* and *Spea multiplicata* from west Texas. J Helminthol 78:373–376. https://doi.org/10.1079/JOH2004248

Monteiro CM, Amato JFR, Amato SB (2011) Helminth parasitism in the Neotropical cormorant, *Phalacrocorax brasilianus*, in Southern Brazil: effect of host size, weight, sex, and maturity state. Parasitol Res 109:849–855. https://doi.org/10.1007/s00436-011-2311-x

Moravec F (1994) Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe, 1st edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

Moravec F, Nagasawa K (2018) *Rhabdochona angusticaudata* sp. n. (Nematoda: Rhabdochonidae) from the Japanese eel *Anguilla japonica*, and new records of some other nematodes from inland fishes in Japan. Folia Parasitol 65:016. https://doi.org/10.14411/fp.2018.016

Moszczynska A, Locke SA, McLaughlin JD, et al (2009) Development of primers for the mitochondrial cytochrome c oxidase I gene in digenetic trematodes (Platyhelminthes) illustrates the challenge of barcoding parasitic helminths. Mol Ecol Resour 9:75–82. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02634.x

Narr LL, O'Donnell JG, Libster B, et al (1996) Eustrongylidiasis - A parasitic infection acquired by eating live minnows. J Osteopath Med 96:400–400. https://doi.org/10.7556/jaoa.1996.96.7.400

Nazarbeigy M, Halajian A, Amadi A (2021) Checklist of digenean trematodes of Iran. Vet Parasitol Reg Stud Reports 24:100571. https://doi.org/10.1016/j.vprsr.2021.100571

Nitta M, Ishikawa T (2019) Metacercariae of *Clinostomum complanatum* (Platyhelminthes: Trematoda: Clinostomidae), a parasite of the northern medaka, *Oryzias sakaizumii* (Beloniformes: Adrianichthyidae), from Yamagata Prefecture, Japan. Biogeography 21:17–21. https://doi.org/10.11358/biogeo.21.17

Orsini A (2008) Les cours d'eau de Corse : caractérisation et anthropisation. Habilitation à Diriger des Recherche, Université de Corse Pasquale Paoli

Peeler EJ, Oidtmann BC, Midtlyng PJ, et al (2011) Non-native aquatic animals introductions have driven disease emergence in Europe. Biol Invasions 13:1291–1303. https://doi.org/10.1007/s10530-010-9890-9

Pekmezci GZ, Bolukbas CS (2021) Morphological and molecular characterization of *Eustrongylides excisus* larvae (Nematoda: Dioctophymatidae) in *Sander lucioperca* (L.) from Northern Turkey. Parasitol Res 120:2269–2274. https://doi.org/10.1007/s00436-021-07187-8

Perpiñán D, Garner MM, Trupkiewicz JG, et al (2010) Scoliosis in a Tiger Salamander (*Ambystoma tigrinum*) Associated with Encysted Digenetic Trematodes of the Genus *Clinostomum*. J Wildl Dis 46:579–584. https://doi.org/10.7589/0090-3558-46.2.579

Pinto RM, Barros LA, Tortelly L, et al (2004) Prevalence and pathology of helminths of ciconiiform birds from the Brazilian swamplands. J Helminthol 78:259–264. https://doi.org/10.1079/JOH2004243

Prenter J, MacNeil C, Dick JTA, Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. Trends Ecol Evol 19:385–390. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.002

Ribeiro F, Leunda PM (2012) Non-native fish impacts on Mediterranean freshwater ecosystems: current knowledge and research needs. Fisheries Manag Ecol 19:142–156. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00842.x

Ricciardi A, MacIsaac HJ (2011) Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems. In: Richardson DM (ed) Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton. Blackwell Publishing, pp 211–224

Roché B (2001) Atlas des poissons d'eau de douce de Corse. DIREN de CORSE. Bastia

Roche B, Mattei J (1997) Les espèces animales introduites dans les eaux douces de Corse. Bull Fr Pêche Piscic 233–239. https://doi.org/10.1051/kmae:1997025

Roffe TJ (1988) *Eustrongylides* sp. Epizootic in Young Common Egrets (*Casmerodius albus*). Avian Dis 32:143–147. https://doi.org/10.2307/1590964

Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, et al (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. Syst Biol 61:539–542. https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029

Roule L (1933) Le peuplement des cours d'eau de la Corse en poissons. Bull Fr Piscic 63:61–62. https://doi.org/10.1051/kmae:1933007

Rozas J, Ferrer-Mata A, Sánchez-DelBarrio JC, et al (2017) DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. Mol Biol Evol 34:3299–3302. https://doi.org/10.1093/molbev/msx248

Rusconi A, Prati P, Bragoni R, et al (2022) Occurrence of *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) in European perch (*Perca fluviatilis*) and great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) in Lake Annone, northern Italy. J Parasitol 108:209–216. https://doi.org/10.1645/20-175

Saglam N, Arikan H (2006) Endohelminth fauna of the marsh frog *Rana ridibunda* from Lake Hazar, Turkey. Dis Aquat Org 72:253–260. https://doi.org/10.3354/dao072253

Selbach C, Mouritsen KN, Poulin R, et al (2022) Bridging the gap: aquatic parasites in the One Health concept. Trends Parasitol 38:109–111. https://doi.org/10.1016/j.pt.2021.10.007

Sereno-Uribe AL, Pinacho-Pinacho CD, García-Varela M, Pérez-Ponce de León G (2013) Using mitochondrial and ribosomal DNA sequences to test the taxonomic validity of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 in fish-eating birds and freshwater fishes in Mexico, with the description of a new species. Parasitol Res 112:2855–2870. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3457-5

Shamsi S, Francis N, Masiga J, et al (2023) Occurrence and characterisation of *Eustrongylides* species in Australian native birds and fish. Food Waterborne Parasitol 30:e00189. https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2023.e00189

Shamsi S, Halajian A, Tavakol S, et al (2013) Pathogenicity of *Clinostomum complanatum* (Digenea: Clinostomidae) in piscivorous birds. Res Vet Sci 95:537–539. https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2013.06.018

Shukerova S, Kirin D, Hanzelová V (2010) Endohelminth communities of the perch, *Perca fluviatilis* (Perciformes, Percidae) from Srebarna Biosphere Reserve, Bulgaria. Helminthologia 47:99–104. https://doi.org/10.2478/s11687-010-0016-9

Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends Ecol Evol 28:58–66. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013

Sinsch U, Dehling JM, Scheid P, Balczun C (2021) Alternative Development Strategies of *Clinostomum chabaudi* (Digenea) Metacercariae in Frog Hosts (*Hyperolius* spp.). Diversity 13:93. https://doi.org/10.3390/d13020093

Soylu E (2014) Metazoan parasites of fish species from Lake Gala (Edirne, Turkey). Ege J Fish Aquat Sci 31:187–193. https://doi.org/10.12714/egejfas.2014.31.4.03

Spalding MG (1990) Antemortem Diagnosis of Eustrongylidosis in Wading Birds (Ciconiiformes). Col Waterbirds 13:75–77. https://doi.org/10.2307/1521425

Spalding MG, Forrester DJ (1993) Pathogenesis of *Eustrongylides ignotus* (Nematoda: Dioctophymatoidea) in Ciconiiformes. J Wildl Dis 29:250–260. https://doi.org/10.7589/0090-3558-29.2.250

Švažas S, Chukalova N, Grishanov G, et al (2011) The role of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) for fish stock and dispersal of helminthes parasites in the Curonian Lagoon area. Vet Zootech 55:79–85

Taraschewski H (2006) Hosts and parasites as aliens. J Helminthol 80:99–128. https://doi.org/10.1079/JOH2006364

TAXREF [Eds] (2024) TAXREF v17.0, référentiel taxonomique pour la France. PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentielEspece/taxref/17.0/menu

Tulchinsky TH, Varavikova EA, Cohen MJ (2023) Chapter 2 - Expanding the concept of public health. In: Tulchinsky TH, Varavikova EA, Cohen MJ (eds) The New Public Health (Fourth Edition). Academic Press, San Diego, pp 55–123

Vicente JJ, Rodrigues H de O, Gomes DC, Pinto RM (1995) Nematóides do Brasil. Parte IV: nematóides de aves. Rev Bras Zool 12:1–273. https://doi.org/10.1590/S0101-81751995000500001

Wang M-L, Chen H-Y, Shih H-H (2017) Occurrence and distribution of yellow grub trematodes (*Clinostomum complanatum*) infection in Taiwan. Parasitol Res 116:1761–1771. https://doi.org/10.1007/s00436-017-5457-3

Witkowski A, Grabowska J (2012) The non-indigenous freshwater fishes of Poland: Threats for native ichthyofauna and consequence for fishery: A review. Acta Ichthyol Piscat 42:77–87. https://doi.org/10.3750/AIP2011.42.2.01

Wittner M, Turner JW, Jacquette G, et al (1989) Eustrongylidiasis — A Parasitic Infection Acquired by Eating Sushi. N Engl J Med 320:1124–1126. https://doi.org/10.1056/NEJM198904273201706

Xiong F, Li WX, Wu SG, et al (2013) Molecular Phylogeny and Host Specificity of the Larval *Eustrongylides* (Nematoda: Dioctophmidae) From Freshwater Fish in China. J Parasitol 99:137–144. https://doi.org/10.1645/GE-3163.1

Yildirimhan HS, Sümer N, Incedoğan S, Bursey CR (2012) Helminth parasites of the lemon-yellow tree frog, *Hyla savignyi* (Hylidae), from Turkey. Turk J Zool 36:171–184. https://doi.org/10.3906/zoo-1006-9

Youssefi MR, Tabaripour R, Hosseini M (2023) Molecular characterisation and histopathological study of *Eustrongylides excisus* nematode in the northern pike (*Esox lucius*). Bulg J Vet Med 26:81–88. https://doi.org/10.15547/bjvm.2392

Chapitre 6 : Apport de données parasitologiques sur d'autres espèces piscicoles

1. Les parasites de la truite dans les cours d'eau de Corse

1.1. La truite dans les cours d'eau de Corse

La campagne de prélèvements multi-spécifique menée en 2021 a permis d'échantillonner des *Salmo trutta* au niveau de trois sites (15 individus par site). Six espèces de parasites ont été identifiées chez ce poisson (Tableau 21) : un Monogenea du genre *Gyrodactylus* (un individu isolé à partir d'une *S. trutta* pêchée dans le Fium'Orbo a été identifié moléculairement comme étant *Gyrodactylus teuchis* – détails dans la partie Gyrodactylose), trois Digenea : *Crepidostomum metoecus* (Figure 41) et *Plagioporus stefanskii* dans le système digestif, et des stades larvaires attribués à *Posthodiplostomum cuticola* enkystés sur la peau et les nageoires. Le Nematoda *Rhabdochona gnedini* a également été retrouvé dans le système digestif chez *S. trutta*. A ces espèces s'ajoutent des Nematoda n'ayant pas pu faire l'objet d'une identification spécifique.

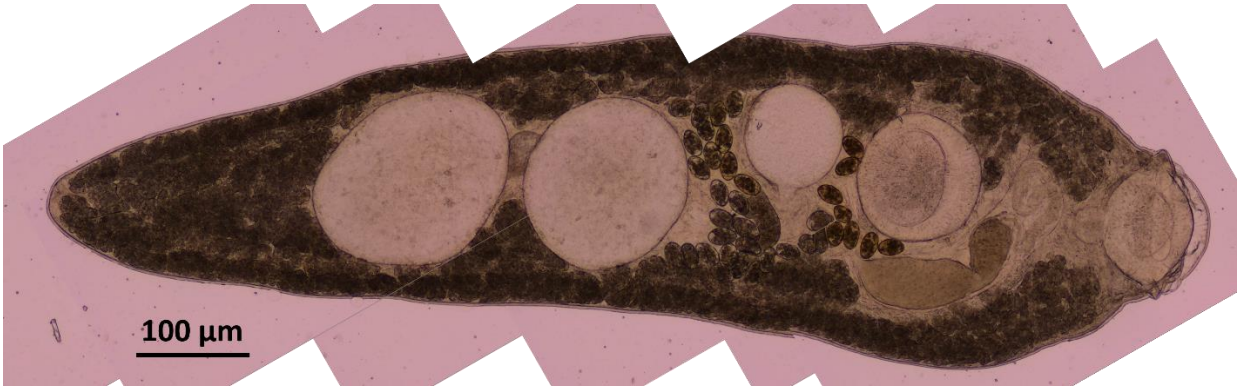


Figure 41. *Crepidostomum metoecus* observé en microscopie optique

Tableau 21. Parasitofaune des *S. trutta* échantillonnées en 2021

Cours d'eau		Tartagine			Fium'Orbo			Travo		
Commune		Castifao			Ghisoni			Ventiseri/Chisa		
Altitude (m)		250			430			155		
Date du prélèvement		27/09/2021			01/10/2021			05/10/2021		
LT (cm)		14,6 ± 7,8 (8,5 - 28,7)			13,6 ± 4,1 (8,7 - 21,3)			16,3 ± 5,4 (9,4 - 25,6)		
MT (g)		71,7 ± 102,9 (6,6 - 298,2)			36,2 ± 33,4 (7,9 - 112,6)			65,1 ± 49,1 (8,6 - 175,1)		
Parasite	Site d'infestation	Prévalence	Abondance moyenne	Intensité moyenne	Prévalence	Abondance moyenne	Intensité moyenne	Prévalence	Abondance moyenne	Intensité moyenne
Monogenea										
Gyrodactylus sp.	Externe : peau, nageoire, branchie	0	-	-	20	1,7 ± 4,8 (0 - 18)	8,3 ± 8,7 (1 - 18)	0	-	-
Digenea										
Crepidostomum metoecus	Système digestif : estomac, caeca, intestin	20	0,3 ± 0,8 (0 - 3)	1,7 ± 1,2 (1 - 3)	7	0,1 ± 0,3 (0 - 1)	1 ± -	7	0,1 ± 0,5 (0 - 2)	2 ± -
Plagioporus stefanskii	Système digestif : intestin	0	-	-	20	0,8 ± 2,6 (0 - 10)	4,0 ± 5,2 (1 - 10)	0	-	-
Posthodiplostomum cuticola (metacercaires)	Externe : peau, nageoires	13	1,6 ± 5,4 (0 - 21)	12,0 ± 12,7 (3 - 21)	0	-	-	0	-	-
Nematoda										
Rhabdochona gnedini	Système digestif : caeca, intestin	20	2,0 ± 7,2 (0 - 28)	10,0 ± 15,6 (1 - 28)	13	0,2 ± 0,6 (0 - 2)	1,5 ± 0,7 (1 - 2)	67	8,3 ± 14,1 (0 - 41)	12,5 ± 15,9 (1 - 41)
Nematoda NI	Système digestif : caeca, intestin	13	0,4 ± 1,1 (0 - 3)	3,0 ± 0,0 (3 - 3)	0	-	-	13	0,2 ± 0,6 (0 - 2)	1,5 ± 0,7 (1 - 2)

Pour ce qui est des Digenea, *Crepidostomum metoecus* semble être le plus commun des parasites de la truite en Corse : il était déjà présent dans les échantillons prélevés entre 2004 et 2007, sans montrer aucune préférence en terme d'altitude, de saison ou de bassin versant (Quilchini et al. 2010). Il n'est donc pas surprenant de le retrouver dans les échantillons de 2021, avec des abondances moyennes certes faibles, mais dans la totalité des trois sites ciblés par l'étude.

Plagioporus stefanskii, qui n'avait pas été rapporté dans le bassin du Fium'Orbo, y est désormais présent. Entre 2004 et 2007, cette espèce n'avait été trouvée que dans le bassin du Taravo, dans lequel il n'y a pas eu de prélèvement de *Salmo trutta* en 2021.

La présence des larves enkystées identifiées comme *Posthodiplostomum cuticola* constitue un signalement nouveau dans les eaux douces de Corse. Il est important de noter que ce parasite pourrait être le même que celui retrouvé chez *Phoxinus* au niveau du même site (Tartagine). Les intensités observées varient de 3 et 21 kystes par truite (Figure 42). Il n'existe pas de données concernant la parasitofaune de *S. trutta* en Corse antérieures à l'introduction des *Phoxinus* dans les cours d'eau de l'île, mais le fait que le parasite n'ait pas été signalé avant pourrait être un indice pointant vers une co-introduction du parasite avec les *Phoxinus*. Une autre hypothèse pourrait être que la présence des *Phoxinus* en Corse facilite la complétion du cycle du parasite en fournissant un hôte intermédiaire et aurait pu donc permettre l'introduction du parasite par l'intermédiaire de son hôte final oiseau piscivore.

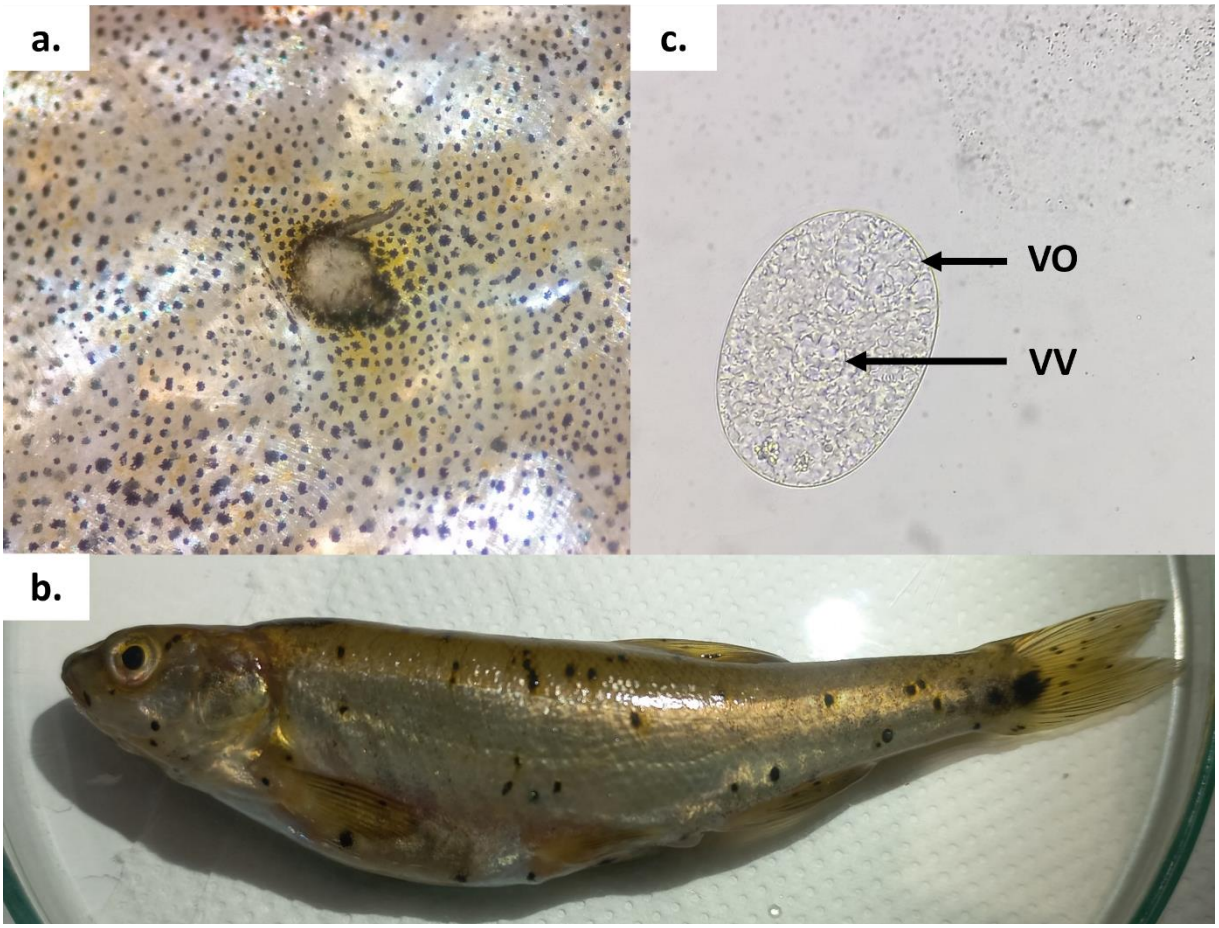


Figure 42. Larve enkystée de *Posthodiplostomum cuticola*. a) Enkystée dans l'épiderme d'une *S. trutta* prélevée dans la Tartagine, b) présente en grande quantité sur un *Phoxinus* et c) sortie de son kyste et observée en microscopie optique, ses ventouses orale (VO) et ventrale (VV) sont discernables

Chez les Nematoda, *Rhabdochona gnedini* a été observé à la fois en 2004-2007 et en 2021. La présence de cette espèce n'est pas surprenante car celle-ci était présente dans la plupart des bassins versants étudiés en 2004-2007, y compris ceux du Fium'Orbo et du Golo. *R. gnedini* utilise des Trichoptera du genre *Hydropsyche* comme hôte intermédiaire (Saraiva et al. 2002), genre dont des représentants, *Hydropsyche cyrnotica* Botosaneanu & Giudicelli, 1981 et *Hydropsyche fumata* Tobias, 1972, ont été observés sur le site du Fium'Orbo (Figure 43).

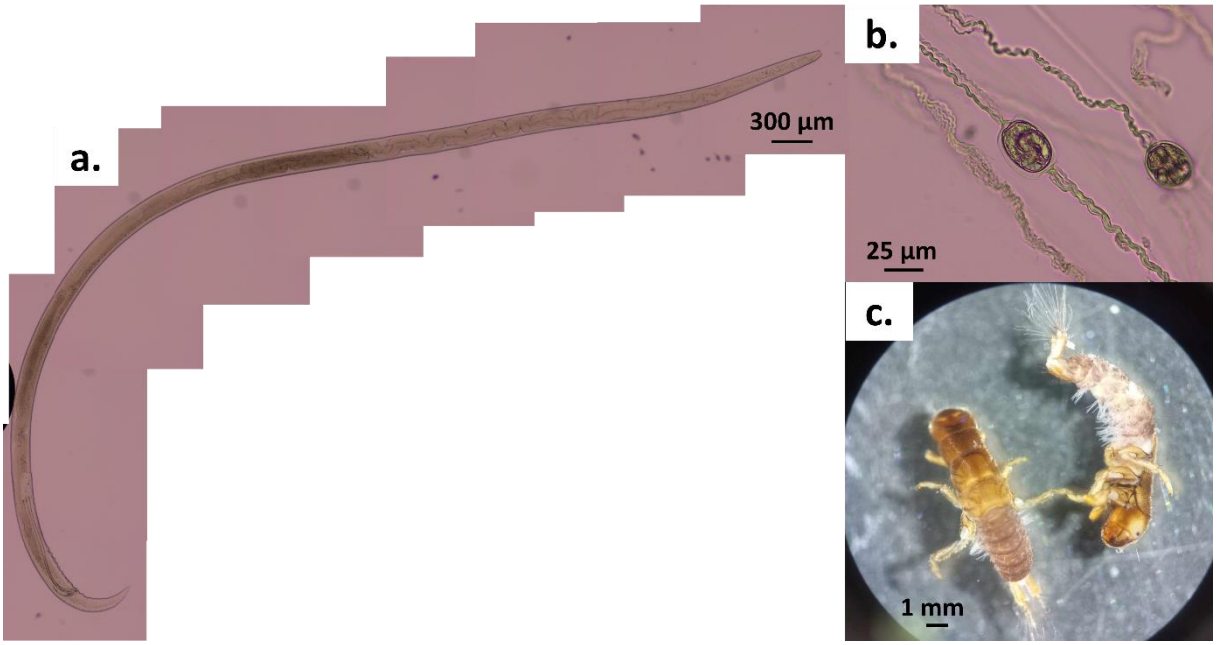


Figure 43. *R. gnedini*, a) adulte mâle entier et b) œuf, observés en microscopie optique c) hôte intermédiaire potentiel, *H. fumata*, vu sous loupe binoculaire

Ainsi, conformément aux travaux de thèse de Yann Quilichini, il apparait que la parasitofaune de *S. trutta* dans les cours d'eau de Corse montre une diversité faible par rapport à ce qui est connu dans le reste de l'Europe.

1.2. Etude de la gyrodactylose dans les sites de Calderamolla et Veraculongu

Dans le cadre du plan de gestion de la truite de Corse, et à la demande de son coordinateur Stéphane Muracciole (Responsable environnement ONF), les agents du groupe parasitologie (UMR 6134 – SPE UCPP/CNRS) ont récupéré des *S. trutta* des sites de Veraculongu (Zicavo) et Calderamolla (Tolla) en septembre 2021 afin de procéder à un recensement des *Gyrodactylus*. Ces prélèvements font suite à des analyses réalisées par Yann Quilichini en 2016. Le plan de gestion de la truite de Corse est porté par la Fédération de la Corse pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique et bénéficie de partenariats avec la Préfecture de Corse, la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) de Corse, l'Office de l'Environnement de la Corse (OEC), Natura 2000, la Gendarmerie Nationale, le Parc Naturel Régional de Corse, l'OFB et l'Office National des Forêts (ONF).

Problématique

Les parasites du genre *Gyrodactylus* sont des Platyhelminthes Monogenea. Les représentants de ce genre sont parmi les plus petits Monogenea, avec une longueur se situant généralement autour de 200 µm. Le corps est fusiforme et se termine postérieurement par un opisthapteur (Fig. 44). Cet opisthapteur, doté de deux grands crochets centraux et seize petits crochets marginaux, est une structure spécialisée permettant l'attachement à l'hôte, sur les sites d'infestation privilégiés que sont les nageoires, les branchies et la peau (Bakke et al. 2007). Les *Gyrodactylus* présentent deux particularités au niveau de leur reproduction. (1) Ils sont **progénétiques**, c'est-à-dire que leur cycle de vie accéléré leur permet d'atteindre la maturité sexuelle au stade juvénile. (2) Ils sont **vivipares** : ils donnent naissance à un juvénile pleinement développé qui portent lui-même déjà un embryon en développement (Bakke et al. 2007). Ainsi, l'embryon de la génération suivante est visible par transparence dans l'utérus de l'adulte (Figure 44a). Comme les autres Monogenea, *Gyrodactylus* présente un cycle de développement direct, c'est-à-dire sans hôte intermédiaire.

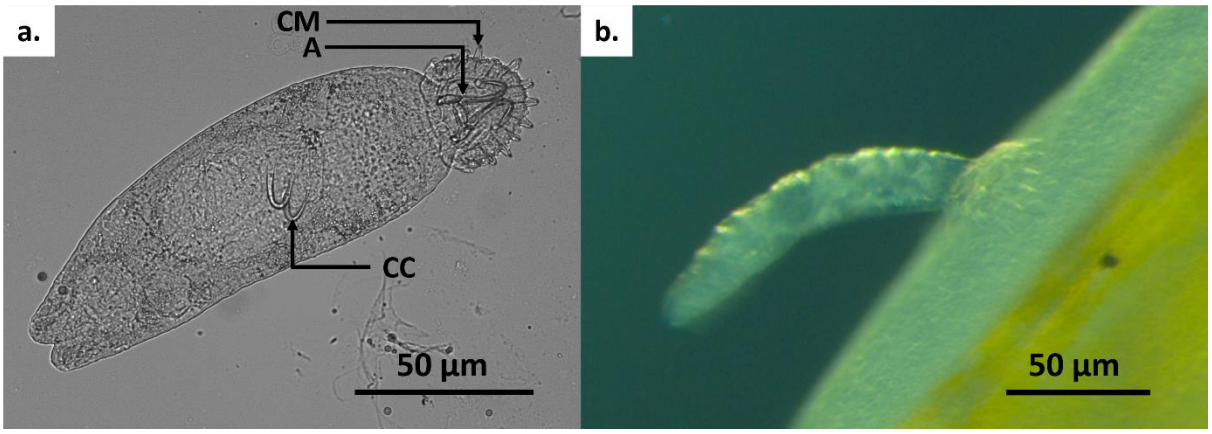


Figure 44. *Gyrodactylus* observé en microscopie optique. a) l'opisthapteur (ancre (A) et crochets marginaux (CM)) de l'adulte est clairement visibles, ainsi que les deux crochets centraux de la génération n+1 (CC), par transparence. b) individu accroché par l'opisthapteur sur une nageoire de *S. trutta*. (Photographies : Yann Quilichini)

Les symptômes d'une infestation par *Gyrodactylus* sont une augmentation de la production de mucus qui peut donner un aspect grisâtre au poisson, une hypertrophie du derme pouvant faire apparaitre blanchâtres les nageoires et une érosion des nageoires. Des infections fongiques secondaires peuvent survenir (e.g. *Saprolegnia* spp.) et les poissons infestés peuvent apparaitre léthargiques et être présents dans des eaux moins vives qu'habituellement (Hansen 2021). Les lésions et ulcères sont causés par la libération d'une solution digestive contenant des enzymes protéolytiques permettant la dissolution des tissus ensuite consommés par le parasite.

Gyrodactylus est présent en Corse (Figure 45), où il est à l'origine de pathologies dans des populations de truites génotypes sauvages (truites dites « de souche corse »). Il est supposé que ces parasites puissent jouer un rôle contre le maintien de la biodiversité en impactant négativement ces truites d'intérêt patrimonial.

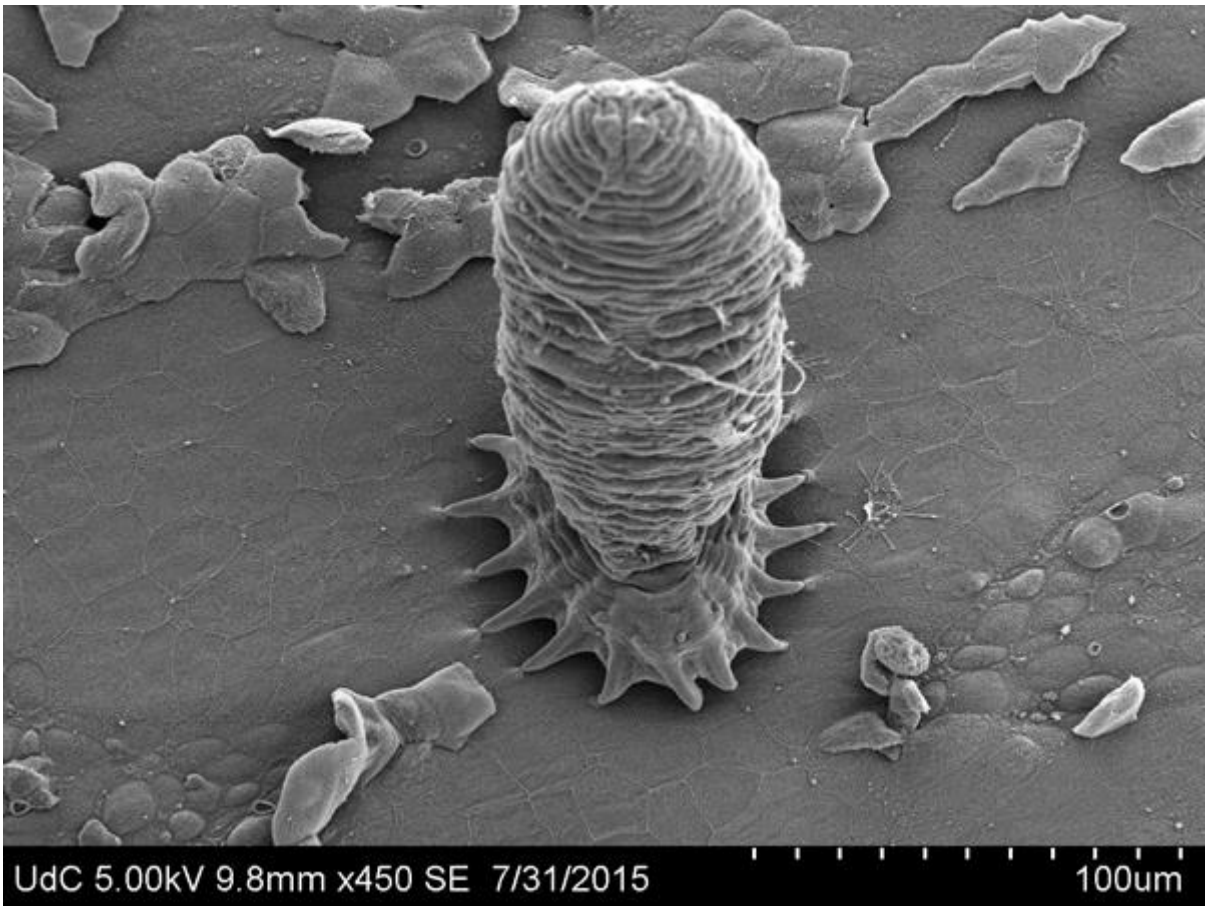


Figure 45. *Gyrodactylus* sp. prélevé sur *Salmo trutta*, observé en microscopie électronique à balayage (Photographie : Yann Quilichini)

Les analyses ont été menées sur quatre sites : Veraculongu « amont » et « aval » et Calderamolla « amont » et « aval » (Figure 46). En se basant sur des analyses génétiques antérieures, les sites « amonts » sont des sites de réserve, qui abritent des *Salmo trutta* sauvages (souche corse) et les sites « avals » abritent des *S. trutta* domestique (souche introduite) (Berrebi et Schikorski 2016). Les symptômes observés chez les truites lourdement infestées (*e.g.* érosion des nageoires et des opercules, Figure 47) sont signalés uniquement dans les sites situés en amont.

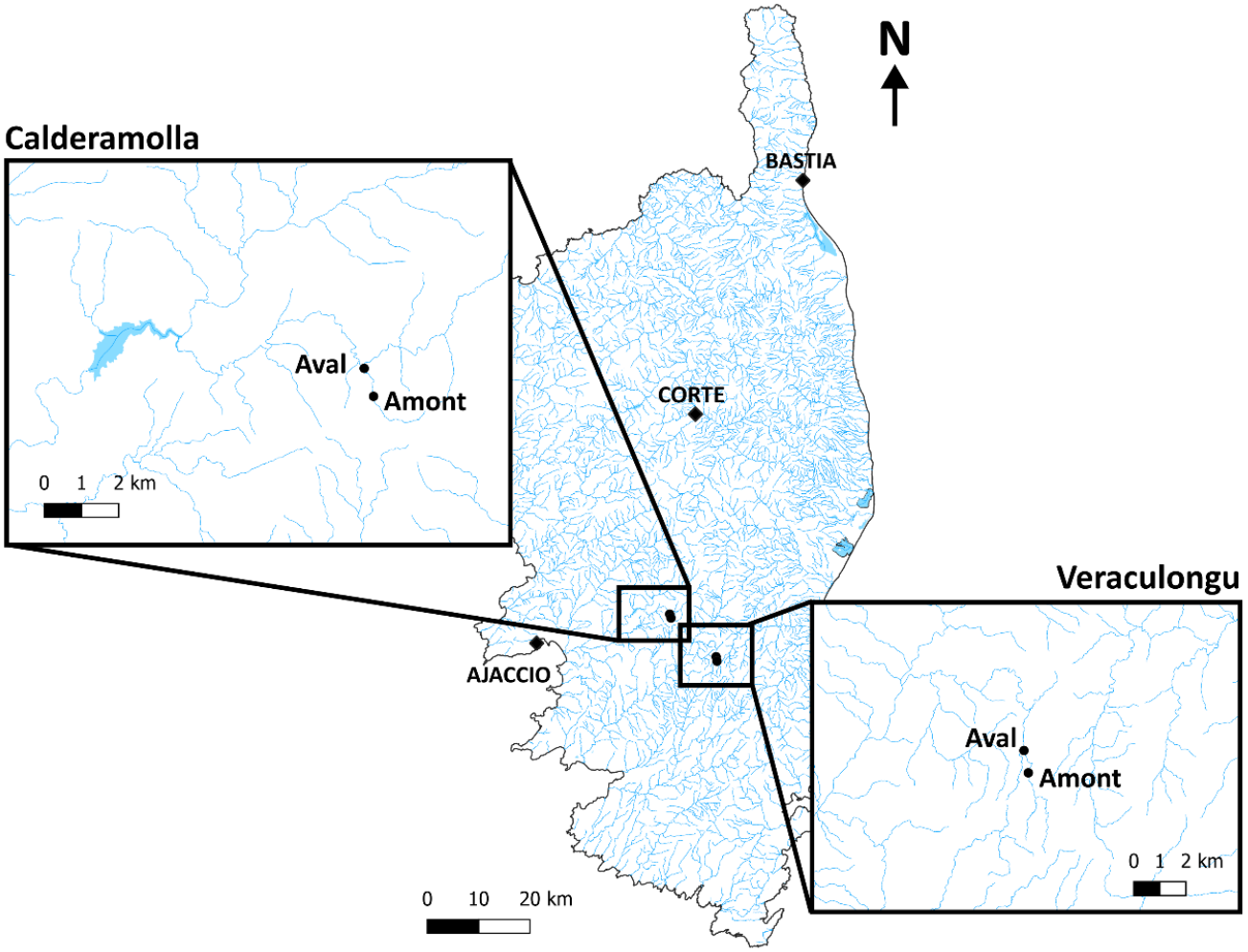


Figure 46. Points de prélèvement des *S. trutta* analysées pour l'étude de la gyrodactylose

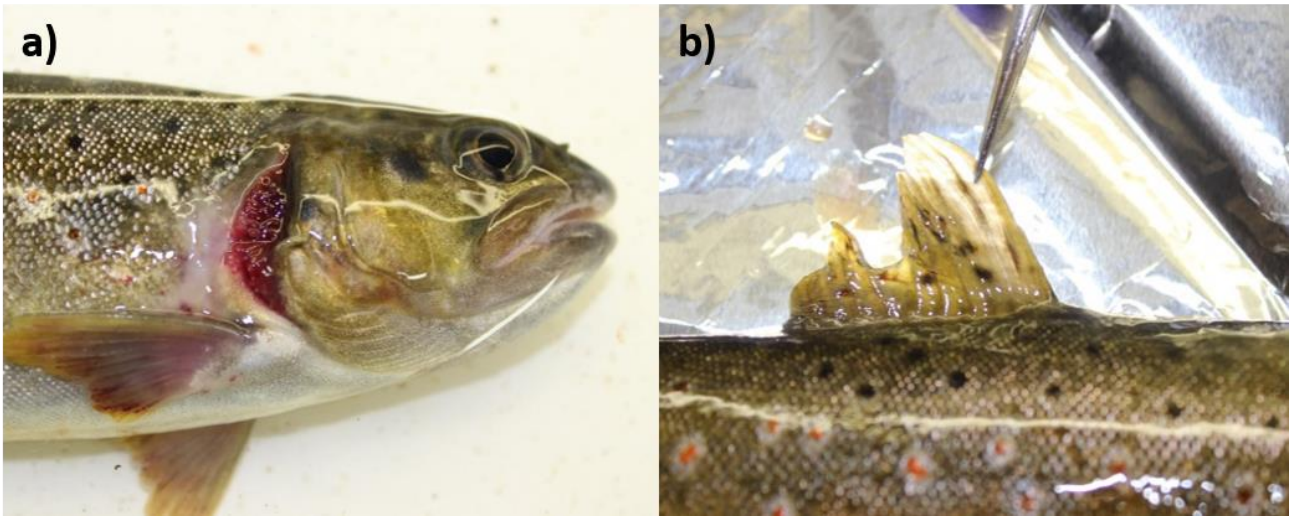


Figure 47. Symptômes de l'infestation des *S. trutta* des sites de réserve par *Gyrodactylus*, a) érosion de l'opercule, b) érosion de la nageoire dorsale. (Photographie : Yann Quilichini)

Evolution temporelle de l'infestation

Les comptages réalisés en 2021 sur les truites prélevées à Veraculongu et Calderamolla ont confirmé la présence et montré le maintien du parasite dans tous les sites, avec, comme en 2016, des intensités et prévalences supérieures dans les deux sites en amont (Tableau 22).

Tableau 22. Indices parasitaires concernant l'infestation par *Gyrodactylus* chez les *S. trutta* de Veraculongu et Calderamolla

Site	Prévalence (%)	Intensité moyenne	Intensité minimale	Intensité maximale
2016				
Calderamolla amont	100 (10/10)	**750,7**	465	1362
Calderamolla aval	100 (10/10)	58,7	2	276
Veraculongu amont	100 (10/10)	**1463,3**	301	3043
Veraculongu aval	30 (3/10)	0,8	0	4
2021				
Calderamolla amont	60 (3/5)	**284,8**	39	558
Calderamolla aval	100 (5/5)	1	0	5
Veraculongu amont	20 (1/5)	**170,4**	90	304
Veraculongu aval	100 (5/5)	1	0	3

La significativité des différences observées pour les intensités parasitaires entre les sites en amont et les sites en aval ont été vérifiées statistiquement (test de Wilcoxon-Mann-Whitney). A Calderamolla, les intensités parasitaires étaient plus élevées dans le site amont que dans le site aval, que ce soit en 2016 (W = 0, *p-value* = 9.10^{-5}) ou en 2021 (W = 0, *p-value* = 0,005). De même, sur le site de Veraculongu, les intensités parasitaires étaient plus élevées dans le site amont que dans le site aval, à la fois en 2016 (W = 0, *p-value* = 7.10^{-5}) et en 2021 (W = 0, *p-value* = 0,006) (Figure 48).

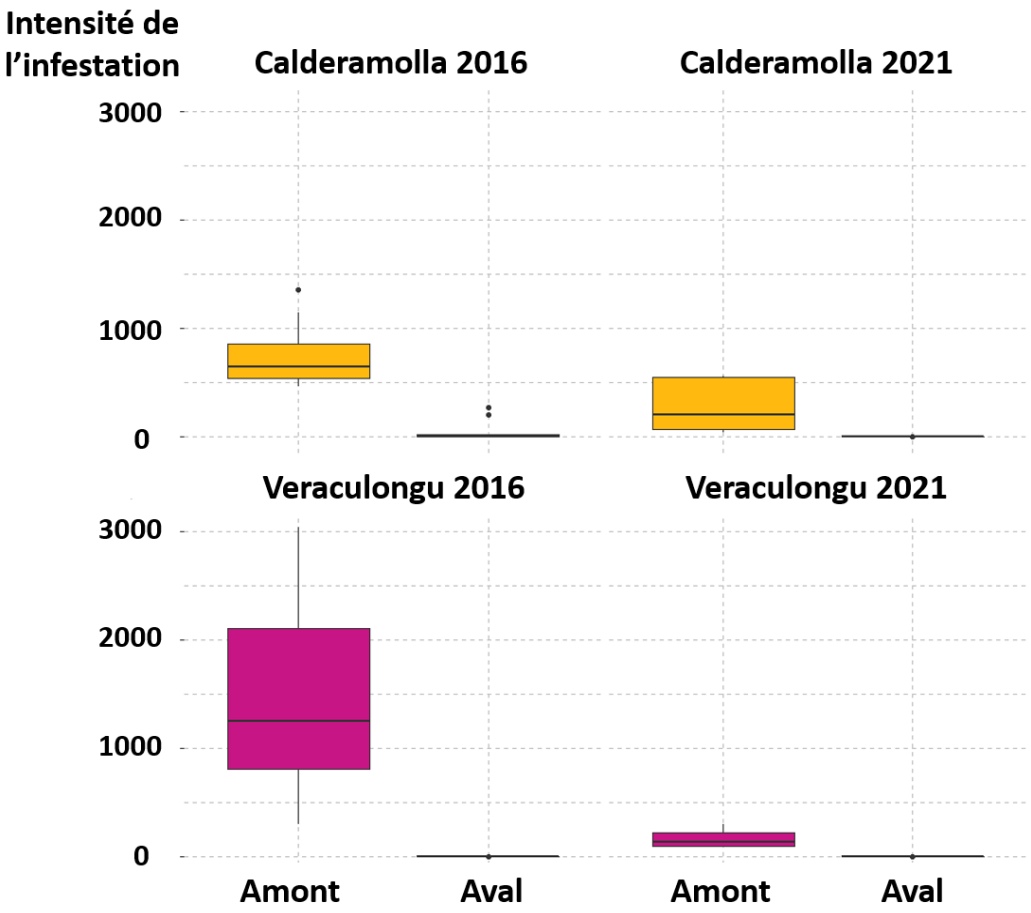


Figure 48. Comparaison des intensités d'infestation entre les sites amont et aval à Calderamolla (jaune) et Veraculongu (violet), sur les deux périodes étudiées

Par ailleurs, d'après les résultats obtenus, l'intensité d'infestation dans les sites amonts a significativement diminué entre 2016 et 2021, à la fois à Calderamolla (W = 0, *p-value* = 7.10^{-5}) et à Veraculongu (W = 7,5, *p-value* = 0,019). Cette diminution des intensités est également associée à une diminution des prévalences au niveau des sites amont, de 100% en 2016 à 60 et 20 % en 2021.

A l'heure actuelle, et avec les données disponibles, il n'est pas possible de savoir si cette diminution est le résultat de fluctuations naturelles de la population de *Gyrodactylus* dans ces sites ou d'une tendance à long terme. De plus, il serait intéressant de comparer ces résultats avec des études d'effectifs au niveau des sites concernés afin de déterminer si les diminutions de la prévalance et l'intensité du parasite pourraient être liées à la diminution de la densité de la population de son hôte.

Détermination moléculaire du parasite

Les analyses de biologie moléculaire menées au MNHN ont permis d'identifier l'espèce de *Gyrodactylus* présente en Corse dans le site de réserve de Calderamolla (prélèvement de 2016). Un individu prélevé dans le Fium'Orbo en 2021 a également pu être intégré dans l'analyse. Il a pu être déterminé qu'a minima *Gyrodactylus teuchis* Lautraite, Blanc, Thiery, Daniel & Vigneulle, 1999 est présent dans les cours d'eau de l'île (Figure 49).

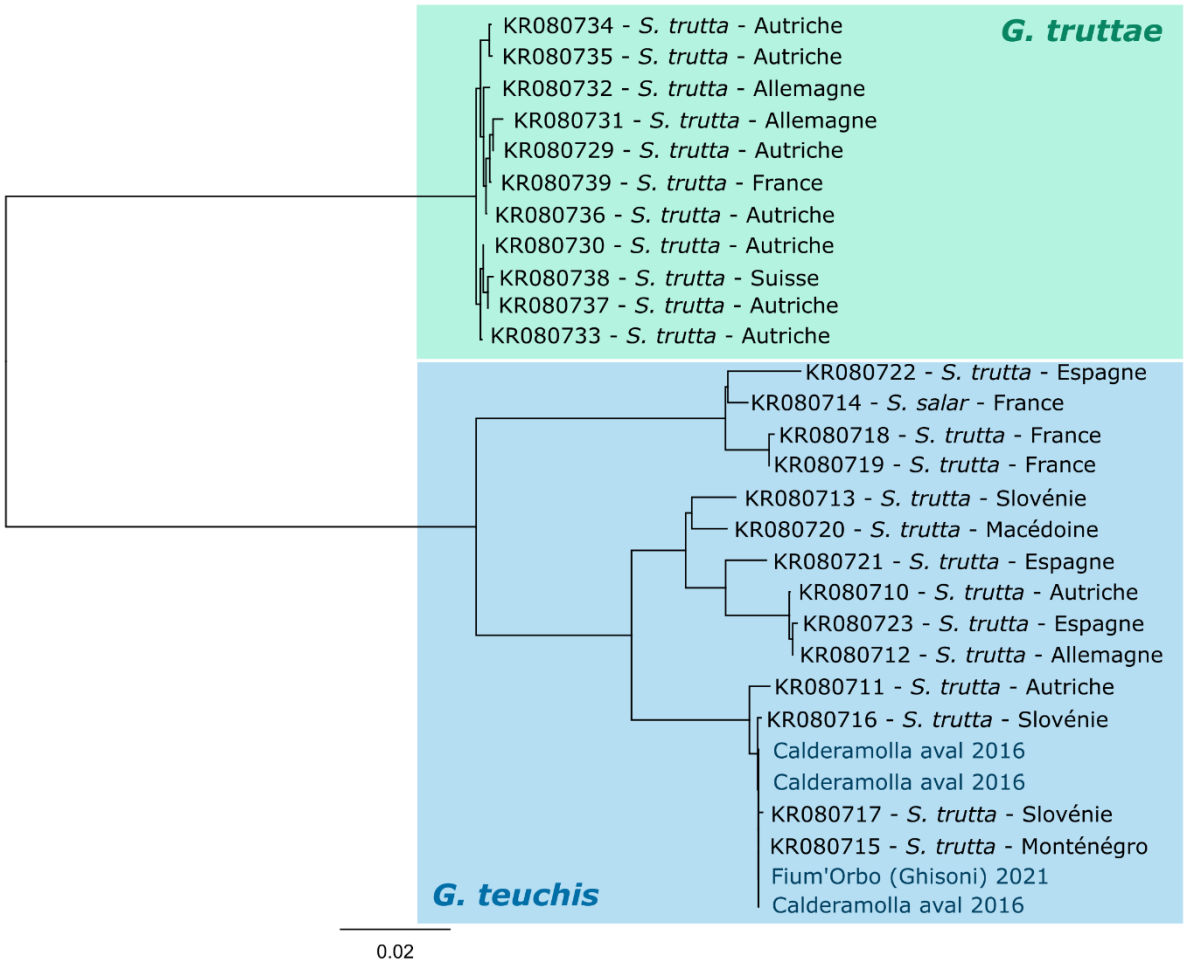


Figure 49. Arbre phylogénétique incluant les *Gyrodactylus* prélevés sur les truites de Corse (indiqués en bleu foncé)

Gyrodactyus teuchis a, à l'origine, été décrit à partir d'individus prélevés sur *O. mykiss* en France continentale (Bretagne et Pyrénées) puis a fait l'objet d'une redescription très peu de temps après à partir d'individus isolés à partir d'*Oncorhynchus mykiss*, *Salmo salar* et *Salmo trutta* en Ecosse, au Danemark et en France (Lautraite et al. 1999 ; Cunningham et al. 2001). Le recours à la biologie moléculaire est particulièrement important pour l'identification de cette espèce car ses variations morphologiques sont comprises dans la gamme de variations observées pour une autre espèce, *Gyrodactylus salaris* (Bakke et al. 2007). De même, il a été

soulevé par Moravec (2004) que les espèces de *Gyrodactylus* (excepté *G. colemanensis*) retrouvés chez les Salmonidae en Europe sont très similaires, du point de vue morphologique et présentent des caractéristiques qui suggèrent davantage de la variabilité intra-spécifique que des variations inter-spécifiques. Il en a découlé des désaccords entre experts concernant la détermination de ces espèces (*e.g.* Malmberg 1987; Ergens 1992). De plus, ces parasites ne sont pas strictement spécialistes et sont fréquemment observés sur plusieurs espèces de Salmonidae. Il est supposé que *G. teuchis* est originaire du bassin de la Manche car il est distribué sur la façade Atlantique de la France et de l'Espagne. Il est cependant difficile d'avoir une idée précise de l'aire de répartition initiale de cette espèce car elle se retrouve communément chez *O. mykiss* et a pu être introduite avec cette espèce.

Il est possible d'envisager que les *S. trutta* sauvages peuplant les sites amonts aient pu être contaminées par des parasites introduits en même temps que les souches domestiques atlantiques. Les *S. trutta* de souche sauvage montreraient dans ce cas une plus forte sensibilité à cette infestation en raison de l'absence de co-évolution entre des populations d'hôtes demeurées géographiquement isolées et ce parasite introduit, dont la présence dans les sites amonts résulterait de l'action de l'Homme de manière indirecte. Les populations de *S. trutta* de souche sauvage feraient ainsi face à un évènement de co-introduction d'un parasite se révélant pathogène chez un hôte naïf. Afin de tester cette hypothèse, il serait nécessaire de procéder à de nouvelles analyses afin de vérifier si la composition des populations d'hôte du point de vue des souches est toujours la même qu'en 2016 (*i.e.* la dichotomie souche sauvage en amont/souche domestique en aval). Il est également important de procéder à une identification moléculaire d'un plus grand nombre de *Gyrodactylus* car la proportion d'individus analysés ayant pu donner des résultats est faible.

En raison de la problématique liée à cette gyrodactylose observée sur les truites de souche sauvage peuplant les sites de réserve de Calderamolla et Veraculongu, le groupe parasitologie a également été sollicité par Stéphane Muracciole (ONF) et la fédération de pêche afin de proposer un protocole de traitement des *S. trutta* de ces sites.

Bien qu'un traitement en milieu naturel soit peu envisageable, l'idée de l'utilisation de sel (chlorure de sodium) a rapidement été soumise en raison du faible impact attendu de ce composé sur le milieu et les individus traités. Le protocole a été élaboré en collaboration avec les vétérinaires du groupe Vet'eau (Haute-Garonne), Alexis Debuhren et Jérôme Blanc. Il n'a pas pu être mis en application car les autorisations demandées par Stéphane Muracciole n'ont pas été obtenues. La proposition de protocole est néanmoins présentée en annexe (Annexe 14).

1.3. Examen des truites de Balagne

Suite au signalement à la Fédération de pêche, en mai 2021, par un pêcheur, de la présence de parasites dans plusieurs truites *Salmo trutta* en Balagne, le groupe parasitologie de l'UMR 6134 – SPE UCPP/CNRS a été contacté par M. Stéphane Muracciole (Responsable environnement ONF, coordinateur du programme de gestion de la truite de Corse) afin d'effectuer une recherche des parasites présents.

La longueur totale moyenne des hôtes était de 22,5 cm ± 2,2 (19,3-25,6 cm) et la masse totale moyenne de 144,3 g ± 40,4 (88-202 g). Les observations effectuées ont mis en évidence la présence de trois espèces : un Acanthocephala non identifié en raison de la trop faible quantité d'individus (prévalence 1 individu/8), le Digenea *C. metoecus* (prévalence : 8/8) et le Monogenea *Gyrodactylus* sp. (prévalence : 1/8) (Tableau 23).

Tableau 23. Parasites présents sur les huit truites ayant fait l'objet d'une observation complète. NI = Non Identifié

	Site d'infestation	Moyenne ± Ecart-type (Minimum-Maximum)
Acanthocephala NI	Estomac	0,4 ± 1,1 (0-3)
Crepidostomum metoecus	Intestin	10,9 ± 9,7 (1-33)
	Caeca pyloriques	0,4 ± 0,5 (0-1)
Gyrodactylus sp.	Nageoire caudale	0,1 ± 0,4 (0-1)

1.4. Examen des truites du lac de Nino

Des échantillons ont été confiés au groupe parasitologie de l'UMR 6134 – SPE UCPP/CNRS, contacté par M. Stéphane Muracciole (Responsable environnement ONF et coordinateur du programme de gestion de la truite de Corse) et la fédération de pêche afin d'effectuer une recherche des parasites présents. Suite à un signalement de fortes mortalités de *Salmo trutta* dans le lac d'altitude de Nino le 29/11/2022, un prélèvement a été réalisé le 08/12/2022 par la Fédération de la Corse pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique. Les mortalités auraient été observées durant au moins une dizaine de jours. Une partie des truites touchées par l'épisode de mortalité présentaient une maigreur marquée. Une partie des truites prélevées a été confiée au Laboratoire Départemental Vétérinaire de l'Hérault pour autopsie et analyses de virologie et bactériologie, ainsi qu'au laboratoire Labocea (Côtes-d'Armor) pour examen cytologique.

Au total, cinq individus ont fait l'objet d'une dissection complète, seul le Digenea *Crepidostomum metoecus*, dont la présence est habituelle dans les *S. trutta* en Corse, a été observée (Tableau 24).

Tableau 24. Parasite présent dans les cinq truites ayant fait l'objet d'une observation complète. LT = Longueur totale, MT = Masse totale

	Site d'infestation	Prévalence (%)	Moyenne ± Ecart-type (Minimum-Maximum)
LT (cm)			18,8 ± 2,2 (16,4-21,1)
MT (g)			55,4 ± 25,8 (33-85)
Crepidostomum metoecus	Caeca pyloriques et intestin	80	3,2 ± 4,1 (0-10)

2. Autres espèces natives – blennie fluviatile et athérine

2.1. Blennie fluviatile

Durant la campagne de prélèvement multi-spécifique menée en 2021, seules les *Salariopsis fluviatilis* de l'Abatesco étaient porteuses de parasites, en très faible quantité néanmoins. Au total, deux larves de Nematoda ont été retrouvées dans la cavité générale de deux individus et deux Copepoda ont été retrouvés dans les branchies d'un seul individu. Aucun parasite n'a été retrouvé chez les *S. fluviatilis* prélevées dans le Golo, le Tavignano, ni le Fium'Orbo.

Cependant, durant l'opération de pêche menée en octobre 2022 sur le Golo (pêche de suivi piscicole DCE menée par les agents de l'OFB) dans le but d'échantillonner des *Phoxinus*, la présence de sangsues (Annelida, Hirudinea) (Figures 50, 51) a été remarquée sur les *S. fluviatilis*.

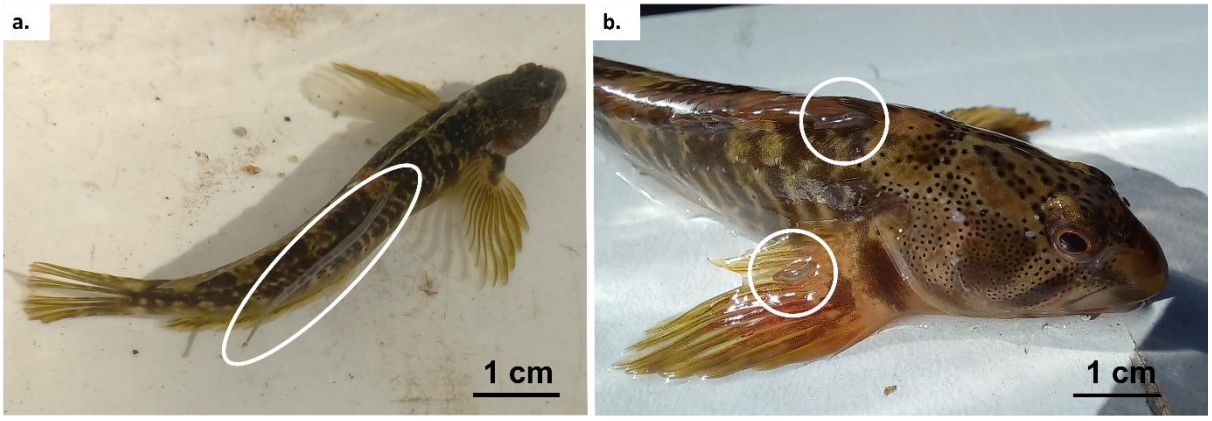


Figure 50. Sangsues observées sur son hôte *S. fluviatilis*. Les cercles blancs indiquent la localisation des sangsues. Ces observations ont été réalisées au cours de l'atelier biométrie d'une pêche de suivi DCE à la fin de laquelle les poissons ont été remis à l'eau



Figure 51. Sangsues prélevées sur *S. fluviatilis* dans le Golo, observées à la loupe binoculaire

La prévalence des sangsues observée chez les *S. fluviatilis* du Golo est de 8,5 % (7 individus sur les 82 examinés au cours de la pêche) avec une intensité d'infestation allant de 1 à 5 sangsues par individus. Les observations de ces sangsues se sont déroulées lors de l'atelier biométrie de la pêche de suivi DCE. Les poissons ont été relachés à la fin de la pêche.

La présence de ces sangsues est d'autant plus surprenante qu'elle est soudaine car aucun individu n'avait été détecté l'année précédente sur le même site. Il est possible que cette apparition soit simplement liée à des fluctuations naturelles de l'abondance de ces organismes.

2.2. Athérine

Comme chez *S. fluviatilis*, les seuls individus d'*Atherina boyeri* porteurs de parasites ont été échantillonnés dans l'Abatesco. Des stades larvaires de Nematoda ont été retrouvés dans la

cavité générale, la vessie natatoire et sa paroi et le système digestif. Au total, sept *A. boyeri* hébergaient ces larves, avec des intensités allant d'un à six parasites. Cinq *A. boyeri* était porteuses de Copepoda, avec des intensités allant d'un à trois parasites.

3. Parasites de la faune piscicole introduite – Goujon, chevaine et résultats préliminaires sur les vairons

3.1. Goujon

Aucun parasite n'a été observé sur les 30 *Gobio* spp. examinés au cours de la campagne multi-spécifique menée en 2021.

3.2. Chevaine

Le seul parasite trouvé chez les *Squalius cephalus* échantillonnés dans le Prunelli est un seul individu de Nematoda identifié comme étant *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) (Figure 52). Cette espèce parasite principalement les Percidae, notamment la perche *Perca fluviatilis* (Moravec 1994) mais a été signalé chez de nombreuses espèces telles que le sandre *Sander lucioperca*, le brochet *Esox lucius*, la grémille *Gymnocephalus cernua*, le gardon *Rutilus rutilus*, le goujon *Gobio gobio*, la brème commune *Abramis brama*, le rotengle *Scardinius erythrophthalmus*, la carpe commune *Cyprinus carpio*, le silure glane *Silurus glanis*, la tanche *Tinca tinca*, le saumon *Salmo salar*, la truite *Salmo trutta*, la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*, l'anguille *Anguilla anguilla*, la lotte de rivière *Lota lota* et le pélèque sabre *Pelecus cultratus* (Kennedy 1974 ; Kennedy et Lie 1976 ; Kirjušina et al. 2007 ; Djikanovic et al. 2012 ; Skenderović et al. 2021). Il semble n'avoir été que rarement signalé chez *S. cephalus*, dont une fois en Italie, avec une très faible prévalence et intensité (Galli et al. 2001), ce qui est similaire au cas présenté ici. Plusieurs espèces de poissons chez lesquelles ce parasite a déjà été rapporté sont également présentes sur le site, notamment *P. fluviatilis, A. anguilla et S. trutta* et *Gobio* sp.. Il n'est donc pas à exclure que ce *C. lacustris* ait été acquis par *S. cephalus* dans le milieu.

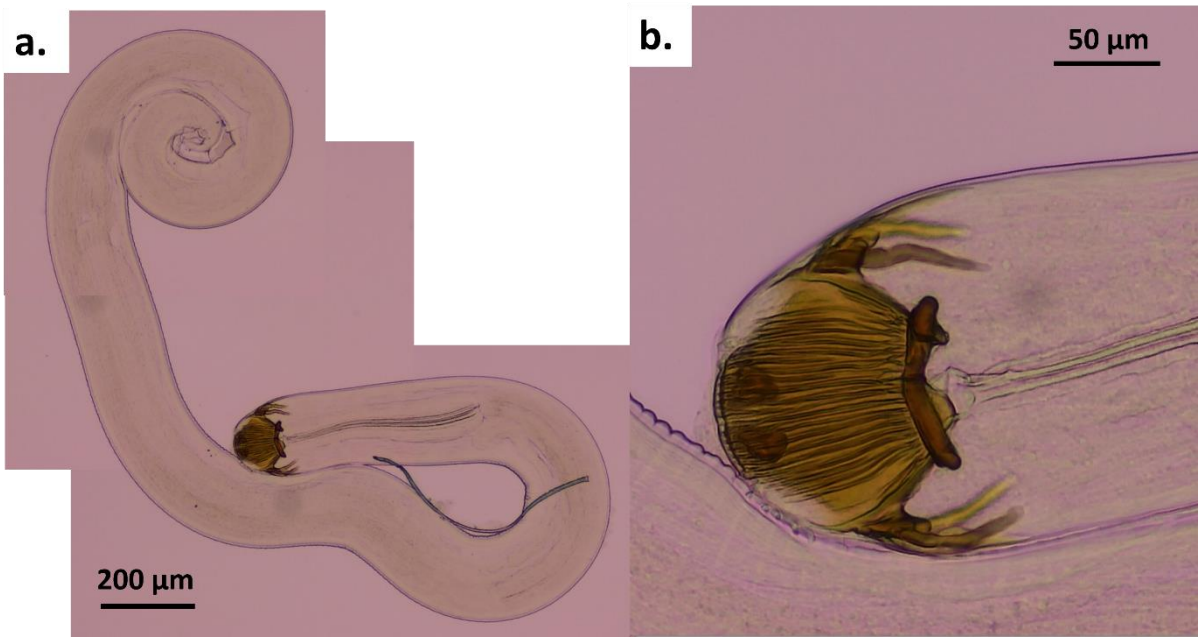


Figure 52. *Camallanus lacustris* observé en microscopie optique, a. individu entier, b. capsule buccale sclérifiée montrant les tridents courts ne dépassant que peu du bord postérieur de la capsule

Discussion générale

1. Faible diversité parasitaire chez les poissons natifs et introduits de Corse

Cette partie aborde la thématique de la diversité parasitaire observée chez les poissons natifs et introduits en Corse, et tente de la comparer, lorsque possible, à la diversité rapportée en milieu continental. Si une faible diversité parasitaire est observée chez les poissons de Corse, il semblerait que les causes en soient différentes pour les espèces natives et les espèces introduites.

1.1. Parasites des poissons natifs : des lacunes faunistiques

Dans cette partie, ont été sélectionnées les espèces pour lesquelles les données étaient les plus abondantes, et qui permettaient d'explorer la diversité parasitaire des poissons natifs : *Anguilla anguilla, Salmo trutta* et *Atherina boyeri*.

L'anguille d'Europe et ses parasites

Le plus récent travail de review bibliographique effectué sur les parasites d'*A. anguilla* (Jakob et al. 2016) avait recensé 132 espèces de macroparasites Metazoa, dont 39 Digenea, 8 Monogenea, 20 Cestoda, 38 Nematoda, 15 Acanthocephala, 9 Arthropoda, 2 Annelida et 1 Mollusca. Cette très grande diversité d'espèces parasites est issue de nombreuses études menées dans différents types de milieu (eau douce, saumâtre et milieu marin), dans une grande partie de l'aire de répartition d'*A. anguilla*, du Portugal et du Maroc à l'ouest jusqu'à la Russie à l'est. En Corse, 19 espèces de parasites (16 déterminées au genre ou à l'espèce et 3 non identifiées) ont été trouvées chez *A. anguilla* entre 2021 et 2022 en considérant simultanément deux lagunes côtières de la Plaine Orientale (Biguglia et Urbino) et 11 cours d'eau. Parmi ces 19 espèces, ont été dénombrés 1 Copepoda, 3 Cestoda, 4 Digenea, 2 Monogenea, 4 Acanthocephala et 5 Nematoda. Entre 2009-2013, ce sont 13 espèces de parasites qui avaient été recensées dans les deux mêmes lagunes côtières, dont 1 Copepoda, 3 Cestoda, 3 Digenea, 1 Monogenea, 2 Acanthocephala et 3 Nematoda (Filippi 2013 ; Filippi et al. 2013). En 2002, cinq espèces de parasites avaient été recensées dans l'étang d'Urbino, deux Digenea et trois Nematoda (Ternengo et al. 2005). Au total, 23 espèces de parasites ont été recensées chez *A. anguilla* en Corse entre 2002 et 2022. Ainsi, le nombre d'espèces de parasites recensés chez

A. anguilla en Corse ne couvre qu'une fraction (environ 17 %) des 132 espèces de parasites recensés chez cet hôte. Les valeurs d'indice de diversité de Shannon calculées chez les *A. anguilla* en Corse étaient parmi les plus faibles recensées dans la littérature tandis que les valeurs d'indice de dominance de Berger-Parker étaient parmi les plus élevées (*e.g.*, Conneely et McCarthy 1986 ; Kennedy 1993 ; Sures et al. 1999 ; Sures et Streit 2001 ; Kristmundsson et Helgason 2007 ; Jakob et al. 2009). Les Digenea observés en eau saumâtre présentaient une diversité plus faible que celle qui aurait pu être attendue, avec l'absence notable d'*H. fasciata*, une espèce pourtant régulièrement signalée dans les écosystèmes du sud de l'Europe (Outeiral et al. 2001 ; Di Cave et al. 2001 ; Hermida et al. 2008 ; Dezfuli et al. 2014). La composition des communautés de parasites d'*A. anguilla* en Sardaigne (lagune de Santa Gilla) est très semblable à celle des lagunes de Corse, puisqu'elle compte deux Digenea (dont *H. fasciata* est également absent), les mêmes stades adultes de Cestoda (*P. macrocephalus* et *B. claviceps*), les mêmes Nematoda (*Contracaecum* et *A. crassus*) et Acanthocephala (*S. hispida* et *T. exiguus*) (Culurgioni et al. 2014). L'une des différences les plus marquantes est au niveau des cours d'eau, dans lesquels les Acanthocephala sont très fréquemment rapportés comme étant dominants (Kennedy et al. 1998 ; Sures et al. 1999 ; Kennedy et Moriarty 2002 ; Norton et al. 2003 ; Dezfuli et al. 2012) alors que ce taxon n'a pas été retrouvé dans les eaux douces de Corse.

Le cas d'*A. anguilla* est particulier car son statut de migrateur catadrome (Figure 53) pose la question du lieu d'infestation des individus et la présence ou non de parasites chez les civelles.

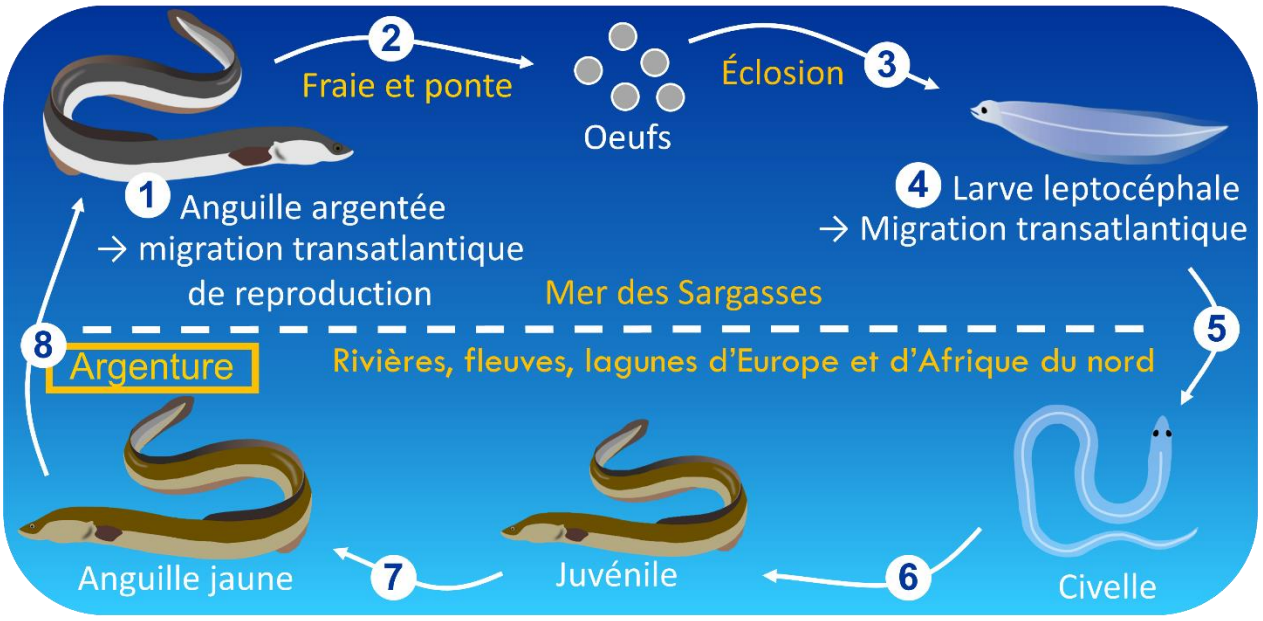


Figure 53. Cycle de vie d'*A. anguilla*. (1) Les adultes débutent leur migration de reproduction en automne chaque année et parcourent de 5 000 à 10 000 km en fonction de leur point de départ, afin de rejoindre la mer des Sargasses qui est leur lieu de reproduction hypothétique (2) (Schmidt 1912 ; Righton et al. 2016). (3) Les larves leptocéphales naissent en mer des Sargasses au printemps et entreprennent une migration qui dureraient environ 1,5 ans vers les côtes européennes et nord-africaines (4) (Bonhommeau et al. 2010 ; Zenimoto et al. 2011). Les leptocéphales se métamorphosent en civelles en atteignant la pente continentale (5) puis en juvéniles (6), qui migrent en eau douce et deviennent des anguilles jaunes (7) (Pike et al. 2020). Cette phase dure jusqu'à (8) l'argenture des anguilles, durant leur migration d'avalaison, qui survient à un âge variable, de 4 à 20 ans chez les femelles et de 2 à 15 ans chez les mâles (Durif et al. 2009b). L'argenture permet aux anguilles d'adopter des particularités physiques classiques chez les poissons mésopélagiques, notamment l'augmentation de la taille de l'œil, du nombre de photorécepteurs, et une coloration argentée

Si l'infestation par des parasites nécessitant des hôtes intermédiaires résidant en lagune ou en eau douce se produit nécessairement après l'arrivée des jeunes individus dans ce type de milieu, ce n'est pas le cas pour les parasites utilisant des organismes marins (*e.g.* Crustacea planctonique). D'après Nimeth et al. (2000), la consommation de Copepoda par les civelles et le succès des infestations expérimentales par l'intermédiaire de Copepoda infestés montrent que les anguilles entrant dans les eaux européennes peuvent être déjà infestées. La planctonophagie chez les civelles et la dominance des Copepoda dans leur régime alimentaire auraient même contribué à la rapidité de la dispersion d'*Anguillicola crassus* dans les populations d'*A. anguilla* et *Anguilla rostrata* (Van Wichelen et al. 2022). *A. crassus* n'est pas le seul parasite capable d'infester *A. anguilla* avant son arrivée dans les eaux continentales, comme l'a montré la capture de civelles porteuses de *Gyrodactylus anguillae* Ergens, 1960, Monogenea à cycle direct, sur la côte espagnole (Grano-Maldonado et al. 2011).

Les parasites de la truite en Corse

Pour ce qui est de la truite *Salmo trutta*, au moins 94 espèces de parasites ont été rapportées en Europe, d'après les travaux de Moravec (2004), et cette valeur s'élève à 108 espèces en prenant en compte la bibliographie plus récente (Tableau 25). En Irlande, une île de superficie bien supérieure à la Corse, 34 espèces ont été signalées (Holland et Kennedy 1997). Pourtant signalés au Royaume-Uni (Dorucu et al. 1995 ; Chubb et al. 2006), aucun Cestoda n'a été observé chez *S. trutta* en Corse, et l'étude menée ici n'a permis d'observer qu'un unique individu d'Acanthocephala.

Tableau 25. Parasites recensés chez la truite *Salmo trutta* d'après les travaux de Moravec (2004), complété par une sélection de références bibliographiques plus récentes. Les taxons soulignés correspondent aux familles. Les espèces et familles précédées d'un astérisque sont les ajouts issus des références supplémentaires à celle de Moravec (2004). Les espèces indiquées en bleu sont celles signalées en Corse

Espèce	Stade	Références supplémentaires
Monogenea		
Discocotylidae		
Discocotyle sagittata (Leuckart, 1842)	-	(Urquhart et al. 2010 ; Borgstrøm et al. 2021)
Gyrodactylidae		
Gyrodactylus colemanensis Mizelle & Kritsky, 1967	-	
Gyrodactylus derjavini Mikailov, 1975	-	
**Gyrodactylus derjavinoides* Malmberg, Collins, Cunningham & Jalali, 2007	-	(Ziętara et al. 2010)
**Gyrodactylus lotae* Gusev, 1953		(Ziętara et al. 2008)
Gyrodactylus macronychus Malmberg, 1957	-	
Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957	-	
Gyrodactylus teuchis Lautraite, Blanc, Thiery, Daniel & Vigneulle, 1999	-	
Gyrodactylus truttae Gläser, 1974	-	(Ziętara et al. 2010 ; Moravec 2013)
Tetraonchidae		
Tetraonchus Diesing, 1858 sp.	-	
Cestoda		
Acrobothriidae		
Cyathocephalus truncatus (Pallas, 1781)	Adulte	(Prati 2019 ; Borgstrøm et al. 2021)
Diplocotyle olrikii Krabbe, 1874	Adulte	
Diphyllobothriidae		
Dibothriocephalus dendriticus (Nitzsch, 1824)	Larve	(Unger et Palm 2016 ; Borgstrøm et al. 2021)
Dibothriocephalus ditremus (Creplin, 1825)	Larve	(Borgstrøm et al. 2021)

Espèce	Stade	Références supplémentaires
Dibothriocephalus latus (Linnaeus, 1758)	Larve	
**Dibothriocephalus* Lühe, 1899 sp.	Larve	(Prati 2019 ; Lægran 2022)
Diphyllobothrium Cobbold, 1858 sp.	Larve	(Kristmundsson et Richter 2009 ; Urquhart et al. 2010)
Ligula Bloch, 1782 sp.	Larve	
Schistocephalus solidus (Müller, 1776)	Larve	
Proteocephalidae		
Proteocephalus longicollis (Zeder, 1800)	Adulte	(Moravec 2013 ; Lægran 2022)
**Proteocephalus* Weinland, 1858 sp.	Adulte	(Prati 2019 ; Borgstrøm et al. 2021)
Triaenophoridae		
Eubothrium crassum (Bloch, 1779)	Adulte	(Kristmundsson et Richter 2009 ; Rolbiecki et al. 2009 ; Unger et Palm 2016 ; Prati 2019 ; Lægran 2022)
**Eubothrium* Nybelin, 1922 sp.	Adulte	(Urquhart et al. 2010 ; Davidsen et al. 2017)
Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781)	Adulte et larve	(Rolbiecki et al. 2009)
Triaenophorus crassus Forel, 1868	Larve	
Trematoda		
Allocreadiidae		
Allocreadium isoporum (Looss, 1894)	Adulte	
Allocreadium striatum Dinulescu, 1942 *taxon inquirendum*	Adulte	
Bunodera luciopercae (Müller, 1776)	Adulte	
**Crepidostomum brinkmanni* Faltýnková, Pantoja, Skírnisson & Kudlai, 2020	Adulte	(Lægran 2022)
Crepidostomum farionis (Müller, 1780)	Adulte	(Witkowski et al. 2008 ; Kristmundsson et Richter 2009 ; Moravec 2013 ; Borgstrøm et al. 2021)
Crepidostomum metoecus (Braun, 1900)	Adulte	(Quilichini et al. 2007 ; Quilchini et al. 2010 ; Moravec 2013 ; Borgstrøm et al. 2021 ; Monnolo et al. 2023 ; Couso-Pérez et al. 2023)
**Crepidostomum* Braun, 1900 sp.	Adulte	(Prati 2019)
Azygiidae		
Azygia lucii (Müller, 1776)	Adulte	
Azygia robusta Odhner, 1911	Adulte	
*Bucephalidae		
**Bucephalus polymorphus* von Baer, 1827	Adulte	(Urquhart et al. 2010)
Bunocotylidae		
Bunocotyle cingulata Odhner, 1928	Adulte	
Derogenidae		

Espèce	Stade	Références supplémentaires
Derogenes varicus (Müller, 1784)	Adulte	(Unger et Palm 2016 ; Davidsen et al. 2017)
Diplostomidae		
Diplostomulum truttae nom absent des bases de données taxonomiques	Larve	
Diplostomum pungiti Shigin, 1965	Larve	
Diplostomum von Nordmann, 1832 sp.	Larve	(Kristmundsson et Richter 2009 ; Rolbiecki et al. 2009 ; Urquhart et al. 2010 ; Borgstrøm et al. 2021 ; Lægran 2022)
Diplostomum spathaceum (Rudolphi, 1819)	Larve	(Moravec 2013)
**Posthodiplostomum cuticola* (von Nordmann, 1832)	Larve	(Rolbiecki et al. 2009)
Tylodelphys clavata (von Nordmann, 1832)	Larve	(Moravec 2013)
**Tylodelphys* Diesing, 1850 sp.	Larve	(Lægran 2022)
Gorgoderidae		
Phyllodistomum folium (Olfers, 1816)	Adulte	
Phyllodistomum megalorchis Nybelin, 1926	Adulte	
Phyllodistomum umblae (Fabricius, 1780)	Adulte	(Kristmundsson et Richter 2009; Borgstrøm et al. 2021; Lægran 2022)
Hemiuridae		
Brachyphallus crenatus (Rudolphi, 1802)	Adulte	(Unger and Palm 2016)
Hemiurus appendiculatus (Rudolphi, 1802)	Adulte	
Hemiurus communis Odhner, 1905	Adulte	(Urquhart et al. 2010 ; Unger et Palm 2016)
Hemiurus levinseni Odhner, 1905	Adulte	
Hemiurus luehei Odhner, 1905	Adulte	(Unger et Palm 2016)
Lecithochirium musculus (Looss, 1907)	Adulte	
Lecithasteridae		
Lecithaster gibbosus (Rudolphi, 1802)	Adulte	(Davidsen et al. 2017)
Microphallidae		
Microphallus Ward, 1901 sp.	Larve	
Opecoeloidea		
Nicolla proavitum (Wisniewski, 1934)	Adulte	
Nicolla skrjabini (Iwanitzky, 1928)	Adulte	(Kirin et al. 2020)
Nicolla testiobliqua (Wisniewski, 1933)	Adulte	(Quilichini et al. 2007 ; Quilchini et al. 2010)
Nicolla wisniewskii (Slusarski, 1958)	Adulte	(Quilichini et al. 2007 ; Quilchini et al. 2010)
Plagioporus stefanskii Slusarski, 1958	Adulte	(Quilchini et al. 2010)
Podocotyle atomon (Rudolphi, 1802)	Adulte	(Urquhart et al. 2010 ; Unger and Palm 2016)
Sphaerostoma bramae (Müller, 1776)	Adulte	
**Sphaerostoma globiporum* (Rudolphi, 1802)	Adulte	(Rolbiecki et al. 2009)

Espèce	Stade	Références supplémentaires
Sphaerostoma salmonis Slusarski, 1958	Adulte	
*Opisthorchiidae		
**Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825)	Adulte	(Urquhart et al. 2010)
*Strigeidae		
**Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819)	Adulte	(Kristmundsson et Richter 2009)
**Apatemon* Szidat, 1928 sp.	Adulte	(Lægran 2022)
Zoogonidae		
Pseudochetosoma salmonicola Dollfus, 1951	Adulte	
Nematoda		
Acuariidae		
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829)	Larve	
Anisakidae		
**Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809)	Larve	(Unger et Palm 2016)
Anisakis sp. Dujardin, 1845	Larve	(Urquhart et al. 2010)
**Contracaecum rudolphii*	Larve	(Urquhart et al. 2010 ; Unger et Palm 2016)
**Phocanema decipiens* (Krabbe, 1878)	Larve	(Urquhart et al. 2010)
Ascarididae		
Porrocaecum ensicaudatum (Zeder, 1800)	Larve	
Porrocaecum semiteres (Zeder, 1800)	Larve	
Camallanidae		
Camallanus lacustris (Zoega in Müller, 1776)	Adulte	
Capillariidae		
**Capillaria* Zeder, 1800 sp.	Adulte	(Urquhart et al. 2010 ; Borgstrøm et al. 2021)
Pseudocapillaria (Ichthyocapillaria) salvelini (Polyanski, 1952)	Adulte	(Kristmundsson et Richter 2009)
**Pseudocapillaria* Freitas, 1959 sp.	Adulte	(Lægran 2022 ; Couso-Pérez et al. 2023)
Schulmanela petruschewskii (Schulman, 1948)	Adulte	(Kirin et al. 2020)
Cucullanidae		
**Cucullanus cirratus Müller, 1777*	Adulte	(Urquhart et al. 2010)
Cucullanus truttae Fabricius, 1794	Adulte	(Urquhart et al. 2010 ; Moravec 2013)
Cystidicolidae		
Cystidicola farionis Fischer, 1798	Adulte	
Salmonema ephemeridarum (von Linstow, 1872)	Adulte	(Urquhart et al. 2010 ; Moravec 2013 ; Kirin et al. 2020 ; Couso-Pérez et al. 2023)
Spinitectus gordoni Cordero del Campillo & Alvarez-Pelletero, 1976	Adulte	(Quilichini et al. 2007)
Dioctophymatidae		

Espèce	Stade	Références supplémentaires
Eustrongylides tubifex (Nitzsch in Rudolphi, 1819)	Larve	(Haugen et al. 2008)
Eustrongylides Jägerskiöld, 1909 sp.	Larve	(Kennedy et Lie 1976 ; Lægran 2022)
Molineidae		
Oswaldocruzia filiformis (Goeze, 1782)	Adulte	
Rhabdochonidae		
Rhabdochona Railliet, 1916 sp.	Adulte	
Rhabdochona denudata (Dujardin, 1845)	Adulte	
Rhabdochona gnedini Skrjabin, 1948	Adulte	(Quilichini et al. 2007 ; Quilchini et al. 2010)
Rhabdochona hellichi (Śrámek, 1901)	Adulte	(Kirin et al. 2020)
Rhabdochona oncorhynchi (Fujita, 1921)	Adulte	
Raphidascarididae		
Raphidascaris (Raphidascaris) acus (Bloch, 1779)	Adulte et larve	(Moravec 2013 ; Kirin et al. 2020 ; Couso-Pérez et al. 2023)
Hysterothylacium aduncum (Rudolphi, 1802)	Adulte	(Urquhart et al. 2010 ; Unger et Palm 2016)
Hysterothylacium fabri (Rudolphi, 1819)	Larve	(Urquhart et al. 2010)
Hysterothylacium gadi (Müller, 1789)	Adulte	
Acanthocephala		
Neoechinorhynchidae		
Neoechinorhynchus (Neoechinorhynchus) rutili (Müller, 1780)	Adulte	(Moravec 2013)
Neoechinorhynchus Hamann in Stiles & Hassall, 1905 sp.	Adulte	(Urquhart et al. 2010 ; Lægran 2022)
Paracanthocephalidae		
Acanthocephalus anguillae (Müller, 1780)	Adulte	(Urquhart et al. 2010)
Acanthocephalus lucii (Müller, 1776)	Adulte	(Rolbiecki et al. 2009)
Acanthocephalus clavula (Dujardin, 1845)	Adulte	
Echinorhynchidae		
**Echinorhynchus gadi* Zoega in Müller, 1776	-	(Unger et Palm 2016 ; Davidsen et al. 2017)
Echinorhynchus salmonis Müller, 1784	Adulte	
Echinorhynchus truttae Schrank, 1788	Adulte	(Lyndon et Kennedy 2001 ; Moravec 2013 ; Couso-Pérez et al. 2018, 2023)
**Echinorhynchus* Zoega in Müller, 1776 sp.	Adulte	(Monnolo et al. 2023)
Leptorhynchoididae		
Dentitruncus truttae Sinzar, 1955	Adulte	(Dezfuli et al. 2012 ; Vardić Smrzlić et al. 2013)
Pomphorhynchidae		
Pomphorhynchus laevis (Zoega in Müller, 1776)	Adulte	(Lyndon et Kennedy 2001 ; Urquhart et al. 2010 ; Unger et Palm 2016)

Espèce	Stade	Références supplémentaires
**Pomphorhynchus tereticollis* (Rudolphi, 1809)	Adulte, subadulte	(Tierney et al. 2020)
Polymorphidae		
Polymorphus minutus (Zeder, 1800)	Larve	
Hirudinea		
Acanthobdellidae		
Acanthobdella peledina Grube, 1851	-	
Piscicolidae		
Piscicola geometra (Linnaeus, 1761)	-	(Rolbiecki et al. 2009)
Piscicola respirans Troschel, 1850	-	
Mollusca		
Margaritidae		
Pinctada margaritifera (Linnaeus, 1758)	Glochidia	(Filipsson et al. 2017)
Copepoda		
Caligidae		
Caligus elongatus von Nordmann, 1832	-	(Urquhart et al. 2010)
Lepeophtheirus salmonis salmonis (Krøyer, 1837)	-	(Urquhart et al. 2010)
Ergasilidae		
Ergasilus sieboldi von Nordmann, 1832	-	(Rolbiecki et al. 2009)
Lernaeopodidae		
Salmincola salmoneus (Linnaeus, 1758)	-	
Salmincola Wilson C.B., 1915 sp.	-	(Kristmundsson et Richter 2009; Lægran 2022)
Branchiura		
Argulidae		
Argulus coregoni Thorell, 1865	-	(Lægran 2022)
Argulus foliaceus (Linnaeus, 1758)	-	
Isopoda		
*Gnathiidae		
**Caecognathia elongata* (Krøyer, 1847)	-	(Urquhart et al. 2010)

Cette large diversité est cependant à nuancer car la quantité d'espèces référencées prend en compte de la littérature portant sur des *S. trutta* effectuant un séjour en mer et pouvant ainsi acquérir des parasites typiquement marins, ce qui ne se produit pas chez les *S. trutta* sédentaires des cours d'eau de Corse.

La parasitofaune des truites *Salmo trutta* de Corse a fait l'objet d'une thèse de doctorat (Quilichini 2007), dont l'objectif était notamment de dresser l'inventaire des helminthes parasites présents chez l'espèce, de déterminer leurs indices parasitaires (prévalence, intensité) afin d'évaluer leur répartition. Les 484 truites analysées ont été échantillonnées entre 2004 et 2007 dans les principaux bassins versants des cours d'eau de Corse : le Fium'Alto, la Bravona, le Taravo, le Liamone, le Fango, le Rizzanese, le Prunelli, le Fium'Orbo, le Golo et le Tavignano. Elles étaient porteuses de sept espèces d'helminthes parasites : un Monogenea du genre *Gyrodactylus*, identifié à l'époque comme étant *Gyrodactylus derjavini* Mikailov, 1975, les Digenea *C. metoecus*, *Nicolla testiobliqua* (Wisniewski, 1933) Dollfus, 1958, *N. wisniewskii* et *Plagioporus stefanskii* Slusarski, 1958, et deux Nematoda, *Rhabdochona gnedini* Skrjabin, 1948 et *Spinitectus gordoni* Cordero del Campillo & Alvarez Pellitero, 1976. Les analyses menées dans le cadre de nos travaux ont permis d'observer à nouveau certains parasites : *C. metoecus*, *P. stefanskii* et *R. gnedini*, de préciser la détermination des *Gyrodactylus* présents dans l'île (*a minima Gyrodactylus teuchis*) et de détecter une nouvelle espèce qui n'avait pas été observée en Corse auparavant, et qui pourrait être *Posthodiplostomum cuticola*. L'étude présentée ici a donc permis d'élever le nombre de parasites connus chez la truite en Corse à 8 espèces (9 en considérant un unique individu d'Acanthocephala), ce qui représente malgré tout une diversité relativement faible, comparée aux 108 espèces de macroparasites Metazoa signalées chez ce poisson.

L'athérine : cas d'un poisson euryhalin

La parasitofaune observée chez *A. boyeri* présente également une très faible diversité spécifique, avec seulement deux types de parasites relevés. Dans le cas de cette espèce, il est cependant nécessaire de prendre en compte le fait qu'il s'agit d'une espèce marine remontant occasionnellement les cours d'eau. Il faut noter que sur les deux localités où cette espèce a été échantillonnée, le site dans lequel des parasites ont été observés est l'Abatesco sur la commune de Prunelli-di-Fium'Orbo, qui se trouve presque à l'embouchure de ce fleuve, à une distance de 2 km de la mer.

La localité dans lequel aucun parasite n'a été retrouvé sur *A. boyeri* est le Tavignano sur la commune d'Antisanti (localité de Saint Georges), un site situé plus loin de la mer, à 26 km de l'embouchure du Tavignano. Ainsi, malgré la relative proximité des deux cours d'eau, qui se jettent tous les deux au niveau de la façade Orientale de la Corse, la durée du séjour en eau

douce du poisson hôte pourrait être une hypothèse susceptible d'expliquer les différences observées en termes de parasites entre les deux sites, d'autant plus concernant les Copepoda, un taxon fondamentalement d'origine marine. En effet, le passage en eau douce pourrait poser un problème d'osmorégulation aux parasites marins et entrainer leur perte. Dans la littérature, plusieurs espèces de parasites ont été rapportées chez *A. boyeri*, dans des milieux de salinité variée. En milieu marin et saumâtre, l'Isopoda *Mothocya epimerica* A. Costa *in* Hope, 1851 a été rapporté plusieurs fois sur les côtes Méditerranéennes et en Mer Noire, dans des milieu mésohalins à euhalins (Bello et al. 1997 ; Öktener et Sezgin 2000 ; Charfi-Cheikhrouha et al. 2000 ; Leonardos et Trilles 2003, 2004). En Corse, trois Digenea ont été observé chez *A. boyeri* dans des milieux polyhalins à euhalins (Réserve de Scandola) : *Bacciger bacciger* (Rudolphi, 1819), également signalé en Sardaigne et dans l'Adriatique par Culurgioni et al. (2014, 2015) et Orecchia et al. (1988), *Genitocotyle mediterranea* Bartoli, Gibson & Riutort, 1994 et *Lecithaster stellatus* Looss, 1907 (Bartoli et al. 2005). Plusieurs autres Digenea ont fait l'objet d'observations : proche de la Corse, dans la lagune de Santa Gilla (Sardaigne, Italie), Culurgioni et al. (2014, 2015) ont signalé *Bucephalus minimus* (Stossich, 1887) (également rapporté dans l'Etang de Salses-Leucate, France par Faliex and Morand 1994) et *Timoniella imbutiformis* (Molin, 1859). Deux autres Digenea, *Lecithaster atherinae* Orecchia, Paggi & Radujkovic, 1988 et *Renicola lari* Timon-David, 1933 ont été rapportées chez *A. boyeri* en Méditerranée (Prévot et Bartoli 1978 ; Orecchia et al. 1988). L'Acanthocephala *Telosentis exiguus* a été signalé dans le sud de la France et dans le nord-ouest de la Mer Noire, dans des milieux mésohalins à euhalins (Kvach et Sasal 2010). En eau douce, le Cestoda *Schyzocotyle acheilognathi* (Yamaguti, 1934), les Digenea *Diplostomum* sp. et *Tylodelphys clavata* (von Nordmann, 1832) et le Nematoda *Eustrongylides excisus* ont été signalé en Turquie (Çolak 2013). Plus proche de la Corse, des Nematoda du genre *Eustrongylides* ont également été rapportés dans deux lacs d'eau douce italiens (Branciari et al. 2016 ; Guardone et al. 2021 ; Franceschini et al. 2022, 2023). Au moins trois espèces de Monogenea du genre *Gyrodactylus* ont été signalées chez *A. boyeri* : *Gyrodactylus alviga* Dmitrieva & Gerasev, 2000, *Gyrodactylus atherinae* Bychowsky, 1933 et *Gyrodactylus ginestrae* Kvach, Ondračková, Seifertová & Hulak, 2019 (Harris et al. 2004 ; Kvach et al. 2019). De manière générale, la diversité parasitaire d'*A. boyeri* semble relativement faible, dépassant rarement trois à quatre espèces, en eau douce comme salée (Bartoli et al. 2005 ; Çolak 2013 ; Culurgioni et al. 2014, 2015). Dans la lagune polyhaline à euhaline de Santa Gilla en Sardaigne, les études de Culurgioni et al. (2014, 2015) ont montré la présence de trois espèces d'helminthes. Il est donc difficile, dans le cas d'*A. boyeri*, de supposer que la faible diversité parasitaire puisse être liée

à l'isolement de la Corse et à son insularité. De plus, l'échantillon analysé ici est relativement faible, avec 30 individus et deux sites de prélèvement, et ne peut donc pas être considéré comme représentatif des *A. boyeri* en Corse.

Faible diversité parasitaire chez les insulaires natifs

Les poissons natifs de Corse (anguille et truite principalement) semblent ainsi avoir en commun une faible diversité parasitaire, en comparaison de la diversité signalée ailleurs dans leur aire de répartition. Il est fréquent que les îles présentent une diversité spécifique plus faible que les milieux continentaux, et cette différence est d'autant plus marquée que l'île est petite (MacArthur 1965 ; Whittaker et Fernández-Palacios 2007). La théorie de la biogéographie des îles prévoit que, si on ne considère pas les interventions humaines, la diversité spécifique à l'équilibre sur une île est le reflet de l'équilibre entre le taux de colonisation par de nouvelles espèces et le taux d'extinction des espèces présentes. Ces taux sont influencés notamment par la taille de l'île et par sa distance au continent (Macarthur et Wilson 1967 *in* Poulin 2004). La surface de l'île influence la diversité spécifique par deux mécanismes : (1) plus une île est grande, et plus la taille de la population d'une espèce qu'elle est capable de supporter augmente, ce qui réduit la probabilité d'extinction de cette espèce, et (2) plus une île est grande, plus il est probable qu'elle offre une gamme diversifiée d'habitats capables d'accueillir une grande diversité d'espèces (Blondel 2000). Des lacunes faunistiques insulaires ne concernent pas seulement les espèces libres mais aussi la parasitofaune. En effet, il a été montré que les communautés insulaires de parasites sont caractérisées par une diminution de la diversité spécifique, et parfois par une augmentation importante de la prévalence d'infestation (Byrne et al. 2002). Ainsi, pour une même espèce hôte, la diversité spécifique et la composition spécifique de la parasitofaune, ainsi que la prévalence, diffèrent d'un milieu insulaire à un milieu continental, et entre milieux insulaires, en fonction de la surface de l'île (Combes 1995). Par exemple, une perte de richesse en helminthes a déjà été décrite chez les micromammifères dans les îles de Méditerranée (Miquel et al. 1996 ; Bellocq et al. 2002 ; Milazzo et al. 2003). La faible diversité parasitaire observée chez la faune piscicole native de Corse va donc également dans ce sens.

Dans le cas de la Corse, les lacunes faunistiques sont expliquées, pour les organismes libres (*e.g.*, poissons, amphibiens et insectes), d'après Giudicelli (1975), par le fait que les espèces absentes de l'île ne l'ont jamais atteintes. Les glaciations et oscillations climatiques du quaternaire sont à l'origine de déplacement de faune et de flore sur de grandes distances, qui ont abouti en Europe à une homogénéisation des peuplements et une diversité spécifique plus élevée. Cependant, à cette période, la Corse était déjà isolée géographiquement et n'a donc pas été impactée par les déplacements des espèces sténothermes, ce qui explique les lacunes faunistiques insulaires. Il est possible que les lacunes insulaires chez certains taxons utilisés

comme hôtes intermédiaires par les parasites de poissons soient l'un des facteurs contribuant à la diversité parasitaire réduites chez les poissons de Corse.

Il est également intéressant de préciser qu'en milieu insulaire, les organismes tendent à montrer des particularités par rapport à leurs conspécifiques continentaux : une perte de variabilité génétique, des modifications de la morphologie *i.e.* taille et forme, de l'histoire de vie (*e.g.*, expansion de niche), du comportement (*e.g.*, réduction de l'agressivité) et de traits physiologiques. Ces modifications sont qualifiées de « syndrome insulaire » (Blondel 2000). Chez les parasites, il a été montré que la spécificité d'hôte diminue en milieu insulaire, avec l'intégration d'un plus grand nombre d'espèces au spectre d'hôte (*e.g.*, Bellocq et al. 2002 ; Nieberding et al. 2006).

1.2. Faible diversité spécifique chez les espèces introduites

Dans cette partie, est abordée la diversité des parasites chez les espèces de poissons introduites en Corse : les vairons *Phoxinus* spp., les goujons *Gobio* spp. et le chevaine *Squalius cephalus*.

Les parasites des vairons en Corse

Dans le but de connaitre la richesse parasitaire des vairons du genre *Phoxinus* en Eurasie, les parasites de ces poissons ont fait l'objet d'un travail de compilation à partir de la littérature. D'après la checklist présentée dans le chapitre portant sur les vairons, 115 espèces de parasites ont été signalées chez le genre *Phoxinus*, parmi lesquelles 80 espèces de macroparasites Metazoa. En Eurasie, les *Phoxinus* spp. hébergent des communautés de parasites dont la richesse spécifique peut aller de 4 (Lac Frongoch, Royaume-Uni, Bibby 1972) à 19 macroparasites (Ruisseau de Tordera, Espagne, Cruz et al. 2022). En Corse, l'étude de la parasitofaune a été réalisée chez quatre espèces de vairons : *Phoxinus phoxinus, Phoxinus csikii, Phoxinus septimaniae* et *Phoxinus dragarum*. Le faible nombre d'individus analysés pour *P. csikii* (7) et *P. septimaniae* (12) rend la comparaison de la diversité en Corse (2 parasites pour chacune de ces espèces) avec celle d'Europe continentale difficile. Néanmoins, on peut signaler que 19 espèces ont été rapportées pour *P. septimaniae* en Europe continentale (Le Brun et al. 1988 ; Cruz et al. 2022) tandis que chez *P. csikii*, la richesse parasitaire est plus difficile à évaluer car plusieurs études ont été menées dans des régions où plusieurs espèces de *Phoxinus* sont susceptibles de se côtoyer. Chez *P. phoxinus* (84 individus analysés), au

moins 5 espèces ont été observées, 6 en considérant que les différents clusters de *Gyrodactylus* correspondent à des espèces distinctes. Cette valeur est bien inférieure aux 26 espèces signalées dans le reste de l'aire de répartition de ce poisson (bassins de la Seine, de la Meuse, du Rhin et de la Tamise et en Irlande). Avec 120 individus examinés, *P. dragarum* est l'espèce qui a le plus été analysée en Corse, et également celle chez laquelle a été retrouvée la plus forte diversité : 8 espèces en considérant les différents clusters de *Gyrodactylus,* 9 en prenant en compte l'unique larve de Trematoda observée. Il s'agit de la seule espèce de *Phoxinus* en Corse chez laquelle ont été trouvées des glochidies de moules d'eau douce (Bivalvia : Unionidae). Malheureusement, aucune étude n'a pu être trouvée qui auraient été menées dans l'aire de répartition de cette espèce (originaire du bassin de la Garonne) pour permettre une comparaison avec la diversité de parasite existant en Europe continentale. Certains parasites semblent absents de manière remarquable : plusieurs taxons signalés chez *Phoxinus* dans le sud de l'Europe continentale n'ont pas été retrouvés en Corse, tels que les Acanthocephala, les Argulidae (Ichthyostraca), les Allocreadiidae (Digenea) et les Cestoda (Proteocephalidae et Diphyllobothridae) (Cruz et al. 2022). Les rares analyses parasitologiques menées sur des *Phoxinus* en France continentale ont permis l'observation de communautés parasitaires radicalement différentes, avec la présence de *Dactylogyrus* spp., *Diplozoon* spp. (Monogenea) et *Diplostomum phoxini* (Digenea)., taxons qui n'ont pas été observés en Corse (Joyeux et Baer 1953 ; Euzet et Lambert 1971 ; Lambert 1977 ; Le Brun et al. 1988). L'absence apparente de *D. phoxini* en Corse peut sembler d'ailleurs particulièrement surprenante. En effet, cette espèce est l'une des plus fréquemment signalées chez les vairons du genre *Phoxinus,* et elle a été observée sur une vaste zone géographique allant de la Russie à l'est jusqu'à l'Espagne à l'ouest (Dorovskikh et al. 2008 ; Cruz et al. 2022).

Il semble donc que la diversité spécifique des parasites des vairons du genre *Phoxinus* en Corse tend à être plus faible qu'en Europe continentale.

Les goujons et leurs parasites

Deux espèces de goujons du genre *Gobio* sont présentes en Corse, le goujon *G. gobio* et le goujon occitan *G. occitaniae* (Keith et al. 2020). Les représentants du genre *Gobio* hébergent des communautés de parasites relativement diversifiées dans leur région d'origine : des Monogenea (genres *Gyrodactylus*, *Dactylogyrus* et *Paradiplozoon*), Digenea, Nematoda, Cestoda, Acanthocephala, Ichthyostraca et Copepoda dont certaines espèces ont été retrouvées

en Corse chez d'autres espèces (*e.g.*, *Posthodiplostomum cuticola*, *Crepidostomum metoecus*, *Anguillicola crassus* en tant qu'hôte paraténique pour les larves ; *Camallanus lacustris*) (Kennedy et Fitzmaurice 1972 ; Prost 1974 ; Taylor et Hoole 1989 ; Thomas et Ollevier 1992a ; Holland et Kennedy 1997 ; Baruš et al. 2007 ; Dzika et al. 2008 ; Blažek et al. 2008 ; Zrnčić et al. 2009 ; Djikanovic et al. 2012 ; Kvach et al. 2017b ; Rubtsova et Kutsokon 2018 ; Ondračková et al. 2021). Les communautés de parasites décrites chez les représentants du genre *Gobio* semblent fréquemment composées d'une dizaine de macroparasites : 11 espèces ont été recensées au Royaume-Uni (Kennedy 1974), 10 dans la rivière Viaur (bassin de l'Adour-Garonne, France, Loot et al. 2007), 9 en Serbie (Djikanovic et al. 2012), 6 dans la réserve naturelle de Polissky (Ukraine, Rubtsova et Kutsokon 2018) et en République Tchèque, 9 espèces dans la rivière Morava, 12 dans la rivière Bílina et 13 dans la rivière Velička (Kvach et al. 2017b ; Ondračková et al. 2021). En Corse, les individus examinés étaient dépourvus de parasites, ce qui contraste avec la diversité observée en Europe continentale, bien qu'il faille tenir compte de la faible quantité d'individus analysés (30 *Gobio* spp. au total).

Le chevaine et ses parasites

Le chevaine *S. cephalus* est connu pour héberger lui aussi une diversité conséquente de parasites, parmi lesquels des Trematoda (Digenea et Aspidogastrea), Acanthocephala, Monogenea, Cestoda, Nematoda, Crustacea (Ichthyostraca, Copepoda et Arachnida), Mollusca (stade glochidie) et Hirudinea (sangsue) (Kennedy 1974 ; Thomas et Ollevier 1992 ; Karanis et Taraschewski 1993 ; Gelnar et al. 1997 ; Galli et al. 2001 ; Lamková et al. 2007 ; Zrnčić et al. 2009 ; Wenger et al. 2010 ; Rohlenová et Šimková 2010 ; Djikanovic et al. 2012 ; Bosi et Dezfuli 2015 ; Rubtsova et Kutsokon 2018 ; Benovics et al. 2018 ; Kuzmanova et al. 2019). Les communautés parasitaires de cette espèce sont très fréquemment composées de plus d'une dizaine de macroparasites Metazoa dans les régions où elle est native : 23 parasites ont été recensés au Royaume-Uni (Kennedy 1974), 28 en Serbie (Djikanovic et al. 2012), 28 en Bulgarie (Kuzmanova et al. 2019), 4 dans la réserve naturelle de Polissky (Ukraine, Rubtsova et Kutsokon 2018) ; en République Tchèque, entre 11 et 34 espèces ont été trouvées dans le bassin de la rivière Morava selon le site et la saison (Gelnar et al. 1997 ; Lamková et al. 2007) et entre 13 et 22 espèces dans la rivière Bílina (Wenger et al. 2010). En Italie, où *S. cephalus* est une espèce introduite (Freyhof et Kottelat 2007), ce sont entre 5 et 12 espèces de parasites qui sont retrouvées chez *S. cephalus* en fonction du site (Galli et al. 2001), soit

relativement moins que dans la plupart des régions dans lesquelles l'espèce est native. En Corse, un seul individu parasite (un Nematoda, *C. lacustris*) a été retrouvé chez *S. cephalus*. Comme dans le cas des *Gobio* spp., il faut prendre en compte la petite taille de l'échantillon prélevé (15 individus), qui a pu limiter la diversité de parasites observés chez cette espèce.

Poissons introduits en Corse : une faible diversité de parasites

Ainsi, les différents exemples présentés dans cette étude illustrent une faible diversité parasitaire chez les poissons introduits en Corse ayant formé des populations qui se maintiennent sur le long terme, par comparaison avec leurs conspécifiques d'Europe continentale. Plusieurs mécanismes peuvent aboutir à l'observation d'une faune parasitaire moins diversifiées dans la zone d'accueil d'une espèce introduite, par rapport à sa région d'origine. Dans le cadre de l'écologie parasitaire, l'*Enemy Release Hypothesis* peut se résumer à « l'absence d'ennemi dans la région d'accueil est une cause du succès de l'invasion (de l'hôte) », où le terme « ennemi » désigne le parasite (Heger et Jeschke 2014 ; Chalkowski et al. 2018). D'après les travaux de Torchin et al. (2003), les populations introduites d'une espèce présentent une richesse parasitaire diminuée de moitié, par comparaison avec les populations natives de cette même espèce. En outre, les infestations sont moins conséquentes (en termes de prévalence) chez ces populations introduites.

Plusieurs causes sont proposées pour expliquer ce phénomène :

(1) les populations introduites sont souvent formées à partir d'un échantillon de petite taille de la population source, et parfois à partir d'un stade de vie dépourvu de parasites, ce qui réduit fortement la probabilité d'introduire, en même temps qu'une espèce, ses parasites. Cet effet peut être résumé en disant que les parasites ont « manqué le bateau » (« *missed the boat* »).

(2) la complexité de certains cycles de vie parasitaire réduit également cette probabilité car l'absence d'un hôte compétent pour l'un des stades du parasite empêche son établissement. Cet effet peut être résumé en disant que les parasites se sont « noyés à l'arrivée » (« *drowned on arrival* »).

(3) si la population introduite de l'hôte est confrontée à un goulot d'étranglement (diminution du nombre d'individus) suite à son arrivée dans l'aire d'accueil, la transmission du parasite peut être rompue (Torchin et al. 2003 ; MacLeod et al. 2010). Dans le cas des vairons (plus particulièrement *P. phoxinus* et *P. csikii*), il est possible que la voie d'introduction ait impacté

la richesse parasitaire, et que les communautés de parasites présentes en Corse soient appauvries par rapport aux populations sources sauvages par le passage chez le seul grossiste vendant des *Phoxinus* en France comme appât pour la pêche au vif, puis par le passage chez le détaillant qui les a revendus en Corse.

2. De nombreux stades larvaires et parasites généralistes chez les poissons non-natifs

Les travaux d'Ondračková et al. (2021) et la review systématique présentée précédemment ont contribué à mettre en évidence que les parasites observés chez les poissons introduits en dehors de leur aire de répartition d'origine sont principalement des stades larvaires de généralistes (présentant un large spectre d'hôtes). Dans les bassins du Rhin (Allemagne), de la Vistule (Pologne) et de la Morava (République Tchèque), les Gobiidae d'origine Ponto-Caspienne ont principalement acquis et partagent avec les poissons natifs des parasites généralistes aux stades larvaires et subadultes (Ondračková et al. 2021). De même, en Europe, le dormeur de l'Amour *Perccottus glenii* a acquis en majorité des stades larvaires (Ondračková et al. 2009 ; Sokolov et al. 2013 ; Antal et al. 2015 ; Kvach et al. 2017a, 2020). En Corse, l'un des parasites les plus retrouvés chez les *Phoxinus* introduits était le stade métacercaire de *Posthodiplostomum cuticola*, une espèce ayant un spectre d'hôtes assez large puisqu'il a été rapporté sur plusieurs espèces telles que *e.g. C. carpio, R. rutilus, P. parva, A. alburnus, S. cephalus, C. auratus, A. bjoernka* ou *A. brama* (Ondračková et al. 2004a, b, c ; Zrnčić et al. 2009 ; Cech et al. 2021).

Les parasites retrouvés chez *P. fluviatilis* étaient également des stades larvaires de taxons connus pour être généralistes : les Nematoda du genre *Eustrongylides* ont été retrouvés chez au moins 16 espèces de poissons en Europe et au minimum 53 espèces à l'échelle mondiale (Honcharov et al. 2022b). Ces parasites ont été retrouvés en Europe chez des hôtes aussi divers taxonomiquement que *P. fluviatilis* (Shukerova et al. 2010 ; Mierzejewska et al. 2012 ; Branciari et al. 2016 ; Goncharov et al. 2018 ; Menconi et al. 2020), *A. boyeri* (Branciari et al. 2016 ; Guardone et al. 2021) et *Acipenser nudiventris* (Lovetcky, 1828) (Honcharov et al. 2022b), et, notablement, chez des espèces non natives d'Europe telles que *L. gibbosus* (Menconi et al. 2020b) et *P. glenii* (Mierzejewska et al. 2012). *Clinostomum complanatum* est également retrouvé chez de nombreuses espèces de poissons en Europe *e.g., P. fluviatilis* (Menconi et al. 2020a), *R. amarus* (Dávidová et al. 2008 ; Francová et Ondračková 2011),

Cobitis elongatoides Băcescu & Mayer, 1969 (Fedorčák et al. 2019), *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) (Oros et Hanzelová 2009). Là encore, le parasite a également été signalé chez le non-natif *P. glenii* (Antal et al. 2015).

D'après Moravec (1971), *C. lacustris* (Nematoda : Camallanidae), qui est le seul parasite qui a été retrouvé chez *S. cephalus* en Corse au cours de la présente étude, est un généraliste capable de se développer chez différentes familles de poissons : des Percidae, Salmonidae et Gadidae prédateurs chez lesquels son développement se déroule normalement, des Cyprinidae et Cobitidae non-prédateurs chez lesquels son développement est interrompu et des Cyprinidae prédateurs comme *S. cephalus* chez lesquels son développement est ralenti. Il est néanmoins surprenant de ne pas avoir retrouvé cette espèce chez les prédateurs natifs de l'île, étant donné qu'elle a déjà été signalée en Europe chez *S. trutta* (Moravec 2004) et de nombreuses fois chez *A. anguilla* (*e.g.*, Kennedy et al. 1992 ; Norton et al. 2004a, b ; Jakob et al. 2009, 2016).

3. Parasites invasifs et intérêt de leur suivi : le cas de l'anguille d'Europe

Pour rappel, une espèce invasive a été définie dans le présent document suivant plusieurs critères : (1) elle est une espèce non-native dans la région considérée et a été introduite de manière directe ou indirecte par l'Homme, (2) elle établit des populations capables de se maintenir sans intervention humaine et de se répandre en dehors de leur point d'introduction et (3) elle a un impact délétère sur l'environnement, la santé humaine et/ou l'économie (IUCN 2000 ; Kolar et Lodge 2001 ; Boudouresque 2012 ; Roy et al. 2023). Cette définition ne s'applique pas uniquement aux organismes libres, mais également aux organismes parasites.

L'un des cas les plus marquants de parasites invasifs présent chez un hôte poisson en Corse, et plus généralement en Europe et Méditerranée, est celui du Nematoda parasite *d'A. anguilla*, *Anguillicola crassus*. Ce parasite a été introduit en Europe aux alentours de 1982 en Allemagne par l'importation d'*A. japonica* vivantes depuis Taiwan avant de se répandre rapidement dans le reste de l'aire de répartition d'*A. anguilla* (Taraschewski 2006). En une dizaine d'années, le parasite a atteint le Portugal, et en une quinzaine d'années, il est arrivé en Irlande (Kirk 2003 ; Taraschewski 2006). Il est également rapporté sur les côtes nord-africaines depuis les années 1990 (Hilali et al. 1996 ; Maamouri et al. 1999 ; Rahhou et al. 2001 ; Taraschewski 2006). *Anguillicola crassus* ne s'est cependant pas arrêté aux frontières de l'aire de répartition de

l'Anguilla d'Europe *A. anguilla*, puisqu'il est également signalé en Amérique du nord dès 1995 chez l'anguille américaine *A. rostrata* (Johnson et al. 1995 *in* Taraschewski 2006). **Les effets de l'introduction d'*A. crassus*** concernent la santé de son hôte, puisque les symptômes de son infestation chez *A. anguilla* incluent des **altérations de la vessie natatoire** qui impactent son intégrité, notamment par l'épaississement de sa paroi, par la réduction de son élasticité liée à la formation de tissus cicatriciels résultant de sa perforation, par son inflammation, par les hémorragies et ulcères pouvant l'affecter, la dilatation ou la congestion de ses vaisseaux sanguins, voire sa rupture (Molnár et al. 1991, 1993, 1994, 1995 ; Cruz E. Silva et al. 1992 ; Thomas et Ollevier 1992b ; Haenen et al. 1994 ; Békési et al. 1997 ; Beregi et al. 1998 ; Würtz et al. 1998 ; Würtz et Taraschewski 2000 ; Evans et al. 2001 ; Schabuss et al. 2005 ; Neto et al. 2010 ; Barry et al. 2014 ; Currie et al. 2020).

Les effets physiologiques incluent une tolérance réduite aux stress, une augmentation de la concentration en cortisol dans le sang, une exacerbation de la réponse au stress corticostéroïde liée à l'exposition à une hypoxie sévère, une augmentation du coût métabolique et une altération de la capacité de défense contre les espèces réactives de l'oxygène (Cruz E. Silva et al. 1992 ; Molnár 1993 ; Molnár et al. 1993 ; Gollock et al. 2005 ; Schneebauer et al. 2016). Au moins un épisode de mortalité de masse a été attribué à l'infestation par *A. crassus* (Lac Balaton, Hongrie, Molnár et al. 1991).

En raison des dommages qu'il cause sur la vessie natatoire de son hôte, ce parasite est fréquemment mis en avant comme étant l'un des facteurs contribuant au déclin d'*A. anguilla* (Kennedy 2007). En effet, lors de leur migration transatlantique de reproduction, les individus d'*A. anguilla* parcourent une distance estimée d'environ 5 000 km et effectuent des migrations nycthémérales, principalement entre 200 et 1 000 m de profondeur (Tesch 2003 ; Aarestrup et al. 2009). Ces migrations pourraient jouer un rôle de thermorégulation en permettant la conservation d'un métabolisme et d'une activité de nage suffisamment élevée à moindre profondeur tandis que les descentes dans les eaux plus froides permettraient la temporisation du développement des gonades (Aarestrup et al. 2009). Il est très probable que ces migrations verticales soient impactées par la présence d'*A. crassus* dans la vessie natatoire et les dommages causés sur cet organe hydrostatique (*e.g.*, Barry et al. 2014 ; Dezfuli et al. 2021b). De plus, il a été montré que la présence du parasite compromet les performances de nage d'*A. anguilla*, en provoquant une diminution de la vitesse de nage, une augmentation de la consommation énergétique et un évitement des flux accélérés (Palstra et al. 2007 ; Newbold et al. 2015). Il convient néanmoins d'insister sur l'aspect multifactoriel du déclin d'*A.*

anguilla (Drouineau et al. 2018 ; Pike et al. 2020) : *A. crassus* n'est en aucun cas le seul responsable, et comme le souligne Taraschewski (2006), toutes les espèces du genre *Anguilla* faisant l'objet d'une exploitation intensive par l'Homme (*A. anguilla*, *A. japonica* et *A. rostrata*) ont vu leur abondance décliner depuis le milieu des années 1970, indépendamment de l'arrivée et du maintien d'*A. crassus*.

Etant donné les impacts d'*A. crassus* sur son hôte, ce parasite peut être considéré comme une espèce invasive. De surcroît, aux effets sur la santé de son hôte s'ajoutent un potentiel impact sur les activités économiques humaines, en compromettant la croissance et le rendement des *A. anguilla* en aquaculture (Gollock et al. 2004).

Il est intéressant, notamment dans une perspective de gestion, d'effectuer un suivi temporel des facteurs pouvant mettre en danger une espèce d'intérêt (dans le cas étudié ici, les parasites invasifs). La thèse présentée ici arrivant une décennie après celle réalisée par Jean-José Filippi (2013) qui portait sur les parasites d'*A. anguilla* dans les lagunes de Biguglia et d'Urbino, il nous a été pertinent de comparer les paramètres de l'infestation par *A. crassus* entre les deux périodes. Dans la lagune d'Urbino, probablement en raison des conditions de salinité, les abondances et prévalence ont été insuffisantes pour observer une variation significative (prévalence de 0 à 15 %, abondance moyenne de 0 à 0,3 individus en fonction de la saison). En effet, la salinité impacte négativement la survie et l'infectivité des larves d'*A. crassus* (Kennedy et Fitch 1990 ; Kirk et al. 2000) et la lagune d'Urbino présente une salinité plus élevée (35-39 PSU) que celle de Biguglia (7,3-27,2 PSU) (Pergent-Martini et al. 1997 ; Pasqualini et al. 2017 ; Ligorini et al. 2022). En revanche, dans la lagune de Biguglia, l'abondance et la prévalence de ce parasite a augmenté de manière significative entre les deux périodes, pour toutes les saisons à l'exception de l'été (Chapitre 3, Figure 26 ; prévalence de 60 à 95 % en 2021-2022 contre 35 à 52 % en 2010-2011 et abondances moyennes de 2,6 à 5,4 en 2021-2022 contre 0,8 à 2,9 en 2010-2011, en fonction des saisons et en excluant l'été). *A. crassus* a été rapporté pour la première fois dans la lagune en 1997 (Caillot et al. 1999), où il serait donc présent depuis au moins deux décennies.

D'après Wielgoss et al. (2008), les résultats obtenus en Europe montraient une stabilisation et un léger déclin de l'abondance de l'infestation par les Nematoda parasites au cours du temps. Dans l'étang de Vaccarès (Camargue), les paramètres d'infestation sont restés stables entre 1997 et 2004 (Lefebvre et al. 2002 ; Fazio et al. 2008). Dans l'étang de Mauguio (Occitanie), une augmentation de l'infestation a été observée entre 1988 et 2004 (Benajiba et al. 1994 ; Fazio et al. 2008). En Allemagne, l'abondance et la prévalence du parasite ont atteint leurs

valeurs maximales au bout de la première décennie après son introduction (Unger et al. 2024). L'établissement de ce parasite a été décrit comme un processus en deux étapes composé d'une dispersion rapide avec une augmentation de la prévalence dans les premières années, suivi d'une stabilisation autour de 60-70 % d'individus infestés (Audenaert et al. 2003 ; Lefebvre and Crivelli 2004). Dans la troisième décennie après l'arrivée du parasite en Allemagne, une diminution de la prévalence a été observée dans les eaux côtières et en rivière (Unger et al. 2024). Les résultats obtenus par ces auteurs semblent suggérer une meilleure adaptation à l'infestation par *A. crassus* dans la troisième décennie après son introduction, avec une réduction de l'inflammation de la vessie natatoire et des intensités d'infestation. Il propose plusieurs hypothèses pour tenter d'expliquer cette observation : (1) l'acquisition d'une immunité au cours du temps, qui permet de réduire la quantité de parasites, et qui est l'hypothèse privilégiée par les auteurs, (2) la mortalité des individus présentant une charge parasitaire élevée, (3) une mortalité des individus infestés lors de la migration de reproduction, qui permettrait aux individus les mieux adaptés et/ou moins infestés de se reproduire, et (4) des stratégies d'évitement du parasite par *A. anguilla* ou par ses hôtes intermédiaires. Parmi ces hypothèses, les auteurs privilégient l'augmentation de la quantité d'individus ayant une réponse immunitaire contre le parasite.

Au vu des évolutions de l'infestation par *A. crassus* chez *A. anguilla* en Europe, il est possible de s'attendre à une stabilisation ou à une diminution de la prévalence de ce parasite dans la lagune de Biguglia dans la prochaine décennie, après l'augmentation qui a été observée entre 2009-2012 et 2021-2022. Assurer un suivi temporel de cette infestation en Corse permettrait de connaitre l'évolution de ses paramètres, et de savoir s'ils vont demeurer relativement élevés, se stabiliser, diminuer, et s'ils font l'objet de fluctuations naturelles d'une année sur l'autre.

Dans les cours d'eau, il serait intéressant de savoir si les prévalences, jusqu'ici très hétérogènes d'un cours d'eau à un autre, vont s'homogénéiser ou évoluer indépendamment. L'attention portée à ce parasite en Corse devrait être d'autant plus grande qu'il semble avoir colonisé la totalité de l'île puisqu'il a été retrouvé dans les deux lagunes côtières étudiées, ainsi que dans tous les cours d'eau où des *A. anguilla* ont été échantillonnées.

Le succès de la dispersion rapide d'*A. crassus* à travers l'aire de répartition d'*A. anguilla* est en partie expliqué par sa capacité à utiliser une grande diversité d'hôte paraténique (Figure 54) pouvant faciliter l'acquisition du parasite par son hôte définitif (Thomas et Ollevier 1992a ; Székely 1994 ; Pietrock et Meinelt 2002 ; Kvach et al. 2017c).

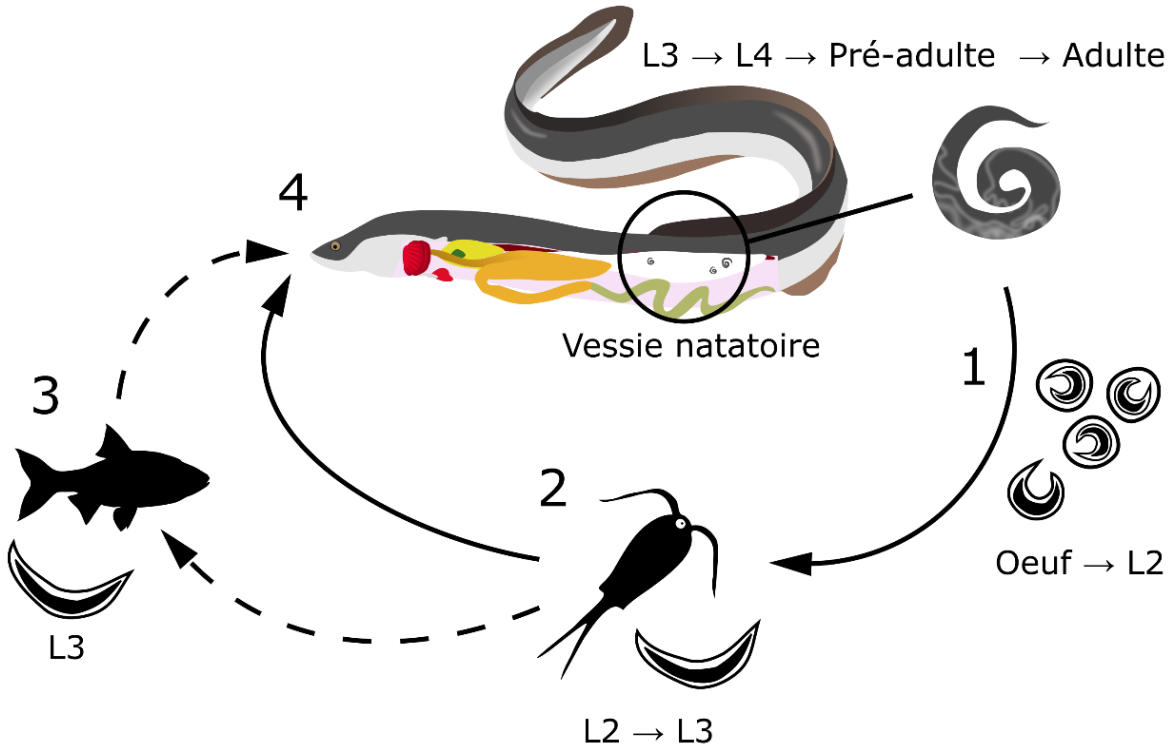


Figure 54. Cycle d'*Anguillicola crassus* (d'après les travaux de Køie 1991 ; Kirk 2003 ; Kennedy 2007). Les adultes vivent dans la vessie natatoire d'*Anguilla* spp., où ils ont un régime alimentaire hématophage et dans laquelle intervient la reproduction sexuée, qui aboutit à (1) la libération d'œufs contenant des larves de stade 2 (L2). (2) Les L2 sont excrétées dans la colonne d'eau, où elles sont ingérées par le premier hôte intermédiaire, principalement des Copepoda Cyclopoida en eau douce ou des Copepoda estuariens, voire des Ostracoda (Moravec and Konecny 1994). Les larves se développent dans ce premier hôte intermédiaire jusqu'au stade de larve 3 (L3). (3) De manière non obligatoire, *A. crassus* peut intégrer à son cycle un **hôte paraténique**, qui n'est pas indispensable à la réalisation du cycle mais peut faciliter la transmission vers l'hôte définitif. (4) Ces L3 sont ensuite ingérées par un individu d'*Anguilla* spp. dans lequel elles migrent à travers la paroi intestinale et atteignent la paroi de la vessie natatoire. Les L3 y subissent une mue et se métamorphosent en L4 puis pénètrent dans la lumière de la vessie natatoire où elles finissent leur développement en adultes. L2, L3, L4 : stades larvaires 2, 3, 4

En effet, comme montré dans la review bibliographique présentée précédemment, *A. crassus* a déjà été signalé chez au moins 36 espèces appartenant à 12 familles de poissons (Chapitre 2, Tableau 7). En plus de ces espèces de poissons, *A. crassus* est capable d'accepter des têtards, des Gastropoda et Insecta aquatiques (De Charleroy et al. 1990 ; Thomas et Ollevier 1992a ; Pazooki et Székely 1994 ; Székely 1994 ; Haenen et al. 1994 ; Moravec 1996 ; Moravec et Skoríková 1998). Certaines des espèces de poissons hôtes paraténiques potentiels ont été introduites en Corse *e.g. P. phoxinus, P. fluviatilis, S. lucioperca, G. gobio* et *S. cephalus*. Le parasite ayant été observé chez *A. anguilla* dans tous les cours d'eau étudiés, il est surprenant de ne pas avoir retrouvé de stades larvaires chez les nombreux hôtes paraténiques potentiels introduits dans les eaux douces de Corse. Un suivi des hôtes paraténiques possibles pour *A.*

crassus permettrait d'évaluer le potentiel rôle de réservoir des espèces introduites. En effet, la présence des espèces introduites pourrait faciliter l'infestation d'*A. anguilla* en Corse et le maintien de sa charge parasitaire. A cette fin, il pourrait être utile d'employer une approche moléculaire comme celle proposée par Berger et al. (2023) et qui utilise la qPCR pour détecter le parasite. Cette approche aurait l'avantage de pouvoir être appliquée sur des hôtes hébergeant des stades larvaires peu visibles.

Anguillicola crassus n'est pas le seul parasite invasif retrouvé chez *A. anguilla* en Corse. En effet, sont également présents dans la totalité des cours d'eau étudiés, ainsi que dans la lagune de Biguglia, les Monogenea *P. bini* et *P. anguillae*. Ils ont été signalés pour la première fois en Europe dans une aquaculture en Union Soviétique (Golovin 1977) et se sont répandus en Europe et en Afrique du nord chez *A. anguilla*. Ils ont également atteint l'Amérique du nord où ils ont été trouvés chez *A. rostrata* et en Afrique du Sud chez l'anguille marbrée *Anguilla marmorata* (Quoy et Gaimard, 1824) (Hayward et al. 2001a ; Truter et al. 2021). Ces parasites exercent une pathogénicité sur leur hôte, puisqu'ils sont connus pour causer des dommages sur la structure des branchies, une hyperémie et une augmentation de la production de mucus, ainsi qu'une diminution de la prise de nourriture et une léthargie (Buchmann et al. 1987 ; Buchmann 2012). Bien que capables de causer des dommages sur les tissus, une gêne respiratoire et des signes de stress chez les anguilles sauvages, ils ne semblent pas causer de mortalité ni impacter la migration de reproduction (Køie 1991 ; Kennedy 2007). Ce n'est cependant pas le cas en aquaculture, où les infestations non traitées peuvent conduire jusqu'à 90 % de mortalité (Buchmann et al. 1987 ; Buchmann 2012). Les symptômes provoqués chez leur hôte et leur impact potentiel en aquaculture justifie de considérer ces espèces comme invasives.

Dans la lagune de Biguglia, les abondances en *Pseudodactylogyrus* ont augmenté entre la période 2009-2012 et la période 2021-2022 (Chapitre 3, Figure 26). Les prévalences ont également augmenté et ont atteint 100 % d'individus porteurs des parasites en toutes saisons en 2021-2022, contre 71,4 à 82,4 % en 2010-2011 en fonction de la saison. Les parasites avaient été rapportés dans cette lagune dès 1997 (Caillot et al. 1999). Il n'y a pas, à notre connaissance de suivi à long terme ailleurs dans l'aire de répartition d'*A. anguilla* avec lesquels comparer les résultats obtenus dans notre étude.

4. Potentielles implications sur la santé de la faune sauvage : Le cas de la truite en Corse

Les potentiels impacts sur la santé de la faune sauvage sont illustrés au travers de l'exemple de la truite *Salmo trutta*.

La gyrodactylose des *S. trutta* des ruisseaux de Veraculongu et Calderamolla a été étudiée pour la première fois en 2016 suite à l'observation de lésions, ulcères, érosion des nageoires et surproduction de mucus chez des populations *S. trutta* vivant dans des sites de réserve et bénéficiant d'un statut de protection (la pêche étant interdite dans ces ruisseaux). Ces symptômes ont été attribués à une forte infestation par des Monogenea du genre *Gyrodactylus*. Ces parasites peuvent provoquer une production excessive de mucus, une léthargie et une perte d'appétit, ainsi que, en cas de forte infestation sur les branchies, une détresse respiratoire et de la mortalité (Bakke et al. 2007 ; Grano-Maldonado et al. 2018 ; Dezfuli et al. 2021a). Grâce au barcoding réalisé sur quelques individus prélevés dans le ruisseau de Calderamolla, la présence de *Gyrodactylus teuchis* a pu être montrée. Cependant, le faible nombre d'individus analysé est un obstacle à la connaissance de la parasitofaune des populations de *S. trutta*. En effet, d'autres espèces de *Gyrodactylus* pourraient être présentes mais rester pour le moment indétectées. Aucune étude sur une potentielle pathogénicité de *G. teuchis* n'a pu être trouvée, comme l'ont déjà soulevé plusieurs auteurs (Lautraite et al. 1999 ; Von Gersdorff Jørgensen et al. 2008). L'étude génétique des *S. trutta* menée sur les sites concernés par l'infestation par *Gyrodactylus* a montré la présence dans les sites en aval de la souche domestique (introduite) tandis que les sites en amont étaient peuplés par des souches sauvages (natives). Comme présenté précédemment, les *S. trutta* d'origine domestique des sites en aval sont peu touchées par l'infestation, tandis que les *S. trutta* sauvages des sites en amont présentent une prévalence et des intensités d'infestation bien plus élevées. Une hypothèse envisageable serait la co-introduction des *Gyrodactylus* avec les *S. trutta* de souche domestique et leur *spillover* vers les populations de souche sauvage vivant dans les zones de réserve, avec un impact notable sur la santé animale puisque les symptômes observés semblent affecter les populations sauvages. Cependant, que le *Gyrodactylus* présent actuellement chez les *S. trutta* des sites de réserve ait été introduit ou non, son impact sur les populations natives semble fort et il serait pertinent de poursuivre son étude.

L'un des parasites les plus fréquemment retrouvés sur les populations de *Phoxinus* spp. introduites en Corse est la métacercaire attribuée à *Posthodiplostomum cuticola,* un Digenea responsable de la maladie des points noirs. En 2021, des prélèvements réalisés dans la rivière de Tartagine avaient permis de mettre en évidence la présence de ce parasite simultanément chez *Phoxinus* spp. et chez *Salmo trutta*. Malgré les études complètes menées sur la parasitofaune de *S. trutta* (Quilichini 2007 ; Quilchini et al. 2010), cette espèce n'a pas été détectées précédemment en Corse. Il paraît donc inopportun de conclure sur la nature native ou introduite de *P. cuticola* dans l'île. Le manque d'information sur la localisation précise des populations sources des *Phoxinus* introduits en Corse est un obstacle pour la comparaison des communautés de parasites. Cette information serait pourtant nécessaire afin de savoir si *P. cuticola* était présent chez les *Phoxinus* dans leur aire d'origine. Dans ce cas particulier, la voie d'introduction du parasite est d'autant plus incertaine que ce dernier utilise dans son cycle de vie un hôte définitif oiseau piscivore *e.g.* Ardeidae (Dönges 1964) (Figure 55). La Corse étant une île de Méditerranée, située sur les voies de migrations aviaires saisonnières (Bruderer et Liechti 1999 ; Jourdain et al. 2007 ; Maggini et al. 2020), il n'est pas à exclure que *P. cuticola* puisse être arrivé sur le territoire par l'intermédiaire d'oiseaux migrateurs avant d'y trouver des hôtes intermédiaires poissons compétents tels que les *Phoxinus*.

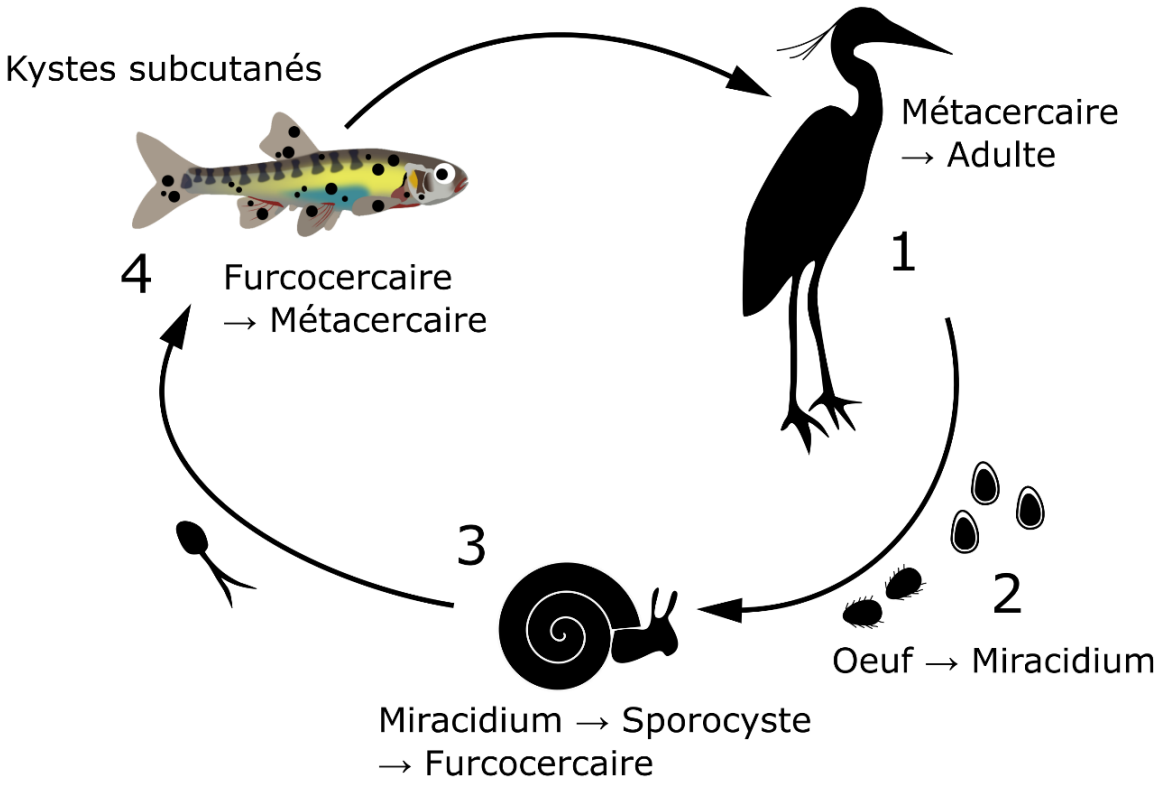


Figure 55. Cycle à trois hôtes obligatoire du Digenea *Posthodiplostomum cuticola* (Dönges 1964). Les adultes sont parasites du système digestif d'oiseaux piscivores (*e.g.* hérons, butors). 1, la reproduction sexuée des adultes dans l'intestin d'un oiseau piscivore aboutit à la libération des œufs dans le milieu aquatique ; 2, les œufs éclosent et les stades miracidiums infestent le premier hôte Gastropoda ; 3, les miraciciums se tranforment en sporocystes puis en furcocercaires qui quittent l'hôte ; 4, les furcocercaires infestent le second hôte intermédiaire (poisson) et s'enkystent sous la peau. Cet enkystement provoque l'attraction de mélanocytes de l'hôte, et ainsi l'apparition de taches noires justifiant l'appellation de « maladie des points noirs » attribuée à l'infestation par ce parasite (Lane and Morris 2000 ; Tobler and Schlupp 2008). Le cycle est ensuite fermé avec la consommation des métacercaires avec le poisson par l'hôte définitif et leur métamorphose en adulte

Les symptômes de l'infestation par *P. cuticola* peuvent inclure (outre l'apparition des taches noires caractéristiques causée par la concentration des mélanocytes) des déformations du corps, des nécroses des fibres musculaires et des dysfonctionnements rénaux et hépatiques potentiellement néfastes, qui peuvent rendre l'infestation léthale pour les alevins (Lucký 1970 *in* Ondračková et al. 2004a ; Williams 1994 *in* Marković et Krsmanović 2008 ; Innal et al. 2020). Pour cette raison, il serait nécessaire d'accorder de l'attention aux truitelles afin de savoir si l'infestation observée chez quelques individus en 2021 s'est maintenue, et si ce parasite est présent chez les jeunes stades. Les *S. trutta* étant en Corse une espèce native, d'intérêt patrimonial et déjà fragilisée par les températures estivales élevées, une attention devrait être apportée à ce facteur parasitologique supplémentaire.

5. Le cas de *Perca fluviatilis* et de ses parasites : un modèle pertinent pour le concept One Health

La perche *P. fluviatilis* a été détectée dans l'île pour la première fois lors de la première vidange de la retenue de l'Ospedale en 1984 et a été transférée dans trois retenues de barrage de la Plaine Orientale (Alzitone, Teppe Rosse et Peri) à cette période (Figure 56). La voie et la date de première introduction de l'espèce dans l'île ne sont pas connues. L'origine de la population source n'est pas connue, même si les plus sérieux candidats sont la France et l'Italie, qui sont les pays les plus proches de la Corse, et les seuls disposant d'un accès régulier à l'île par ferry. Les nombreux transferts vers les autres plans d'eau de l'île sont très certainement le fait de pêcheurs de loisir isolés. Le cas de l'introduction de ce poisson en Corse, et des parasites zoonotiques qui ont été observés constituent un modèle d'étude pertinent dans le cadre du concept *One Health*. Pour rappel, ce concept formalise l'interdépendance entre la santé des écosystèmes, celle des animaux et la santé humaine.

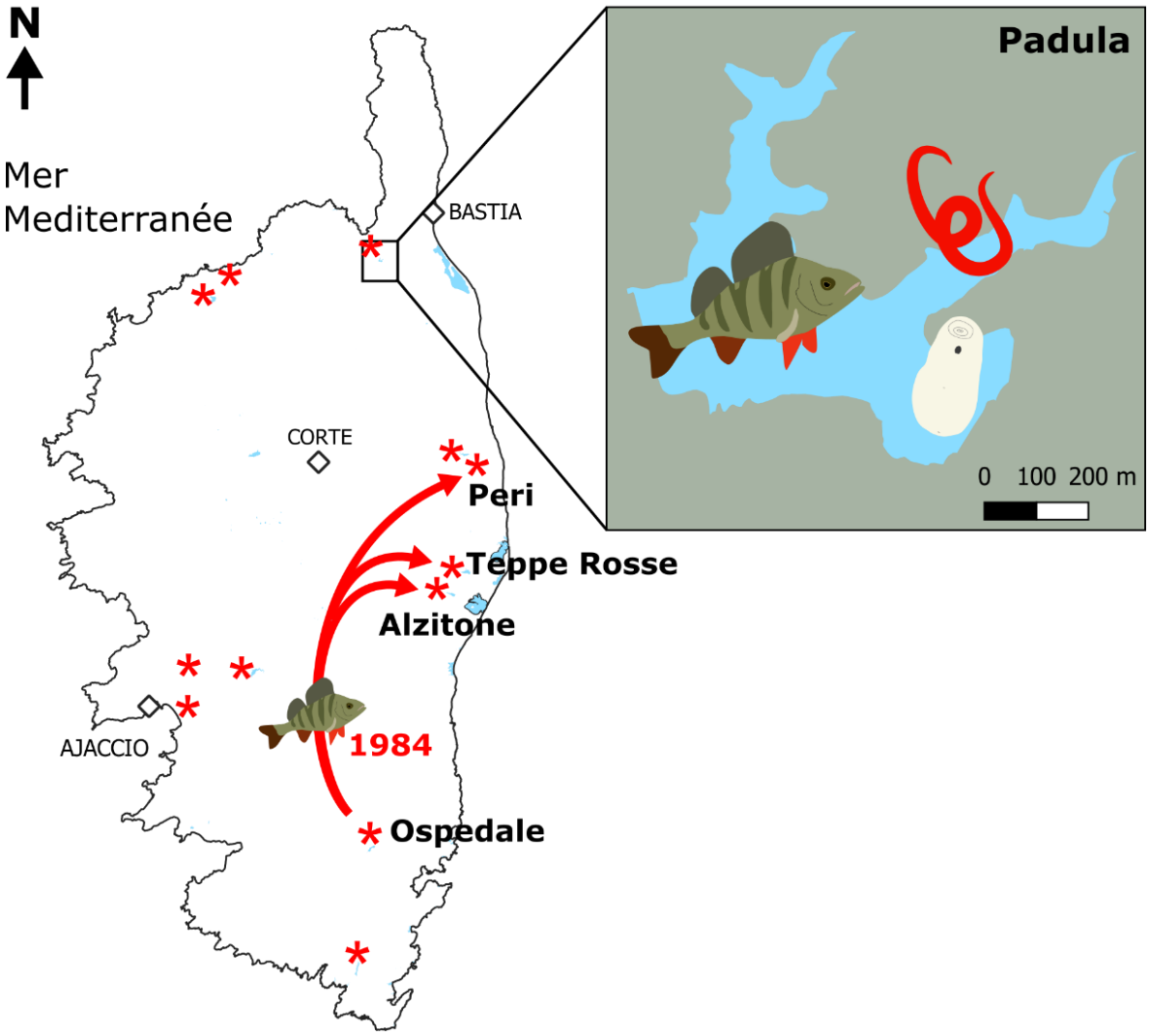


Figure 56. Résumé des données connues sur l'introduction et les transferts de *P. fluviatilis* en Corse. Les astérisques rouges correspondent aux retenues ou cours d'eau dans lesquels l'espèce a été signalée

5.1. Santé des écosystèmes

La perche *Perca fluviatilis* étant espèce non native dans les eaux douces de Corse, son introduction est susceptible de constituer une atteinte à la santé de l'écosystème. Outre la Corse, *P. fluviatilis* a été introduite dans des retenues au Portugal, dans des cours d'eau des Açores, dans des rivières catalanes, en Italie centrale et du sud, en Albanie, au Monténégro, en Sibérie, en Australie et en Nouvelle-Zélande. En Albanie (Bakiu et al. 2022), l'espèce présente un fort risque de devenir invasive, et elle est devenue dominante en termes de biomasse une trentaine d'année après son introduction dans le lac Skadar (Mrdak et al. 2018). Cette espèce semble capable d'impacter les réseaux trophiques dans les milieux dans lesquels elle est introduite. En effet, l'étude du régime alimentaire de *P. fluviatilis* dans son aire

d'introduction a montré qu'elle se nourrissait préférentiellement de poissons et d'insectes (Akin et al. 2011), ce qui pourrait impacter les peuplements piscicoles par la prédation et la compétition. L'étude *a priori* de son introduction dans le lac İznik (Turquie, Tarkan et al. 2023) a mis en évidence de potentiels effets de cascade sur le réseau trophique, dû à la prédation sur des espèces vulnérables, et qui pourraient altérer la structure des communautés et la dynamique de l'écosystème. Une probable compétition avec le prédateur supérieur actuel (*Silurus glanis*) a aussi été mise en évidence. En Australie, l'espèce a joué un rôle dans la disparition de poissons natifs, et elle est qualifiée de prédateur vorace et est, de plus, porteuse du virus de la nécrose hématopoïétique épizootique (Morgan et al. 2002 ; Furlan et Gleeson 2016).

L'impact potentiel de ce poisson sur les écosystèmes de Corse n'a pas été documenté (Pascal et al. 2006), et il parait important de se pencher sur les impacts que cette espèce pourrait avoir, notamment dans les quelques sites où elle est susceptible de côtoyer des espèces natives *e.g.*, la retenue de Codole dans laquelle vivent des *A. anguilla*. Ce risque s'applique également aux autres espèces prédatrices introduites en Corse, telles que le black-bass *M. salmoides* et le sandre *S. lucioperca*.

5.2. Santé animale

La présence de cette espèce présente également un risque lié aux parasites retrouvés chez *P. fluviatilis* est leur possible transfert vers d'autres espèces, qu'elles soient natives ou non. Dans les retenues de barrage où *S. trutta* et *P. fluviatilis* se sont côtoyées (Tolla, Ospedale), la truite n'a pas été observée depuis plusieurs années (*com. pers.* Fédération de pêche). *P. fluviatilis* semble pour le moment absente de la retenue de Calacuccia, où *S. trutta* forme une population ciblée par les pêcheurs récréatifs. Cependant, étant donné que *P. fluviatilis* tend à être dispersée de manière incontrôlée en dehors de tout programme officiel, il serait utile de continuer le suivi de ce plan d'eau afin de permettre une détection précoce de l'espèce dans le cas où elle y serait introduite dans le futur. *Eustrongylides* sp. et *C. complanatum*, les deux parasites recensés chez *P. fluviatilis*, impliquent plusieurs hôtes dans leur cycle de vie (Figure 57). De manière assez notable, *Eustrongylides* sp. peut utiliser *Atherina boyeri* comme second hôte intermédiaire, comme cela a été observé en Italie et en Turquie (Çolak 2013 ; Branciari et al. 2016 ; Guardone et al. 2021 ; Franceschini et al. 2022, 2023). Une attention devrait donc être portée à certaines zones d'aval des cours d'eau où *P. fluviatilis* a été signalée (*e.g.*, le cours

inférieur de la Gravona) et pourrait co-habiter avec *A. boyeri*, ce qui pourrait résulter en une facilitation du cycle du parasite. La surveillance des *S. trutta* est d'autant plus importante que l'espèce est la plus prisée en pêche récréative et qu'elle est un hôte compétent pour le Nematoda zoonotique *Eustrongylides* sp. présent en Corse (Kennedy et Lie 1976 ; Haugen et al. 2008).

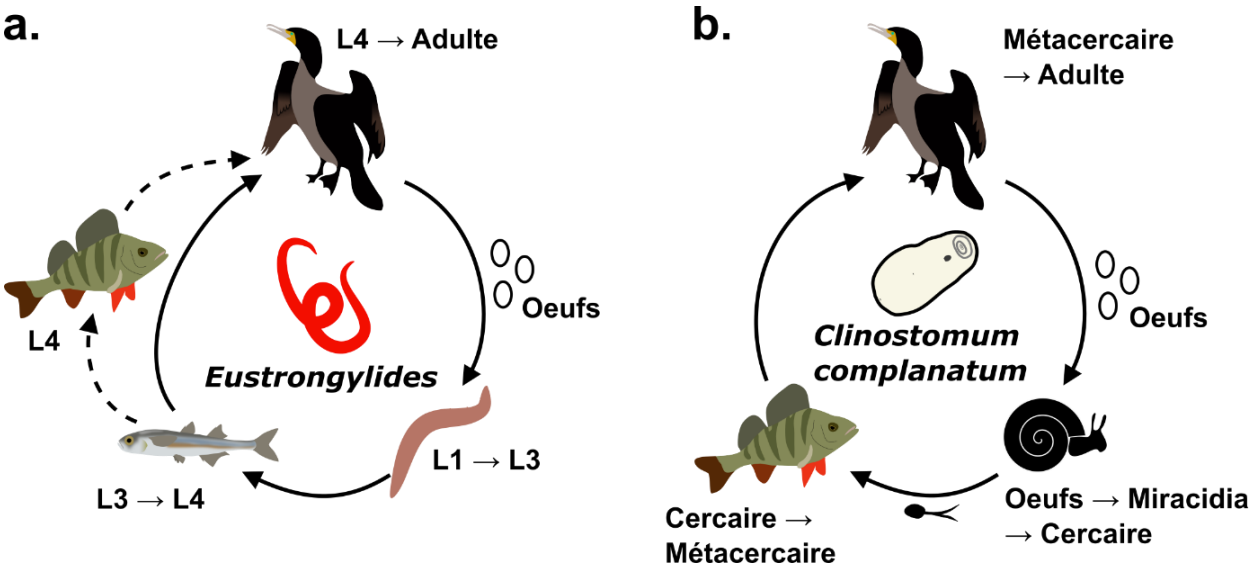


Figure 57. Cycle de vie a. d'*Eustrongylides* sp. et b. de *Clinostomum complanatum*. Le cycle d'*Eustrongylides* peut également inclure des amphibiens et des reptiles

Un autre point d'inquiétude lié à la présence de ces deux parasites en Corse est une éventuelle transmission aux amphibiens. Les représentants des genres *Eustrongylides* et *Clinostomum* sont connus pour utiliser un large spectre d'hôtes amphibiens : des Ranidae, Pipidae et Leptodactylidae (Vicente et al. 1995 ; Saglam et Arikan 2006 ; Bursey et Brooks 2010 ; Yildirimhan et al. 2012 ; León-Règagnon 2019) pour *Eustrongylides* et des Salamandridae, Bufonidae, Hylidae et Plethodontidae pour *Clinostomum* (McAllister 1990 ; Caffara et al. 2014 ; Calhoun et al. 2019). En Corse, sept espèces d'amphibiens sont rapportées : deux *Discoglossus* (Alytidae), le discoglosse Corse *Discoglossus montalentii* Lanza, Nascetti, Capula, and Bullini, 1984, considéré comme une espèce quasi-menacée par l'UICN (IUCN SSC Amphibian Specialist Group 2020), et le discoglosse sarde *Discoglossus sardus* Tschudi, 1837, le crapaud vert *Bufotes viridis* (Laurenti, 1768) (Bufonidae), la rainette verte *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) (Hylidae), la grenouille de Lessona *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) (Ranidae) et deux Salamandridae, l'euprocte de Corse *Euproctus montanus* (Savi, 1838) et la salamandre de Corse *Salamandra corsica* Savi, 1838. La totalité de ces espèces bénéficient d'une protection nationale, en accord avec l'arrêté du 8 janvier 2021 du

Code de l'Environnement (https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000043113964).

Tandis que les pathologies provoquées par *Eustrongylides* chez ses poissons hôtes ont déjà attiré l'attention des chercheurs et incluent une réaction inflammatoire aigüe avec une dégénérescence musculaire, des nécroses ainsi qu'une diminution de l'indice gonado-somatique et de la fécondité (Kaur et al. 2013 ; Dezfuli et al. 2015 ; Goncharov et al. 2018 ; Guagliardo et al. 2019 ; Honcharov et al. 2022a ; Youssefi et al. 2023), il y a actuellement un manque de connaissance de ses impacts potentiels sur la santé des amphibiens. Des effets pathologiques ont cependant été remarqués chez des serpents, qui se contaminent par l'ingestion de poissons porteurs du parasites (Sloboda et al. 2010) : Mihalca et al. (2007) ont observé des gonflements sous-cutanés et des nécroses du foie et de l'estomac chez la couleuvre tessellée *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768). Une hypotrophie musculaire et une fibroplasie ont également été notées (Bursey 1986), ainsi qu'un cas de mortalité associée à la présence des parasites (Lichtenfels et Lavies 1976). Ces cas pourraient laisser craindre pour la santé des deux espèces de serpents présentes en Corse, la couleuvre à collier corse *Natrix helvetica corsa* (Hecht, 1930) et la couleuvre verte et jaune *Hierophis viridiflavus* (Lacepède, 1789), qui ont été toutes les deux signalées aux abords de la retenue de Padula. De même que les amphibiens précédemment évoqués, ces serpents sont protégés par l'arrêté du 8 janvier 2021 du Code de l'Environnement, et *N. helvetica corsa* est considérée comme quasi-menacée à l'échelle régionale (Linossier et al. 2017).

Les pathologies causées par les représentants du genre *Clinostomum* chez les amphibiens sont mieux connues et ont été rapportées chez des organismes appartenant aux familles Ranidae et Ambystomidae (Densmore et Green 2007). Celles-ci incluent des dommages mécaniques provoqués par la localisation des larves enkystées proches des organes (foie, rate, système reproducteur), ce qui entrave la survie et la reproduction. Les clinostomiases sous-cutanées, intramusculaires et cœlomiques peuvent être à l'origine de nécroses et d'inflammation ; des effets sublétaux ont été constatés sur la croissance osseuse ; les dommages musculaires résultant de la présence des kystes peuvent causer des scolioses ; et la présence de kystes dans les yeux constitue une gêne pour la vision (Etges 1991 ; Miller et al. 2004 ; Perpiñán et al. 2010 ; Sinsch et al. 2021).

Les hôtes intermédiaires et paraténiques ne sont pas les seuls chez lesquels *Eustrongylides* et *Clinostomum* provoquent des pathologies. En effet, des effets pathogènes et des mortalités liées à *Eustrongylides* ont été rapportés chez plusieurs espèces d'hôtes définitifs oiseaux *e.g.*,

le grand héron *Ardea herodias* Linnaeus, 1758, la grande aigrette *Ardea alba* Linnaeus, 1758, l'aigrette neigeuse *Egretta thula* (Molina, 1782), le bihoreau gris *Nycticorax nycticorax* (Linnaeus, 1758), le héron strié *Butorides striata* (Linnaeus, 1758) et le grand cormoran *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758). Les symptômes incluent des lésions sévères et chroniques, des inflammations, ulcères et nécroses, une hyperémie, des perforations du ventricule, du proventricule, du foie, de l'intestin, de la muqueuse gastrique, voire des poumons, des hémorragies locales, lésions du foie, du péricarde, de la paroi abdominale et de l'intestin, une péritonite bactérienne, et une émaciation a été observée chez les adultes (Bowdish 1948 ; Locke 1961 ; Wiese et al. 1977 ; Roffe 1988 ; Spalding 1990 ; Spalding et Forrester 1993 ; Ziegler et al. 2000 ; Pinto et al. 2004 ; El-Dakhly et al. 2012 ; Caudill et al. 2014 ; Mazzone et al. 2019).

Pour ce qui est de *C. complanatum*, Shamsi et al. (2013) ont montré qu'une charge parasitaire élevée pouvait conduire, dans les tissus oraux de l'hôte oiseau, à une nécrose sévère et une inflammation aigue de l'épithélium et de la sous-muqueuse, avec une inflammation qui s'étend parfois jusqu'aux muscles adjacents.

Les hôtes oiseaux devraient être pris en compte dans un suivi éventuel d'*Eustrongylides* et de *C. complanatum* pour deux raisons : (1) trois espèces appartenant à des genres ou familles susceptibles de servir d'hôtes à l'un ou l'autre des parasites sont classés au niveau régional comme étant en danger (*A. purpurea*, *E. garzetta* et *N. ruffina*) parmi lesquels *A. purpurea* s'est vu attribué une priorité de conservation forte (Linossier et al. 2017), et (2) en raison de leur capacité à se déplacer facilement, ils pourraient être des vecteurs et contribuer à la dispersion des parasites. En Italie, Castiglione et al. (2023) ont émis l'hypothèse que *P. carbo* pouvait éventuellement avoir joué un rôle dans l'apparente expansion d'*Eustrongylides*. Une approche non-létale devrait être employée pour étudier les parasites de ces oiseaux, comme, par exemple, une détection moléculaire des œufs de parasites dans leur fèces.

5.3. Santé humaine

En plus d'être pathogènes pour leurs hôtes naturels, *Eustrongylides* sp. et *C. complanatum* sont des parasites zoonotiques. En effet, plusieurs cas humains ont été rapportés, majoritairement en Asie de l'Est (Japon et Corée du Sud) pour *C. complanatum* et Amérique du nord (Etats-Unis) pour *Eustrongylides* (Annexe 15). Les deux parasites sont acquis par l'Homme via la consommation de poissons crus ou vivants. Les infestations par

Eustrongylides en Amérique du Nord résultent de la consommation d'appâts de pêche vivants suite à des paris, ou de la consommation de sashimis préparés à base de poisson frais. Les symptômes incluent des douleurs abdominales intenses, ressemblant à une appendicite, des crampes abdominales, des ecchymoses dans le côlon, et la perforation de la paroi intestinale par le parasite (Guerin et al. 1982 ; Gunby 1982 ; Eberhard et al. 1989 ; Wittner et al. 1989 ; Narr et al. 1996). Les infestations par *C. complanatum* en Asie sont le résultat de la consommation de poissons d'eau douce ou saumâtre crus. Les symptômes de l'infestation par *Clinostomum* incluent des irritations, douleurs, sensations de corps étrangers et un inconfort dans le pharynx, de la toux et des douleurs à la déglutition (Isobe et al. 1994 ; Chung et al. 1995 ; Hara et al. 2014 ; Jung et al. 2015 ; Kim et al. 2019).

En raison de cette capacité à infester l'Homme, il serait nécessaire de surveiller ces deux parasites dans la retenue de Padula, d'autant plus que leurs prévalences pourraient changer au cours du temps, comme cela a été le cas dans le lac Trasimène en Italie (Franceschini et al. 2022). Lors de l'étude présentée ici, l'occurrence des parasites n'a pu être analysée que chez *P. fluviatilis*, mais il est important de noter que le pêcheur de loisir ayant fourni l'échantillon a également signalé des Nematoda dont la description correspond à *Eustrongylides* chez le sandre *S. lucioperca* dans le même plan d'eau. Il a également précisé ne pas avoir observé ces organismes chez les black-bass *M. salmoides*, ce qui mériterait d'être vérifié car cette espèce fait partie des hôtes connus d'*Eustrongylides* (Menconi et al. 2020 ; Branciari et al. 2016).

En résumé, par leur caractère zoonotique et leur présence chez des espèces consommées par l'Homme, *C. complanatum* et *Eustrongylides* font peser un risque sur la santé humaine. Leur pathogénicité vis-à-vis des amphibiens et/ou des serpents est un problème de santé de la faune sauvage dans l'éventualité d'une transmission aux amphibiens ou serpents natifs, de même que leur pathogénicité vis-à-vis de leur hôte définitif oiseau. Il n'est pas à exclure que ces parasites puissent être rapidement dispersés dans un grand nombre de cours d'eau et plans d'eau de l'île par l'intermédiaire des oiseaux piscivores, ou par des transferts incontrôlés de poissons par les pêcheurs de loisir. De plus, la présence de ces parasites pourrait impacter l'activité de pêche récréative dans le plan d'eau concerné en diminuant l'attractivité de ces poissons pour les pêcheurs, les Nematoda du genre *Eustrongylides* étant très visibles dans les muscles des poissons. Le cas de *P. fluviatilis* et de ses parasites en Corse est ainsi une illustration de l'importance de l'approche One Health (Figure 58) et de la nécessité de s'intéresser à la fois aux hôtes intermédiaires et définitifs des parasites et aux potentiels impacts sur les différents organismes peuplant les écosystèmes, l'Homme y compris.

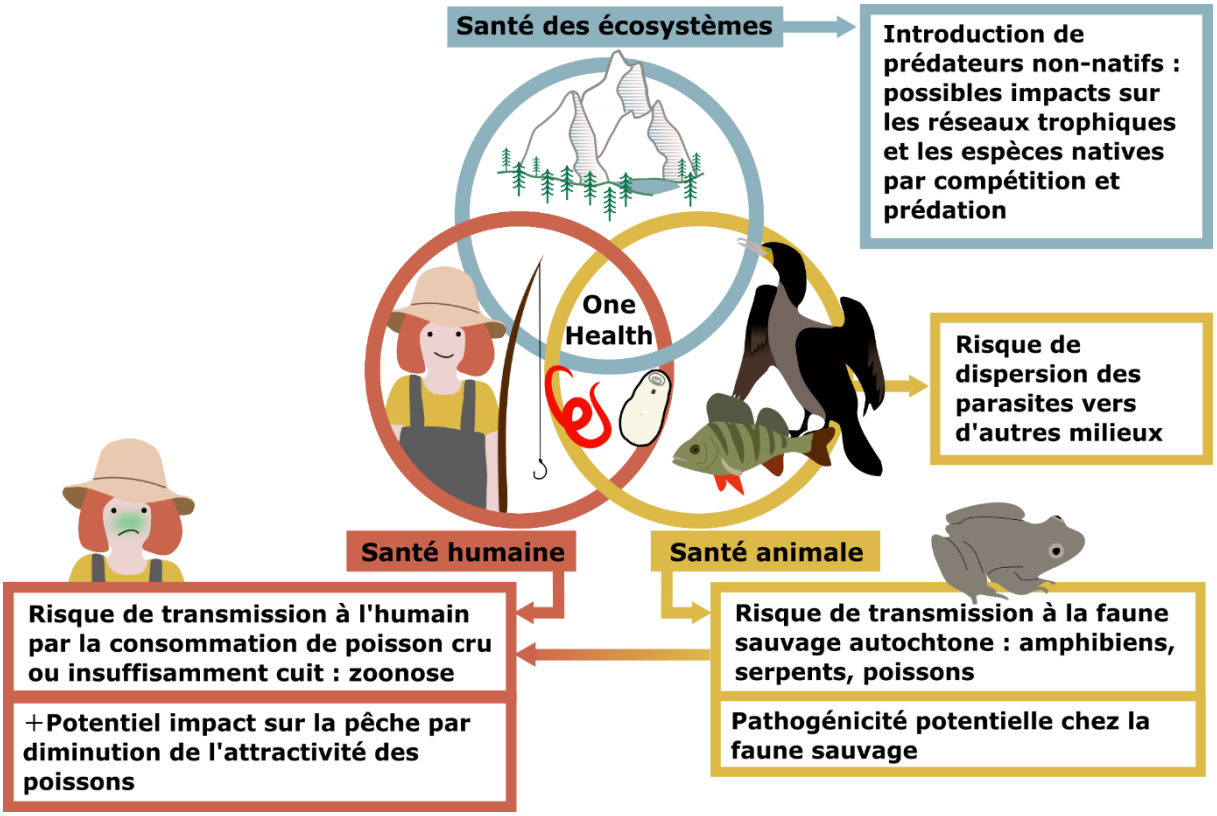


Figure 58. Résumé des conséquences potentielles de l'introduction de *P. fluviatilis* en Corse et de la présence de ses parasites zoonotiques

6. Nécessité d'une taxonomie claire des hôtes pour l'étude des parasites

Pour étudier les parasites, il est nécessaire de connaître leur hôte, et d'en avoir une identification à l'espèce fiable. La présence d'espèces cryptiques constitue donc un frein à l'attribution correcte d'un parasite à son hôte. En effet, les espèces cryptiques correspondent à des espèces distinctes (isolées sur le plan de la reproduction) mais considérées comme appartenant à la même espèce en raison de l'absence de caractères morphologiques permettant de les discriminer (Bickford et al. 2007 ; Struck et al. 2018). Plus précisément, il y a deux types d'espèces cryptiques : les espèces cryptiques au sens strict qui ne présentent aucune différence morphologique, et les espèces pseudo-cryptiques ou négligées, qui partagent un même nom d'espèce mais présentent des différences morphologiques (Chenuil et al. 2019). L'histoire scientifique, la biogéographie et les traits biologiques sont parmi les paramètres capables d'influencer l'abondance des espèces cryptiques dans un taxon : les espèces décrites tôt dans l'histoire ont une plus forte probabilité de contenir des espèces cryptiques, de même

que les espèces présentant une large répartition géographique (Cahill et al. 2023). C'est par exemple le cas des vairons du genre *Phoxinus* : *Phoxinus phoxinus* a été décrit par Linné au milieu du 18ème siècle (Linné 1758) (originellement sous le nom *Cyprinus phoxinus*) et a longtemps été considéré comme la seule espèce dans son aire de répartition qui s'étend sur l'Eurasie. En réalité, les vairons du genre *Phoxinus* sont des espèces cryptiques (Kottelat 2007 ; Palandačić et al. 2017 ; Corral-Lou et al. 2019 ; Denys et al. 2020), dont la diagnose est très difficile sur le terrain (Bianco 2014), excepté en période de reproduction lorsque les individus matures arborent leur livrée nuptiale (Denys et al. 2020). La diversité totale de ce genre reste encore à découvrir car l'attention qui lui est portée n'a augmenté qu'à partir de ces 15 dernières années, et son exploration à l'aide des outils moléculaire est toujours en cours (*e.g.*, Palandačić et al. 2015, 2017 ; Bogutskaya et al. 2020, 2023 ; Denys et al. 2020 ; Turan et al. 2023 ; Kusznierz et al. 2023 ; Bayçelebi et al. 2024). De plus, la compréhension de la taxonomie de ce genre est confrontée à une complexité supplémentaire due aux introductions dont ces poissons font l'objet en raison de leur utilisation comme appât pour la pêche au vif (Corral-Lou et al. 2019 ; Palandačić et al. 2020, 2022 ; De Santis et al. 2021).

En conséquence de la durée de la confusion sur la taxonomie des *Phoxinus*, de très nombreuses études menées sur la biologie et l'écologie de ces poissons indiquent de manière erronée *P. phoxinus* comme sujet d'étude. Des espèces de parasites ont été signalées chez *P. phoxinus* jusqu'en Russie et Mongolie (*e.g.*, Ergens et Dulmaa 1967 ; Dorovskikh et Stepanov 2008 ; Boutorina et Reznik 2015 ; Lumme et al. 2017), alors que l'on sait aujourd'hui que cet hôte n'est présent que dans les bassins du Rhin, de la Meuse, de la Seine et de la Tamise, où il est natif, et en Irlande (et désormais en Corse) où il a été introduit.

Suite à la réattribution des espèces d'hôtes *Phoxinus* réalisée avec la checklist des parasites de ce genre, il a été possible de réestimer la diversité des parasites signalés chez les différentes espèces de vairon en évitant de surestimer celle attribuée à *P. phoxinus*. Parmi les espèces réattribuées, *Phoxinus* sp. 7 *sensu* Palandačić et al. 2017 (Europe du Nord) et *P. phoxinus* sont celles ayant fait l'objet du plus grand nombre d'études parasitologiques, et celles pour lesquelles la plus grande diversité de parasites est connue. Une diversité non-négligeable a été signalée chez *P. septimaniae* et *P. ujmonensis* malgré le faible nombre d'études menées sur ces espèces (20 parasites pour 2 études et 12 parasites pour 3 études, respectivement) (Ergens and Dulmaa 1967 ; Le Brun et al. 1988 ; Lumme et al. 2017 ; Lebedeva et al. 2021 ; Cruz et al. 2022). Ce travail a aussi permis de mettre en évidence les déficits dans la connaissance de la parasitofaune de nombreuses espèces de *Phoxinus* : la plupart des études ont été conduites

dans le nord de l'Europe, c'est-à-dire dans les aires de répartition des espèces citées précédemment, et comparativement peu d'études ont été menées dans le centre et le sud de l'Europe. Peu de parasites ont à priori été signalés chez *P. marsilii, P. csikii, P. cf. morella* et *P. lumaireul*, et aucune étude n'a été trouvée pour plusieurs espèces récemment décrites ou confirmées en Europe et en Asie, *e.g., P. abanticus, P. bigerri, P. colchicus, P. karsticus* et *P. tumensis*. Une taxonomie claire des hôtes est donc primordiale pour mettre en évidence les connaissances restant à acquérir concernant leurs parasites. De plus, attribuer un parasite à son hôte peut avoir de l'importance du point de vue de la santé animale, de l'étude des voies de dispersions des espèces, et de la conservation d'espèces.

Au cours de la thèse présentée ici, il a été nécessaire d'identifier moléculairement les espèces de vairons présentes en Corse, car il s'agit d'espèces introduites en dehors de tout programme officiel, et dont l'origine n'était donc pas connue. Cette étape était indispensable à l'attribution des parasites à leur hôte de manière adéquate. Les larves de Digenea provoquant la maladie des points noirs n'ont pas été observées chez *P. septimaniae*. Ce constat pourrait être liée au faible nombre d'individus analysés pour cette espèce plutôt qu'à une absence réelle dans cette population, d'autant plus que le parasite suspecté, *P. cuticola* est généraliste et a été rapporté sur une grande diversité d'hôtes (Shukhgalter et Chukalova 2002 ; Ondračková et al. 2004a, b, c ; Zrnčić et al. 2009 ; Cech et al. 2021). Cependant, seul un faible nombre de *Gyrodactylus* a pu être caractérisé moléculairement (sans trouver de correspondance dans les bases de données moléculaires). Sur les quatre clusters de séquences obtenus pour les *Gyrodactylus*, deux avaient des représentants à la fois chez *P. phoxinus* et *P. dragarum*, et deux autres n'ont été détectés que chez *P. dragarum*. Analyser moléculairement un plus grand nombre de *Gyrodactylus* pourrait permettre de détecter un plus grand nombre d'espèces, notamment chez les hôtes pour lesquels les échantillons étaient relativement réduits (*P. csikii* et *P. septimaniae*). On pourrait s'attendre à mettre en évidence des préférences de certains *Gyrodactylus* vers certains *Phoxinus*. En effet, ce genre est extrêmement diversifié, comprenant à la fois des espèces généralistes et une proportion estimée de 30 % de spécialistes n'infestant qu'une seule espèce d'hôte (Bakke et al. 1992, 2007 ; Harris et al. 2004).

Les vairons du genre *Phoxinus* ne sont pas les seuls poissons chez lesquels la taxonomie est revisitée et permets de décrire des espèces nouvelles jusque-là cryptiques. Par exemple, les brochets (genre *Esox*) étaient considérés par défaut comme *Esox lucius* Linnaeus, 1758 en Europe, jusqu'au début du 20ème siècle (Nilsson et al. 2008) et à la description de deux nouvelles espèces, une endémique d'Italie, le brochet italien *Esox cisalpinus* Bianco &

Delmastro, 2011 (Bianco et Delmastro 2011 ; Lucentini et al. 2011) et le brochet aquitain, *Esox aquitanicus* Denys, Dettai, Persat, Hautecœur & Keith, 2014, endémique du sud de la France (Denys et al. 2014, 2018). De même, de nombreuses espèces de goujons *Gobio* spp. ont été décrites en Europe à partir des années 2000, et trois ont pu être confirmées en France par une approche de taxonomie intégrative (Denys 2015) : le goujon *G. gobio*, qui a longtemps été considéré comme une espèce très polymorphe, le goujon occitan *G. occitaniae* et le goujon de l'Adour *Gobio lozanoi* Doadrio & Madeira, 2004. Il est très probable que l'éclaircissement de la taxonomie de ces poissons profitera aux études parasitologiques menées dans le futur sur ces taxons. Dans le cas où des espèces non distinguables sur critères morphologiques se côtoient dans un même milieu, il apparait comme indispensable de procéder à une identification moléculaire afin d'éviter une attribution erronée d'un parasite à un hôte incorrectement identifié.

7. Apport de l'étude des parasites pour la biologie des invasions

L'étude des parasites peut être utilisée comme un outil de conservation, notamment afin de répondre à des problématiques de biologie des invasions. En effet, s'intéresser aux parasites peut permettre de clarifier l'historique de l'introduction ou de migration de leur hôte, d'identifier leur origine et de retracer leur route de dispersion (Whiteman and Parker 2005 ; Nieberding et Olivieri 2007 ; Gagne et al. 2022).

Dans le cadre de l'étude des vairons du genre *Phoxinus* en Corse, l'étude simultanée des hôtes et de leur *Gyrodactylus* a permis de retracer des voies secondaires de dispersion que l'identification des hôtes seuls ne permettait pas de mettre en évidence. L'identification des *Phoxinus* a permis de détecter la présence de quatre espèces dans l'île (*P. phoxinus*, *P. csikii*, *P. septimaniae* et *P. dragarum*) et l'analyse de leurs réseaux d'haplotypes a révélé leurs voies d'introduction primaires (1) par l'importation d'appâts pour la pêche au vif depuis un grossiste en France continentale pour *P. phoxinus* et *P. csikii* et (2) probablement via les pêcheurs récréatifs qui emportent leurs vifs depuis le sud de la France pour *P. dragarum* et *P. septimaniae*. L'étude des *Gyrodactylus* a ensuite permit d'émettre des hypothèses sur les voies de dispersion secondaires, entre bassins versants de Corse. La construction d'un arbre phylogénétique basé sur l'*ITS2* a révélé la présence de quatre clusters correspondant

certainement à quatre espèces distinctes. Deux haplotypes de *Gyrodactylus* étaient partagés entre *P. phoxinus* dans le bassin du Golo et *P. dragarum* dans le bassin du Tavignano et du Fium'Orbo (et de l'Abatesco pour l'un d'entre eux). *P. dragarum* n'ayant pas été détecté dans le bassin du Golo, l'hypothèse proposée pour expliquer ce partage d'haplotype est celle d'une dispersion secondaire du Golo vers le Tavignano par l'intermédiaire de pêcheurs de loisir transportant leurs vifs entre les bassins, d'un site de pêche à un autre. *P. phoxinus* n'ayant pas été observé dans le Fium'Orbo, la suite d'évènement la plus probable est un premier transfert de *P. phoxinus* du Golo vers le Tavignano suivie d'un second transfert de *P. dragarum* du Tavignano vers le Fium'Orbo (Chapitre 4.2, Figure 34).

L'étude présentée ici est donc une illustration supplémentaire de l'utilité des parasites comme marqueurs de processus concernant leurs hôtes. Dans ce cas particulier, il s'agit de transferts interbassins à l'échelle régionale, résultant de l'utilisation des *Phoxinus* comme appâts pour la pêche au vif de la truite *S. trutta*. Cette étude permet d'apporter des informations supplémentaires sur la composition des peuplements piscicoles et les voies de dispersions secondaires d'espèces introduites, dans une île méditerranéenne où ces peuplements sont le fruit de vagues successives d'introductions d'espèces.

Ce n'est pas la première fois que les parasites sont utilisés comme marqueurs des processus d'introduction de leur hôte. Par exemple, en Russie, Reshetnikov et al. (2011, 2017) ont utilisé l'occurrence de *Nippotaenia perccotti*, un Cestoda du dormeur de l'Amour *Perccottus glenii* (Odontobutidae), comme marqueurs de la cause de l'introduction de son hôte dans différentes localités *i.e.* pour déterminer si *P. glenii* a été introduit via l'aquariophilie ou via les fermes aquacoles car le cycle de vie complexe de ce parasite ne peut pas se réaliser en aquarium. Les Monogenea en particulier se sont déjà montrés prometteurs pour explorer ces problématiques. Kmentová et al. (2019) ont utilisé la morphométrie des structures sclérifiées de *K. limnothrissae* comme marqueur du sous-bassin d'origine de *L. miodon*, un Clupeidae originaire du lac Tanganyika et introduit dans le lac Kariba (Zimbabwe). En Belgique, l'absence de *G. proterorhini* chez le gobie à tache noire *N. melanostomus* a été considérée comme un indice de sa voie d'introduction : la translocation soudaine et le changement brutal de salinité pouvant survenir avec un transport par les eaux de ballast pourrait avoir débarrassé les poissons de leurs Monogenea ; et les stades juvéniles planctoniques, rarement infestés, ont une plus forte probabilité que les adultes d'être capturés lors de la prise d'eau de ballast (Mombaerts et al. 2014 ; Huyse et al. 2015). En dehors du cadre des introductions d'espèces, les parasites peuvent permettre d'acquérir des informations sur la biogéographie de leurs hôtes.

Par exemple, Šimková et al. (2022) ont pu mettre en évidence des contacts entre les Leuciscidae d'Amérique du Nord et d'Europe en reconstruisant la phylogénie de leurs *Dactylogyrus*.

Plusieurs études se sont intéressées aux caractéristiques qui font des parasites des marqueurs utiles dans la reconstruction des mouvements de leur hôte. En effet, il a été montré que les parasites ayant une spécificité élevée sont les plus susceptibles d'avoir connu des évènements démographiques communs avec leur hôte (Nieberding et al. 2004 ; Nieberding and Olivieri 2007). Les cycles biologiques jouent également un rôle, avec la présence ou l'absence d'hôte intermédiaire et de stade libre influant sur la force de l'interaction hôte-parasite (Page 2003 ; Clayton and Johnson 2003 ; Charleston et Perkins 2006 ; Nieberding et Olivieri 2007). Pour cette raison, les Monogenea, qui présentent souvent une forte association avec leur hôte, un cycle de vie direct (Figure 59) et une transmission directe, sont des marqueurs intéressants pour l'étude de l'introduction, de la dispersion, de la biogéographie et de l'histoire évolutive de leur hôte poisson (*e.g.*, Pariselle et al. 2011 ; Lumme et al. 2016 ; Kmentová et al. 2019 ; Benovics et al. 2020 ; Šimková et al. 2022 ; Rahmouni et al. 2023).

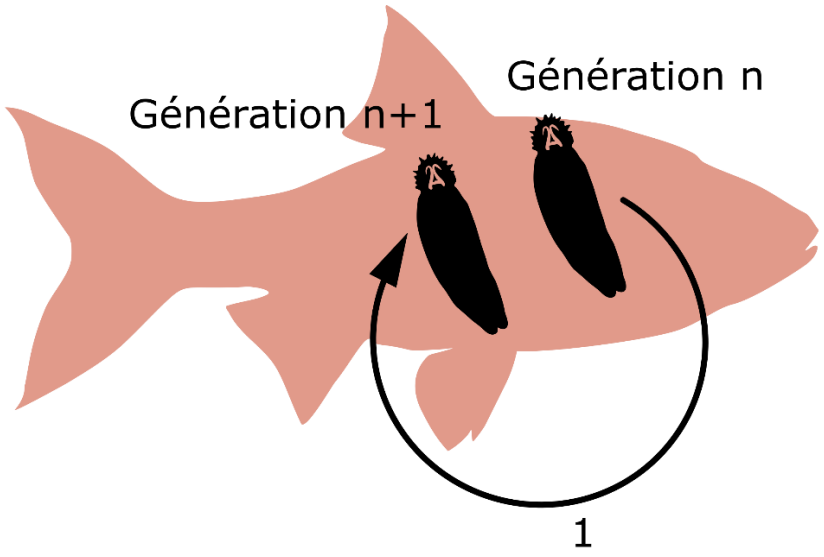


Figure 59. Cycle direct des Gyrodactylidae, exemple des Gyrodactylidae vivipares. Les Gyrodactylidae vivipares présentent cette particularité que le stade œuf est absent, l'individu parent donnant naissance à un adulte pleinement développé. La transmission de ce parasite intervient en même temps que sa naissance (1), avec l'attachement de la génération n+1 successivement à l'aide des sécrétions de ses glandes céphaliques puis de son hapteur (Bakke et al. 2007). Ces parasites sont connus pour pouvoir se transmettre très rapidemment lors d'un contact entre deux hôtes poissons, mais à ne pas tenter le transfert lorsqu'ils sont en conditions optimales (Bakke et al. 2007)

La biologie des invasions n'est en outre pas le seul domaine dans lequel l'étude des parasites peut apporter un éclairage. Ils sont fréquemment employés comme marqueurs des structures

de population et de composition des stocks pour les pêcheries (Timi et Buchmann 2023). D'après Gagne et al. (2022), celle-ci peut également fournir des informations précieuses sur diverses menaces, dans le cadre de la biologie de la conservation : la surexploitation *e.g.* la surpêche, par l'identification des stocks de poissons marins, l'origine de poissons diadromes, ou l'identification de prises illégales (*e.g.*, Margolis 1993 ; Mackenzie 2002 ; Criscione et al. 2006 ; Timi 2007 ; Lester et Moore 2015) ; ils peuvent se révéler indicateurs du succès des aires marines protégées (Timi et Buchmann 2023), dans lesquelles les abondances, prévalences et diversités parasitaires chez les poissons tendent fréquemment à augmenter (*e.g.*, Sasal et al. 1996, 2004 ; Bartoli et al. 2005) ; la fragmentation et la perte d'habitat, en utilisant la génétique des parasites comme des marqueurs de connectivité (*e.g.*, Biek et al. 2006 ; Speer et al. 2019) ; et le changement climatique, par la capacité des parasites à être des indicateurs de dégradation de l'environnement. En effet, les parasites, notamment à cycle de vie complexe peuvent se montrer sensibles aux variations des paramètres environnementaux (*e.g.*, Lafferty 1997 ; Lafferty et Kuris 1999 ; Marcogliese 2005, 2023).

Conclusions et Perspectives

La thèse présentée ici a permis l'acquisition de connaissances nouvelles concernant les parasites de la faune piscicole introduite et native en Corse, en s'intéressant particulièrement à deux espèces natives, l'anguille d'Europe *Anguilla anguilla* et la truite *Salmo trutta,* et à deux espèces ou groupes d'espèces introduites : les vairons du genre *Phoxinus* et la perche *Perca fluviatilis.* Elle a permis également de fournir des informations sur les parasites de la blennie fluviatile *Salariopsis fluviatilis*, de l'athérine *Atherina boyeri,* des goujons *Gobio* spp.*,* et du chevaine *Squalius cephalus*.

De manière générale, les études conduites sur les poissons de Corse, natifs comme introduits, ont montré que la diversité parasitaire de ces derniers tend à être faible sur l'île. Au niveau des espèces natives, l'anguille d'Europe et la truite semblent héberger moins de parasites que ce qui a été décrit dans le reste de leur aire de répartition. De même, pour ce qui est des espèces natives, les vairons présentent une diversité plutôt faible par rapport à leurs conspécifiques continentaux. Malgré cette diversité relativement faible, des points d'intérêts ont pu être mis en évidence avec l'étude de parasites invasifs et de parasites zoonotiques. Il serait intéressant d'accorder de l'attention aux milieux aquatiques (dulçaquicole et saumâtres) dans d'autres régions insulaires de Méditerranée *e.g.*, en Sardaigne, en Sicile, aux Baléares, dans les îles Grecques, à Chypre et à Malte. S'intéresser aux parasites des poissons natifs et non-natifs de ces régions permettrait de savoir si les communautés observées en Corse sont similaires à celles des autres îles de Méditerranée. Le cas de la Sicile serait également intéressant car sa superficie est supérieure à celle de la Corse et elle est géographiquement plus proche de la côte d'Europe continentale. La parasitofaune des poissons d'eau douce de Sicile présenterait-elle plus de similitudes avec celle du milieu continental ou d'autres milieux insulaires ?

Le volet dédié à l'anguille *A. anguilla* de la thèse présentée ici a concouru au recensement de 19 espèces de macroparasites Metazoa dans les lagunes de la Plaine Orientale (Biguglia et Urbino) et dans les cours d'eau de l'île. Les parasites des anguilles vivant en eau douce ont été étudiés en Corse pour la première fois. Les analyses effectuées indiquent une influence de l'habitat de l'hôte (notamment la salinité), de la saison et de certains paramètres biotiques (âge et stade d'argenture) sur la composition des communautés de parasites de l'anguille. Cette étude a également révélé le maintien et l'augmentation de la prévalence et de l'abondance de trois espèces invasives dans la lagune de Bigulia, les Monogenea *P. bini* et *P. anguillae* et le Nematoda *A. crassus*, qui est l'un des facteurs fréquemment présentés comme participant au déclin d'*A. anguilla*. Ce parasite a été trouvé dans la totalité des sites étudiés, d'eau douce comme saumâtres, et il apparaît donc nécessaire d'assurer son suivi. Cependant, au vu de l'état

des stocks d'*A. anguilla* et de la fragilité de la ressource, considérée comme étant en danger critique d'extinction pour l'UICN, il ne paraît ni réaliste ni souhaitable de continuer à sacrifier des individus pour évaluer les paramètres de cette infestation. Il est donc urgent de mettre en place des méthodes non-létales pour assurer le suivi des parasites problématiques. A cette fin, différents types de méthodes peuvent être envisagées. Plusieurs approches d'imagerie ont été testées : Beregi et al. (1998) et Székely et al. (2005) ont utilisé une méthode de radiodiagnostic par rayons X pour détecter les dommages causés sur la vessie natatoire et la présence du parasite, qui est cependant limitée par la qualité des images et le fait que les dommages de la vessie natatoire peuvent être causés par d'autres facteurs que le parasite. Székely et al. (2004) ont utilisé de la tomographie assistée par ordinateur, qui a permis de fournir des informations sur la structure interne, la teneur en air, l'épaisseur de la paroi de la vessie natatoire et la quantité d'individus d'*A. crassus* présents. Un désavantage de cette méthode est son incapacité à déterminer la quantité et la position des parasites dans la vessie natatoire lorsque celle-ci est entièrement remplie de parasite ou qu'elle ne contient plus d'air en raison de l'épaississement de la paroi. Frisch et al. (2016) ont testé une approche d'échographie, qui n'a pas produit de résultats satisfaisants car elle n'a pas permis de faire la distinction entre les infestation légères et l'absence de parasites, et nécessitait en outre l'euthanasie des individus. Une autre approche envisagée a été la détection des œufs du parasite dans les fèces. Une première méthode de détection par coloration par merthiolate-iode-formaline a été testée par Shin et Chen (2000), mais sa sensibilité n'était pas suffisante. Deux autres tentatives ont été basée sur la détection par PCR de l'ADN du parasite dans les fèces récupérées grâce à un massage abdominal effectué sous anesthésie : Jousseaume et al. (2021) ont été confrontés à la faible qualité de l'ADN dégradé présent dans les fèces, difficulté surmontable par l'utilisation simultanée de plusieurs marqueurs ; et De Noia et al. (2022) ont testé deux protocoles d'extraction de l'ADN, dont un adapté au travail de terrain. Cette méthode présente le désavantage de limiter la détection du parasite, qui n'est possible que dans l'hôte final, et pendant la période de libération des œufs (qui passent par le système digestif de l'hôte).

L'étude des *Gyrodactylus* de la truite *S. trutta* dans les sites de réserve de Veraculongu et Calderamolla a montré le maintien du parasite chez les truites d'intérêt patrimonial depuis la dernière étude menée en 2016. La détermination moléculaire d'une faible quantité de *Gyrodactylus* a permis de mettre en lumière la présence de *G. teuchis* en Corse. Un échantillonnage de *Gyrodactylus* chez *S. trutta* couvrant la majorité des bassins versants de Corse, à la fois dans des sites de réserves et dans des sites plus accessibles (*e.g.* le Fium'Orbo

à Ghisonaccia, la Tartagine à Castifao ou la Restonica en amont de Corte) permettrait d'obtenir une vision plus large de la diversité de ce genre chez les *S. trutta*, d'autant plus que de nombreuses séquences sont disponibles dans les bases de données moléculaires (*e.g.* Genbank) pour ces parasites chez *S. trutta*. Il serait également intéressant d'obtenir des données sur la lignée de l'hôte, plusieurs étant présentes en Corse, afin de détecter une éventuelle préférence de certains *Gyrodactylus* envers certaines souches de *S. trutta* dans l'île. Afin d'éviter le sacrifice d'individus de cette espèce d'intérêt patrimonial, il est souhaitable de mettre en place le prélèvement des *Gyrodactylus* par une méthode de raclage, qui permet de relâcher immédiatement le poisson vivant.

Les vairons du genre *Phoxinus* sont très certainement les poissons introduits les plus répandus et les plus abondants dans les cours d'eau de Corse.

Il s'est avéré que quatre espèces de vairons du genre *Phoxinus* ont été introduites en Corse. L'arrivée de *Phoxinus phoxinus, Phoxinus csikii, Phoxinus septimaniae* et *Phoxinus dragarum* est très certainement le résultat de leur utilisation comme appâts dans le cadre de la pêche au vif de la truite *S. trutta*. Cette étude a permis de signaler pour la première fois en Corse la présence de *P. csikii* et *P. septimaniae*. L'absence de signalement de ces espèces malgré les pêches de suivi piscicole annuelles menées par l'OFB est le résultat du fait que ces espèces sont cryptiques et qu'une identification fiable n'est possible que durant leur période de reproduction (*i.e.* lorsque les individus arborent leur livrée nuptiale). Le travail mené au cours de cette étude a permis de proposer des voies d'introduction primaires et secondaires pour ces poissons en utilisant notamment la présence de certains parasites. Il a été montré que ces espèces pourraient héberger jusqu'à 9 espèces de parasites en Corse, et qu'il y a un besoin d'étudier plus en détails les *Gyrodactylus* dans le but de mieux évaluer la richesse parasitaire globale de ces poissons. La production de la checklist des parasites signalés chez les poissons du genre *Phoxinus* en Eurasie a contribué à montrer que les vairons introduits en Corse n'hébergeaient qu'une fraction de la diversité parasitaire à laquelle il aurait été possible de s'attendre. Ce travail a de plus permis, au travers de la réassignation des parasites à leur hôte le plus probable et de mettre en évidence des lacunes dans la connaissance de la parasitofaune de nombreuses espèces de *Phoxinus*. Ainsi, il serait intéressant dans les années à venir d'accorder de l'intérêt à ces espèces de vairons jusqu'à présent délaissées (e.g., *Phoxinus abanticus, Phoxinus, bigerri, Phoxinus grumi, Phoxinus isetensis, Phoxinus karsticus,* et de nombreuses autres). La checklist produite dans le cadre de ce travail pourra servir de point de référence pour de futures comparaisons et analyses.

Les conséquences de l'introduction des vairons du genre *Phoxinus* dans les cours d'eau de Corse ne sont pas encore complétement connues. Cependant, ailleurs en Europe, il a été montré que la compétition pour l'alimentation résultant du chevauchement trophique entre ces espèces et les jeunes *S. trutta* pourrait aboutir à une diminution du recrutement et des taux de croissance de ces dernières. Pour cette raison, il serait intéressant de comparer le régime alimentaire des vairons et de la truite en Corse, particulièrement dans les localités dans lesquelles les deux espèces se cotoîent, afin de détecter une éventuelle compétition trophique. Il parait également primordial d'intégrer aux futurs plans de gestion la nécessité d'éviter toute future introduction de *Phoxinus* dans les eaux douces des îles méditerranéennes, tout particulièrement dans celles qui en semble encore dépourvues (*e.g.* Sardaigne, Sicile, Orrù et al. 2010 ; Marrone and Naselli-Flores 2015). Une interdiction de la pêche au vif à l'échelle européenne pourrait être un outil pour éviter la dispersion de ces poissons, étant donné que la pêche récréative semble en être la principale cause. Les métacercaires enkystées de *P. cuticola* retrouvées principalement chez *Phoxinus* spp. devraient faire l'objet d'un suivi en raison du risque d'impact sur les alevins, notamment les truitelles.

L'étude d'individus de *Perca fluviatilis* a permis de mettre en évidence la présence dans un plan d'eau qui héberge une activité de pêche de loisir (retenue de Padula) la présence de deux parasites zoonotiques chez ce poisson prisé par les pêcheurs récréatifs : le Nematoda *Eustrongylides* et le Digenea *Clinostomum complanatum*. Il s'agit du premier signalement de ces parasites non seulement en Corse, mais plus généralement en France. Pour les deux parasites, la prévalence d'infestation de *P. fluviatilis* était parmi les plus élevées observées en Europe. Les Nematoda du genre *Eustrongylides* et le Digenea *Clinostomum complanatum* ont tous les deux fait l'objet de rapports médicaux concernant des cas humains liés à la consommation de poissons crus ou vivants. Il serait souhaitable d'étendre l'étude des parasites de *P. fluviatilis* aux cours d'eau et retenues de barrage où cette espèce est signalée, en ciblant prioritairement les milieux prisés pour la pêche récréative afin d'être en mesure de communiquer aux usagers un potentiel risque en termes de santé humaine lié à la présence de parasites zoonotiques tels que *C. complanatum* et *Eustrongylides* sp.. Pour cette raison, approfondir les analyses au minimum sur la retenue de Padula en incluant un plus grand nombre d'individus dans les analyses et en élargissant aux autres espèces présentes dans le lac (*S. lucioperca, M. salmoides* et *S. erythrophthalmus* notamment) permettrait d'acquérir une vision plus complète des parasites présents dans ce milieu, et des potentielles voies d'infestation vers l'Homme. *P. fluviatilis* et *S. lucioperca* sont deux espèces prisées par les

pêcheurs de loisir pour la qualité de leur chair (Fleury and Le Mesle 2022), et à la fois la population locale et les touristes devraient être informés sur la nécessité d'éviter la consommation de poisson cru pêché dans une zone où des parasites zoonotiques sont présents. La consommation de poisson frais cru n'est pas une pratique courante en Corse, mais d'après Menconi et al. (2020a) *P. fluviatilis* est consommée cru et marinée dans le nord de l'Italie, sous la dénomination *carpaccio di pesce persico*. En outre, ces parasites ayant été signalés chez certains reptiles et amphibiens dans d'autres régions, il paraîtrait judicieux d'accorder de l'attention à ces organismes afin de savoir si une transmission a pu avoir lieu. Enfin, les oiseaux piscivores jouant le rôle d'hôte définitif dans le cycle de vie de *Clinostomum complanatum* comme d'*Eustrongylides* sp., il serait intéressant de tenter de détecter ces parasites chez ces organismes. La recherche de leurs œufs dans les fécès des oiseaux piscivores permettrait certainement d'apporter un éclairage sur cette question, de manière non-léthale.

En ce qui concerne la question de la co-introduction et du transfert de parasites de la faune piscicole introduite vers les espèces natives de Corse (ou inversement), il serait peu raisonnable de donner une réponse ferme, comme l'ont montré les exemples présentés précédemment. En effet, il est difficile de savoir si la présence de certains parasites chez les poissons natifs est dû à une co-introduction suivie d'un *spillover* depuis les poissons introduits. Le *Gyrodactylus* causant la pathogénicité observée chez les truites des localités en amont des ruisseaux de Calderamolla et Veraculongu pourraient avoir été co-introduit avec des souches domestiques de truites. Le Digenea *P. cuticola* pourrait avoir été co-introduit avec les vairons et transféré à la truite, mais il pourrait aussi avoir été déplacé par ses hôtes définitifs oiseaux, ou faire partie de la parasitofaune native mais ne pas avoir été détecté plus tôt. Des indices pour mieux comprendre cette situation pourraient être récoltés en identifiant les populations sources des vairons introduits en Corse et en inventoriant leurs parasites. La construction de réseaux d'haplotypes des hôtes et des parasites pourrait être un outil pertinent pour tenter de retracer l'origine des populations de *P. cuticola* présentes en Corse. De la même manière, le Digenea *C. complananatum* et le Nematoda *Eustrongylides* sp. présents chez la perche pourraient avoir été co-introduits avec cet hôte, mais ils pourraient aussi avoir été dispersés par leurs hôtes définitifs oiseaux piscicoles. Là encore, une identification de la ou les populations sources des perches introduites en Corse pourraient aider à clarifier les étapes qui ont conduit à la situation actuelle. Egalement dans ce cas particulier, les réseaux d'haplotypes des parasites et des hôtes seraient un outil approprié pour tenter d'apporter une réponse à cette problématique. Cette approche permettrait d'utiliser la capacité des parasites à apporter des

informations sur les voies d'introduction de leurs hôtes et à être des marqueurs pertinents des mouvements de ces derniers. Les seuls parasites dont on peut affirmer qu'ils sont invasifs sont *A. crassus* et *Pseudodactylogyrus* spp., qui sont considérés comme invasifs dans toute l'aire de répartition d'*A. anguilla*. Ces parasites sont signalés depuis 25 ans en Corse en milieu lagunaire (Caillot et al. 1999) et on sait maintenant qu'ils sont également présents dans les eaux douces de l'île.

Enfin, l'ouverture de l'équipe parasitologie de l'UMR 6134 SPE (CNRS – UCPP) aux signalements de parasites par les pêcheurs récréatifs, via la Fédération pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique de Corse, a permis d'obtenir des résultats inattendus et valorisables, notamment dans le cas des parasites de *P. fluviatilis* dans la retenue de barrage de Padula. Le succès de ce travail d'équipe entre les acteurs scientifiques, de terrain et la société est une illustration de la nécessité d'une recherche à l'écoute des citoyens, usagers et gestionnaires. Il serait bénéfique pour tous les acteurs de continuer dans cette lancée, en continuant d'intervenir sur les futurs signalements émanant de pêcheurs récréatifs. Il serait d'ailleurs certainement intéressant de produire un support d'information à diffuser auprès des pêcheurs récréatifs, qu'ils soient résidents permanents en Corse ou touristes, afin d'informer également les personnes n'ayant pas un contact régulier avec la Fédération de Pêche de Corse, et d'encourager la remontée d'information vers l'université. Il est primordial de poursuivre un travail de sensibilisation du grand public, non seulement à destination des plus jeunes, mais également des pêcheurs récréatifs, locaux comme touristes, car la pêche récréative semble être la cause la plus importante d'introduction de faune piscicole en Corse. Ce type de démarche doit être encouragé afin d'éviter de futurs transferts de poissons, et potentiellement de leurs parasites, du continent vers la Corse, et au sein de l'île.

Références

Aarestrup K, Økland F, Hansen MM, et al (2009) Oceanic Spawning Migration of the European Eel (*Anguilla anguilla*). Science 325:1660–1660. https://doi.org/10.1126/science.1178120

Abell R, Thieme ML, Revenga C, et al (2008) Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. BioScience 58:403–414. https://doi.org/10.1641/B580507

Adisasmito WB, Almuhairi S, Behravesh CB, et al (2022) One Health: A new definition for a sustainable and healthy future. PLOS Pathog 18:e1010537. https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1010537

Ahnelt H, Bănărescu P, Spolwind R, et al (1998) Occurence and distribution of three gobiid species (Pisces: Gobiidae) in the middle and upper Danube region – example of different dispersal patterns? Biológia 53:661–674

Akin S, Şahin C, Verep B, et al (2011) Feeding habits of introduced European perch (*Perca fluviatilis*) in an impounded large river system in Turkey. Afr J Agric Res 6:4293–4307. https://doi.org/10.5897/AJAR11.397

Altaba CR, López MA (2001) Experimental demonstration of viability for the endangered giant pearlmussel *Margaritifera auricularia* (Bivalvia: Unionoida) in its natural habitat. Bolleti Soc Hist Nat Balear 44:15–21

Antal L, Székely C, Molnár K (2015) Parasitic infections of two invasive fish species, the Caucasian dwarf goby and the Amur sleeper, in Hungary. Acta Vet Hung 63:472–484. https://doi.org/10.1556/004.2015.044

Araujo R, Bragado D, Ramos MA (2001) Identification of the river blenny, Salaria fluviatilis, as a host to the glochidia of *Margaritifera auricularia*. J Molluscan Stud 67:128–129. https://doi.org/10.1093/mollus/67.1.128

Araujo R, Schneider S, Roe KJ, et al (2017) The origin and phylogeny of Margaritiferidae (Bivalvia, Unionoida): a synthesis of molecular and fossil data. Zool Scr 46:289–307. https://doi.org/10.1111/zsc.12217

Arndt E, Marchetti MP, Schembri PJ (2018) Ecological impact of alien marine fishes: insights from freshwater systems based on a comparative review. Hydrobiologia 817:457–474. https://doi.org/10.1007/s10750-018-3511-5

Aronson NE, Magill AJ (2020) General Principles. In: Ryan ET, Hill DR, Solomon T, et al. (eds) Hunter's Tropical Medicine and Emerging Infectious Diseases (Tenth Edition). Elsevier, London, pp 696–698

Audenaert V, Huyse T, Goemans G, et al (2003) Spatio-temporal dynamics of the parasitic nematode *Anguillicola crassus* in Flanders, Belgium. Dis Aquat Org 56:223–233. https://doi.org/10.3354/dao056223

Bakiu R, Hala E, Kamberi E, et al (2022) Invasiveness assessment of European perch (*Perca fluviatilis*), pike-perch (*Sander lucioperca*) and northern pike (*Esox lucius*) in Albanian freshwater ecosystems by using the Aquatic Species Invasiveness Screening Kit (AS-ISK). Stud Mar 35:12-18. https://doi.org/10.5281/ZENODO.7414001

Bakke TA, Cable J, Harris PD (2007) The Biology of Gyrodactylid Monogeneans: The "Russian-Doll Killers." In: Baker JR, Muller R, Rollinson D (eds) Advances in Parasitology. Academic Press, pp 161–460

Bakke TA, Harris PD, Jansen PA, Hansen LP (1992) Host specificity and dispersal strategy in gyrodactylid monogeneans, with particular reference to *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea). Dis Aquat Org 13:63–74. https://doi.org/10.3354/dao013063

Balon EK (1995) Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. Aquaculture 129:3–48. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)00227-F

Barber I (2013) Sticklebacks as model hosts in ecological and evolutionary parasitology. Trends Parasitol 29:556–566. https://doi.org/10.1016/j.pt.2013.09.004

Barbier EB, Hacker SD, Kennedy C, et al (2011) The value of estuarine and coastal ecosystem services. Ecol Monogr 81:169–193. https://doi.org/10.1890/10-1510.1

Bardhan A (2022) Fish-borne parasites proficient in zoonotic diseases: a mini review. Insights Vet Sci 6:005–012. https://doi.org/10.29328/journal.ivs.1001035

Barrios V, Carrizosa S, Darwall WRT, et al (2014) Freshwater key biodiversity areas in the Mediterranean basin hotspot: informing species conservation and development planning in freshwater ecosystems. IUCN, Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission 52. 86p

Barry J, Mcleish J, Dodd JA, et al (2014) Introduced parasite *Anguillicola crassus* infection significantly impedes swim bladder function in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). J Fish Dis 37:921–924. https://doi.org/10.1111/jfd.12215

Bartoli P, Gibson DI, Bray RA (2005) Digenean species diversity in teleost fish from a nature reserve off Corsica, France (Western Mediterranean), and a comparison with other Mediterranean regions. J Nat Hist 39:47–70. https://doi.org/10.1080/00222930310001613557

Baruš V, Jarkovský J, Prokeš M (2007) *Philometra ovata* (Nematoda: Philometroidea): a potential sentinel species of heavy metal accumulation. Parasitol Res 100:929–933. https://doi.org/10.1007/s00436-006-0384-8

Bayçelebi E, Aksu İ, Turan D (2024) Description of a new species of *Phoxinus* from the Ergene River (Aegean Sea Basin) in Türkiye (Actinopterygii, Leuciscidae). Zoosystematics Evol 100:101–110. https://doi.org/10.3897/zse.100.113467

Békési L, Hornok S, Székely C (1997) Attempts to analyse *Anguillicola crassus* infection and the humoral host response in eels (*Anguilla Anguilla*) of Lake Balaton, Hungary. Acta Vet Hung 45:439–445

Bello G, Vaglio A, Piscitelli G (1997) The reproductive cycle of *Mothocya epimerica* (Isopoda: Cymothoidae) a parasite of the sand smelt, *Atherina boyeri* (Osteichthyes: Atherinidae), in the Lesina Lagoon, Italy. J Nat Hist 31:1055–1066. https://doi.org/10.1080/00222939700770551

Bellocq JG de, Morand S, Feliu C (2002) Patterns of parasite species richness of Western Palaeartic micro-mammals: island effects. Ecography 25:173–183. https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250205.x

Benajiba MH, Silan P, Marquès A, Bouix G (1994) Protozoaires et Métazoaires parasites de l'anguille *Anguilla anguilla*, L. 1758 : Structures temporelles de leurs populations dans une lagune méditerranéenne. Ann sci nat, Zool biol anim 15:141–149

Benovics M, Desdevises Y, Vukić J, et al (2018) The phylogenetic relationships and species richness of host-specific *Dactylogyrus* parasites shaped by the biogeography of Balkan cyprinids. Scientific Reports 8:13006. https://doi.org/10.1038/s41598-018-31382-w

Benovics M, Vukić J, Šanda R, et al (2020) Disentangling the evolutionary history of peri-Mediterranean cyprinids using host-specific gill monogeneans. Int J Parasitol 50:969–984. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.05.007

Beregi A, Molnár K, Békési L, Székely CS (1998) Radiodiagnostic method for studying swimbladder inflammation caused by *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea). Dis Aquat Org 34:155–160. https://doi.org/10.3354/dao034155

Berger C, Bougas B, Côté G, et al (2023) A qPCR-based method to detect the eel parasitic nematode *Anguillicola crassus* in intermediate and final hosts. Parasitol Res 122: 1435–1443. https://doi.org/10.1007/s00436-023-07843-1

Berman JJ (2012) Acanthocephala. In: Berman JJ (ed) Taxonomic Guide to Infectious Diseases. Academic Press, Boston, pp 161–163

Bernauer D, Jansen W (2006) Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. Aquat Invasions 1:55–71. https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.2.2

Berrebi P, Schikorski D (2016) Rapport CORS2L3 - Pour une recherche de corrélation avec la charge parasitaire (Val d'Ese et Calderamolla - Prunelli et Veraculongu - Taravo). ISEM, Université Montpellier 2, Montpellier, France

Bianco P, Delmastro G (2011) Recenti novità tassonomiche riguardanti i pesci d'acqua dolce autoctoni in Italia e descrizione di una nuova specie di luccio. In: Researches on wildlife conservation. IGF Publication USA, pp 1–14

Bianco PG (2014) An update on the status of native and exotic freshwater fishes of Italy. J Appl Ichthyol 30:62–77. https://doi.org/10.1111/jai.12291

Bibby MC (1972) Population biology of the helminth parasites of *Phoxinus phoxinus* (L.), the minnow, in a Cardiganshire lake. J Fish Biol 4:289–300. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05677.x

Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, et al (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. Trends Ecol Evol 22:148–155. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004

Biek R, Drummond AJ, Poss M (2006) A Virus Reveals Population Structure and Recent Demographic History of Its Carnivore Host. Science 311:538–541. https://doi.org/10.1126/science.1121360

Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. Trends Ecol Evol 26:333–339. https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023

Blažek R, Jarkovský J, Koubková B, Gelnar M (2008) Seasonal variation in parasite occurrence and microhabitat distribution of monogenean parasites of gudgeon *Gobio gobio* (L.). Helminthologia 45:185–191. https://doi.org/10.2478/s11687-008-0037-9

Blondel J (2000) Evolution and ecology of birds on islands: trends and prospects. Vie Milieu 50:205–220

Bogutskaya NG, Diripasko OA, Palandačić A (2023) Novel data support validity of *Phoxinus chrysoprasius* (Pallas, 1814) (Actinopterygii, Leuciscidae). Eur J Taxon 861:1–20. https://doi.org/10.5852/ejt.2023.861.2061

Bogutskaya NG, Jelić D, Vucić M, et al (2020) Description of a new species of *Phoxinus* from the upper Krka River (Adriatic Basin) in Croatia (Actinopterygii: Leuciscidae), first discovered as a molecular clade. J Fish Biol 96:378–393. https://doi.org/10.1111/jfb.14210

Bonhommeau S, Castonguay M, Rivot E, et al (2010) The duration of migration of Atlantic *Anguilla* larvae. Fish Fish 11:289–306. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00362.x

Borgstrøm R, Mestrand ØH, Brittain JE, Lien L (2021) The helminth fauna of brown trout (*Salmo trutta*) from a sub-alpine lake revisited after 40 years with introduced european minnow (*phoxinus phoxinus*). Fauna Norv 41:15–26. https://doi.org/10.5324/fn.v41i0.3952

Bosi G, Dezfuli BS (2015) Responses of *Squalius cephalus* intestinal mucous cells to *Pomphorhynchus laevis*. Parasit Int 64:167–172. https://doi.org/10.1016/j.parint.2014.11.018

Boudouresque CF (2012) Les invasions et transferts biologiques, avec une attention spéciale au milieu marin. GIS Posidonie publisher, Marseille, France

Boudouresque CF, Verlaque M (2012) An overview of species introduction and invasion processes in marine and coastal lagoon habitats. Cah Biol Mar 53:309–317

Boutorina TE, Reznik IV (2015) Fauna and structure of parasite communities of the common minnow *Phoxinus phoxinus* in the rivers of Southern Yakutia. Parazitologiya 49:145–159

Bowdish BS (1948) Heron Mortality Caused by *Eustrongylides ignotus*. Auk 65:602–603. https://doi.org/10.2307/4080622

Boxshall G, Hayes P (2019) Biodiversity and Taxonomy of the Parasitic Crustacea. In: Smit NJ, Bruce NL, Hadfield KA (eds) Parasitic Crustacea. Springer International Publishing, Cham, pp 73–134

Boyer AG (2008) Extinction patterns in the avifauna of the Hawaiian islands. Diversity Distrib 14:509–517. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00459.x

Branciari R, Ranucci D, Miraglia D, et al (2016) Occurrence of Parasites of the Genus *Eustrongylides* spp. (Nematoda: Dioctophymatidae) in Fish Caught in Trasimeno Lake, Italy. Ital J Food Safety 5:6130. https://doi.org/10.4081/ijfs.2016.6130

Bruderer B, Liechti F (1999) Bird migration across the Mediterranean. In: Proc Int Ornithol Congr, Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa. pp 1983–1999

Buchmann K (2012) *Pseudodactylogyrus anguillae* and *Pseudodactylogyrus bini*. In: Fish parasites: Pathobiology and protection. CABI Wallingford UK, pp 209–224

Buchmann K, Lindenstrøm T (2002) Interactions between monogenean parasites and their fish hosts. Int J Parasit 32:309–319. https://doi.org/10.1016/S0020-7519(01)00332-0

Buchmann K, Mellergaard S, Køie M (1987) *Pseudodactylogyrus* infections in eel - A Review. Dis Aquat Org 3:51–57. https://doi.org/10.3354/dao003051

Bungiro RD, Cappello M (2004) Helminth Infections. In: Johnson LR (ed) Encyclopedia of Gastroenterology. Elsevier, New York, pp 279–284

Bursey CR (1986) Histological aspects of natural eustrongyloid infections of the northern water snake, *Nerodia sipedon*. J Wildl Dis 22:527–532. https://doi.org/10.7589/0090-3558-22.4.527

Bursey CR, Brooks DR (2010) Nematode Parasites of 41 Anuran Species from the Area de Conservación Guanacaste, Costa Rica. Comp Parasitol 77:221–231. https://doi.org/10.1654/4418.1

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. https://doi.org/10.2307/3284227

Byrne CJ, Holland CV, Poole R, Kennedy CR (2002) Comparison of the macroparasite communities of wild and stocked brown trout (*Salmo trutta* L.) in the west of Ireland. Parasitology 124:435–445. https://doi.org/10.1017/S0031182001001330

Cahill AE, Meglécz E, Chenuil A (2023) Scientific history, biogeography, and biological traits predict presence of cryptic or overlooked species. Biol Rev 99: 546-561. https://doi.org/10.1111/brv.13034

Caillot C, Morand S, Muller-Graf CM, et al (1999) Parasites of *Dicentrarchus labrax, Anguilla anguilla*, and *Mugil cephalus* from a pond in Corsica, France. J Helminthol Soc Wash 66:95–98

Cakic P, Lenhardt M, Kolarevic J, et al (2004) Distribution of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* in Serbia and Montenegro. J Fish Biol 65:1431–1434. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00525.x

Cambray JA (2003) Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. Hydrobiologia 500:217–230. https://doi.org/10.1023/A:1024648719995

Carnevia D, Letamendía M (2018) Descripción preliminar de la comunidad de epibiontes sobre el copépodo parásito *Lernaea cyprinacea* l. 1758 (Crustacea, Copepoda, Lernaeidae), fijados en peces de un tajamar en Montevideo, Uruguay. Bol Soc Zoológica Urug 27:46–56. https://doi.org/10.26462/27.2.4

Castiglione D, Di Maggio M, Guardone L, et al (2023) *Eustrongylides excisus* in fish species caught in the Massaciuccoli Lake (Northwest Tuscany, Italy): Implications for freshwater fish quality and public health. Food Control 153:109894. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2023.109894

Caudill G, Wolf D, Caudill D, et al (2014) A Juvenile Wading-bird Mortality Event in Urban Jacksonville, Florida, Associated with the Parasite *Eustrongylides*. Fla Field Nat 42:108–113

Cech G, Sándor D, Molnár K, et al (2021) Digenean trematodes in Hungarian freshwater aquacultures. Food Waterborne Parasitol 22:e00101. https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2020.e00101

Chai J-Y, Darwin Murrell K, Lymbery AJ (2005) Fish-borne parasitic zoonoses: Status and issues. Int J Parasitol 35:1233–1254. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.07.013

Chai J-Y, Jung B-K (2022) General overview of the current status of human foodborne trematodiasis. Parasitology 149:1262–1285. https://doi.org/10.1017/S0031182022000725

Chalkowski K, Lepczyk CA, Zohdy S (2018) Parasite Ecology of Invasive Species: Conceptual Framework and New Hypotheses. Trends Parasitol 34:655–663. https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.05.008

Changeux T (1998) Insular characteristics of freshwater fish communities in the island of Corsica, comparison with French continental coastal rivers. Ital J Zool 65:305–311. https://doi.org/10.1080/11250009809386838

Charfi-Cheikhrouha F, Zghidi W, Ould Yarba L, Trilles JP (2000) Les Cymothoidae (Isopodes parasites de poissons) des côtes tunisiennes: écologie et indices parasitologiques. Syst Parasitol 46:143–150. https://doi.org/10.1023/A:1006336516776

Charleston MA, Perkins SL (2006) Traversing the tangle: Algorithms and applications for cophylogenetic studies. J Biomed Inform 39:62–71. https://doi.org/10.1016/j.jbi.2005.08.006

Chenuil A, Cahill AE, Délémontey N, et al (2019) Problems and questions posed by cryptic species. A framework to guide future studies. In: From assessing to conserving biodiversity: Conceptual and practical challenges. Springer International Publishing, Cham, pp 77–106

Chi TTK, Dalsgaard A, Turnbull JF, et al (2008) Prevalence of Zoonotic Trematodes in Fish from a Vietnamese Fish-Farming Community. J Parasitol 94:423–428. https://doi.org/10.1645/GE-1389.1

Chomel BB (2014) Zoonoses. In: Reference Module in Biomedical Sciences. Elsevier, p B9780128012383024260

Chubb J, Pool D, Veltkamp C (2006) A key to species of cestodes (tapeworms) parasitic in British and Irish freshwater fishes. J Fish Biol 31:517–543. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05256.x

Chung DI, Moon CH, Kong HH, et al (1995) The first human case of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Clinostomidae) infection in Korea. Korean J Parasitol 33:219. https://doi.org/10.3347/kjp.1995.33.3.219

Clavero M, Garcia-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. Trends Ecol Evol 20:110–110. https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003

Clayton DH, Johnson KP (2003) Linking coevolutionary history to ecological process: Doves and lice. Evolution 57:2335–2341. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00245.x

Çolak SÖ (2013) The helminth community of the sand smelt (*Atherina boyeri* Risso, 1810) from Lake Iznik, Turkey. J Helminthol 87:129–134. https://doi.org/10.1017/S0022149X11000770

Colville JL, Berryhill DL (2007) Tapeworms (Cestodes). In: Colville JL, Berryhill DL (eds) Handbook of Zoonoses. Mosby, Saint Louis, pp 182–192

Combe M, Cherif E, Charrier A, et al (2022) Towards unravelling the Rosette agent enigma: Spread and emergence of the co-invasive host-pathogen complex, *Pseudorasbora*

parva-Sphaerothecum destruens. Sci Total Environ 806:150427. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150427

Combes C (1995) Interactions durables: écologie et évolution du parasitisme. Masson, Paris, France

Conneely JJ, McCarthy TK (1986) Ecological factors influencing the composition of the parasite fauna of the European eel, *Anguilla anguilla* (L.), in Ireland. J Fish Biol 28:207–219. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05159.x

Copp GH, Bianco PG, Bogutskaya NG, et al (2005a) To be, or not to be, a non-native freshwater fish? J Appl Ichthyol 21:242–262. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00690.x

Copp GH, Wesley KJ, Vilizzi L (2005b) Pathways of ornamental and aquarium fish introductions into urban ponds of Epping Forest (London, England): the human vector. J Appl Ichthyol 21:263–274. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00673.x

Corolla J-P, Ziemski F, Kupfer M (2020) *Anguilla anguilla* | DORIS. In: DORIS. https://doris.ffessm.fr/Especes/Anguilla-anguilla-Anguille-856. Accessed 2 Apr 2021

Corral-Lou A, Perea S, Aparicio E, Doadrio I (2019) Phylogeography and species delineation of the genus *Phoxinus* Rafinesque, 1820 (Actinopterygii: Leuciscidae) in the Iberian Peninsula. J Zoolog Syst Evol Res 57:926–941. https://doi.org/10.1111/jzs.12320

Courchamp F, Chapuis J-L, Pascal M (2003) Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. Biol Rev 78:347–383. https://doi.org/10.1017/S1464793102006061

Couso-Pérez S, Ares-Mazás E, Gómez-Couso H (2023) Gastrointestinal helminths in brown trout (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) captured in Galician rivers (NW Spain). Parasitol Int 92:102676. https://doi.org/10.1016/j.parint.2022.102676

Couso-Pérez S, Cañizo-Outeiriño A, Campo-Ramos R, et al (2018) Remarkable differences in the presence of the acanthocephalan parasite *Echinorhynchus truttae* in brown trout (*Salmo trutta*) captured in two adjacent river basins in Galicia (NW Spain). Parasitol Open 4:e5. https://doi.org/10.1017/pao.2017.24

Criscione CD, Cooper B, Blouin MS (2006) Parasite genotypes identify source populations of migratory fish more accurately than fish genotypes. Ecology 87:823–828. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[823:PGISPO]2.0.CO;2

Cruz A, Llinares C, Martin-Barrio I, et al (2022) Comparing morphological, parasitological, and genetic traits of an invasive minnow between intermittent and perennial stream reaches. Freshw Biol 67:2035–2049. https://doi.org/10.1111/fwb.13994

Cruz E. Silva P, Grazina Freitas MS, Carvalho-Varela M (1992) First report of *Anguillicola crassus* in the European eel in Portugal. Bull Eur Ass Fish Pathol 12:154–156

Cucherousset J, Olden JD (2011) Ecological Impacts of Nonnative Freshwater Fishes. Fisheries 36:215–230. https://doi.org/10.1080/03632415.2011.574578

Culurgioni J, Figus V, Cabiddu S, et al (2015) Larval Helminth Parasites of Fishes and Shellfishes from Santa Gilla Lagoon (Sardinia, Western Mediterranean), and Their Use as Bioecological Indicators. Estuaries Coasts 38:1505–1519. https://doi.org/10.1007/s12237-014-9894-2

Culurgioni J, Sabatini A, De Murtas R, et al (2014) Helminth parasites of fish and shellfish from the Santa Gilla Lagoon in southern Sardinia, Italy. J Helminthol 88:489–498. https://doi.org/10.1017/S0022149X13000461

Cunningham CO, Mo TA, Collins CM, et al (2001) Redescription of *Gyrodactylus teuchis* Lautraite, Blanc, Thiery, Daniel & Vigneulle, 1999 (Monogenea: Gyrodactylidae); a species identified by ribosomal RNA sequence. Syst Parasitol 48:141–150. https://doi.org/10.1023/A:1006407428666

Currie HAL, Martin NF, Garcia GE, et al (2020) A mechanical approach to understanding the impact of the nematode *Anguillicoloides crassus* on the European eel swimbladder. J Exp Biol 223:jeb219808. https://doi.org/10.1242/jeb.219808

Cuttelod A, García N, Abdul Malak D, et al (2009) The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat. In: Vié J-C, Hilton-Taylor C, Stuart SN (eds) Wildlife in a changing world: an analysis of the 2008 IUCN red list of threatened species. IUCN ; Lynx Edicions, Gland, Switzerland : Barcelona, Spain, pp 89–101

Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD (2000) Emerging Infectious Diseases of Wildlife - Threats to Biodiversity and Human Health. Science 287:443–449. https://doi.org/10.1126/science.287.5452.443

Dávidová M, Ondračková M, Jurajda P, Gelnar M (2008) Parasite assemblages of European bitterling (*Rhodeus amarus*), composition and effects of habitat type and host body size. Parasitol Res 102:1001–1011. https://doi.org/10.1007/s00436-007-0867-2

Davidsen JG, Knudsen R, Power M, et al (2017) Trophic niche similarity among sea trout *Salmo trutta* in central Norway investigated using different time-integrated trophic tracers. Aquat Biol 26:217–227. https://doi.org/10.3354/ab00689

De Charleroy D, Grisez L, Thomas K, et al (1990) The life cycle of *Anguillicola crassus*. Dis Aquat Org 8:77–84. https://doi.org/10.3354/dao008077

De Noia M, Poole R, Kaufmann J, et al (2022) Towards an in situ non-lethal rapid test to accurately detect the presence of the nematode parasite, *Anguillicoloides crassus*, in European eel, *Anguilla anguilla*. Parasitology 149:605–611. https://doi.org/10.1017/S0031182021002146

De Santis V, Delmastro GB, Vanetti I, et al (2021) Species composition of introduced and natural minnow populations of the *Phoxinus* cryptic complex in the westernmost part of the Po River Basin (north Italy). Biol Invasions 23:657–668. https://doi.org/10.1007/s10530-020-02406-2

De Vaate AB, Jazdzewski K, Ketelaars HAM, et al (2002) Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. Can J Fish Aquat Sci 59:1159–1174. https://doi.org/10.1139/F02-098

Dekker W (2004) What caused the decline of the Lake IJsselmeer eel stock after 1960? ICES J Mar Sci 61:394–404. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.01.003

Delling B, Sabatini A, Muracciole S, et al (2020) Morphologic and genetic characterisation of Corsican and Sardinian trout with comments on *Salmo* taxonomy. Knowl Manag Aquat Ecosyst 421:21. https://doi.org/10.1051/kmae/2020013

Densmore CL, Green DE (2007) Diseases of Amphibians. ILAR J 48:235–254. https://doi.org/10.1093/ilar.48.3.235

Denys G (2015) Taxonomie intégrative des poissons d'eau douce de France métropolitaine. Thèse de doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle

Denys GPJ, Dettai A, Persat H, et al (2014) Morphological and molecular evidence of three species of pikes *Esox* spp. (Actinopterygii, Esocidae) in France, including the description of a new species. C R - Biol 337:521–534. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2014.07.002

Denys GPJ, Dettai A, Persat H, et al (2020) Revision of *Phoxinus* in France with the description of two new species (Teleostei, Leuciscidae). Cybium 44:205–237. https://doi.org/10.26028/CYBIUM/2020-443-003

Denys GPJ, Lauga T, Delamstro G, Dettaï A (2018) S7 characterization of Western European pikes *Esox* spp. (Actinopterygii, Esociformes). Cybium 42:221–228. https://doi.org/10.26028/cybium/2018-423-001.mnhn-02310578

Dettai A, Lautredou A-C, Bonillo C, et al (2011) The actinopterygian diversity of the CEAMARC cruises: Barcoding and molecular taxonomy as a multi-level tool for new findings. Deep-Sea Res II: Top Stud Oceanogr 58:250–263. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.05.021

Dezfuli BS, Giari L, Bosi G (2021a) Survival of metazoan parasites in fish: Putting into context the protective immune responses of teleost fish. In: Advances in Parasitology. Academic Press, England, pp 77–132

Dezfuli BS, Giari L, Castaldelli G, et al (2014) Temporal and spatial changes in the composition and structure of helminth component communities in European eels *Anguilla anguilla* in an Adriatic coastal lagoon and some freshwaters in Italy. Parasitol Res 113:113–120. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3633-7

Dezfuli BS, Giari L, Simoni E, et al (2007) Gill histopathology of cultured European sea bass, *Dicentrarchus labrax* (L.), infected with *Diplectanum aequans* (Wagener 1857) Diesing 1958 (Diplectanidae: Monogenea). Parasitol Res 100:707–713. https://doi.org/10.1007/s00436-006-0343-4

Dezfuli BS, Lui A, Squerzanti S, et al (2012) Confirmation of the hosts involved in the life cycle of an acanthocephalan parasite of *Anguilla anguilla* (L.) from Lake Piediluco and its effect on the reproductive potential of its amphipod intermediate host. Parasitol Res 110:2137–2143. https://doi.org/10.1007/s00436-011-2739-z

Dezfuli BS, Maestri C, Lorenzoni M, et al (2021b) The impact of *Anguillicoloides crassus* (Nematoda) on European eel swimbladder: Histopathology and relationship between neuroendocrine and immune cells. Parasitology 148:612–622. https://doi.org/10.1017/S0031182021000032

Dezfuli BS, Manera M, Lorenzoni M, et al (2015) Histopathology and the inflammatory response of European perch, *Perca fluviatilis* muscle infected with *Eustrongylides* sp. (Nematoda). Parasites Vectors 8:227. https://doi.org/10.1186/s13071-015-0838-x

Di Cave D, Berrilli E, De Liberato C, et al (2001) Helminth communities in eels *Anguilla anguilla* from Adriatic coastal lagoons in Italy. J Helminthol 75:7–13. https://doi.org/10.1079/JOH200037

Di Rita F, Ghilardi M, Fagel N, et al (2022) Natural and anthropogenic dynamics of the coastal environment in northwestern Corsica (western Mediterranean) over the past six millennia. Quat Sci Rev 278:107372. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107372

Diagne C, Leroy B, Vaissière A-C, et al (2021) High and rising economic costs of biological invasions worldwide. Nature 592:571–576. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6

Diemert DJ (2012) Intestinal Nematode Infections. In: Goldman L, Schafer AI (eds) Goldman's Cecil Medicine (Twenty Fourth Edition). W.B. Saunders, Philadelphia, pp 2064–2068

Djikanovic V, Paunovic M, Nikolic V, et al (2012) Parasitofauna of freshwater fishes in the Serbian open waters: a checklist of parasites of freshwater fishes in Serbian open waters. Rev Fish Biol Fisheries 22:297–324. https://doi.org/10.1007/s11160-011-9226-6

Dodds WK, Whiles MR (2020) Fish Ecology, Fisheries, and Aquaculture. In: Dodds WK, Whiles MR (eds) Freshwater Ecology (Third Edition). Academic Press, pp 699–722

Dönges J (1964) Der Lebenszyklus von *Posthodiplostomum cuticola* (v. Nordmann 1832) Dubois 1936 (Trematoda, Diplostomatidae). Z F Parasitenkunde 24:169–248. https://doi.org/10.1007/BF00259550

Dorovskikh GN, Stepanov VG (2008) Change in the structure of component parasite communities with host age. Russ J Ecol 39:215–220. https://doi.org/10.1134/S1067413608030119

Dorovskikh GN, Stepanov VG, Golikova EA, Vostrikova AV (2008) Component parasite communities in the minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) from ecologically safe and polluted reservoirs. Parazitologiya 42:280–291

Dorucu M, Crompton DW, Huntingford FA, Walters DE (1995) The ecology of endoparasitic helminth infections of brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Scotland. Folia Parasitol 42:29–35

Drouineau H, Durif C, Castonguay M, et al (2018) Freshwater eels: A symbol of the effects of global change. Fish Fish 19:903–930. https://doi.org/10.1111/faf.12300

Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol Monogr 67:345–366. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2

Dunn AM (2009) Parasites and Biological Invasions. In: Advances in Parasitology. Elsevier, pp 161–184

Durif C, Guibert A, Elie P (2009a) Morphological discrimination of the silvering stages of the european eel. In: Eels at the edge: Science, status, and conservation concerns. American Fisheries Society Symposium Publication, Bethesda, MD

Durif CMF, van Ginneken V, Dufour S, et al (2009b) Seasonal Evolution and Individual Differences in Silvering Eels from Different Locations. In: van den Thillart G, Dufour S, Rankin JC (eds) Spawning Migration of the European Eel: Reproduction Index, a Useful Tool for Conservation Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 13–38

Dzika E, Kuształa M, Kozłowski J (2008) Metazoan Parasite Fauna of Fish Species from Lake Kortowskie. Fish Aquat Life 16:75–86. https://doi.org/10.2478/s10086-008-0006-4

Eberhard ML, Hurwitz H, Sun AM, Coletta D (1989) Intestinal perforation caused by larval *Eustrongylides* (Nematoda: Dioctophymatoidae) in New Jersey. Am J Trop Med Hyg 40:648–650. https://doi.org/10.4269/ajtmh.1989.40.648

Eberhard ML, Ruiz-Tiben E (2014) Cutaneous Emergence of *Eustrongylides* in Two Persons from South Sudan. Am J Trop Med Hyg 90:315–317. https://doi.org/10.4269/ajtmh.13-0638

European Commission (2007) Council Regulation (EC) No 1100/2007 of 18 September 2007 establishing measures for the recovery of the stock of European eel

Eiras JC, Pavanelli GC, Takemoto RM, Nawa Y (2018) Fish-borne nematodiases in South America: neglected emerging diseases. J Helminthol 92:649–654. https://doi.org/10.1017/S0022149X17001006

El-Dakhly KhM, El-Nahass E, Uni S, et al (2012) Levels of infection of gastric nematodes in a flock of great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) from Lake Biwa, Japan. J Helminthol 86:54–63. https://doi.org/10.1017/S0022149X11000046

Ellender B, Weyl O (2014) A review of current knowledge, risk and ecological impacts associated with non-native freshwater fish introductions in South Africa. Aquat Invasions 9:117–132. https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.2.01

Ergens R (1992) Ergens, R. (1992). Redescription of *Gyrodactylus truttae* Gläser. Folia Parasitol 39:201–206

Ergens R, Dulmaa A (1967) Monogenoidea from the genus *Phoxinus* (Cyprinidae) from Mongolia. Folia Parasitol 14:321–333

Etges FJ (1991) *Clinostomum attenuatum* (Digenea) from the eye of *Bufo marinus*. J Parasitol 77:634–635. https://doi.org/10.2307/3283173

Euzet L, Lambert A (1971) Compléments à l'étude de la larve de *Diplozoon paradoxum* Von Nordmann, 1832 *(Monogenea)*. Ann Parasitol Hum Comp 46:675–684. https://doi.org/10.1051/parasite/1971466675

Evans DW, Matthews MA, McClintock CA (2001) The spread of the eel swimbladder nematode *Anguillicola crassus* through the Erne system, Ireland. J Fish Biol 59:1416–1420. https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1735

Faliex E, Morand S (1994) Population dynamics of the metacercarial stage of the bucephalid trematode, *Labratrema minimus* (Stossich, 1887) from Salses-Leucate lagoon (France) during the cercarial shedding period. J Helminthol 68:35–40. https://doi.org/10.1017/S0022149X00013432

Fazio G, Sasal P, Lecomte-Finiger R, et al (2008) Macroparasite communities in European eels, *Anguilla anguilla*, from French Mediterranean lagoons, with special reference to the invasive species *Anguillicola crassus* and *Pseudodactylogyrus* spp. Knowl Manag Aquat Ecosyst 390–391. https://doi.org/10.1051/kmae/2009006

Fedorčák J, Šmiga Ľ, Kutsokon I, et al (2019) Parasitic infection of *Cobitis elongatoides* Băcescu & Mayer, 1969 by zoonotic metacercariae *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814). J Fish Dis 42:1677–1685. https://doi.org/10.1111/jfd.13097

Filippi J-J (2013) Étude parasitologique de Anguilla anguilla dans deux lagunes de Corse et étude ultrastructurale du tégument de trois digènes parasites de cette anguille. Université de Corse Pasquale Paoli

Filippi J-J, Quilichini Y, Foata J, Marchand B (2013) Influence of site, season, silvering stage, and length on the parasites of the European eel *Anguilla anguilla* in two Mediterranean coastal lagoons of the island of Corsica, France using indicator species method. Parasitol Res 112:2959–2969. https://doi.org/10.1007/s00436-013-3468-2

Filipsson K, Brijs J, Näslund J, et al (2017) Encystment of parasitic freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) larvae coincides with increased metabolic rate and haematocrit in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). Parasitol Res 116:1353–1360. https://doi.org/10.1007/s00436-017-5413-2

Firmat C, Alibert P, Mutin G, et al (2016) A case of complete loss of gill parasites in the invasive cichlid *Oreochromis mossambicus*. Parasitol Res 115:3657–3661. https://doi.org/10.1007/s00436-016-5168-1

Fleury J-P, Le Mesle H (2022) Animaux de Corse. Albiana, Ajaccio, France

Franceschini R, Guardone L, Armani A, et al (2022) Five-years management of an emerging parasite risk (*Eustrongylides* sp., Nematoda) in a fishery supply chain located on Trasimeno Lake (Italy). Food Control 136:108858. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2022.108858

Franceschini R, Valiani A, Ranucci D, et al (2023) *Eustrongylides* spp. parasite risk management in *Atherina boyeri* from Lake Trasimeno. Ital J Food Safety 12:11338. https://doi.org/10.4081/ijfs.2023.11338

Francová K, Ondračková M (2011) Host-parasite interactions in sympatric and allopatric populations of European bitterling. Parasitol Res 109:801–808. https://doi.org/10.1007/s00436-011-2326-3

Freyhof J, Kottelat M (2007) Handbook of European freshwater fishes, IUCN. IUCN: International Union for Conservation of Nature, Cornol, Switzerland

Frisch K, Davie A, Schwarz T, Turnbull JF (2016) Comparative imaging of European eels (*Anguilla anguilla*) for the evaluation of swimbladder nematode (*Anguillicoloides crassus*) infestation. J Fish Dis 39:635–647. https://doi.org/10.1111/jfd.12383

Froese R, Pauly D (2024) FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (02/2024)

Furlan EM, Gleeson D (2016) Environmental DNA detection of redfin perch, *Perca fluviatilis*. Conservation Genet Resour 8:115–118. https://doi.org/10.1007/s12686-016-0523-1

Furukawa T, Miyazato T (1987) A case of *Clinostomum* sp. infection in human pharynx. Med J Kinki Univ 12:665–669

Gagne RB, Crooks KR, Craft ME, et al (2022) Parasites as conservation tools. Conserv Biol 36:e13719. https://doi.org/10.1111/cobi.13719

Galli P, Crosa G, Mariniello L, et al (2001) Water quality as a determinant of the composition of fish parasite communities. Hydrobiologia 452:173–179. https://doi.org/10.1023/A:1011958422446

García-Berthou E, Alcaraz C, Pou-Rovira Q, et al (2005) Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. Can J Fish Aquat Sci 62:453–463. https://doi.org/10.1139/f05-017

Gargouri Ben Abdallah L, Maamouri F (2006) Spatio-temporal dynamics of the nematode *Anguillicola crassus* in Northeast Tunisian lagoons. C R Biol 329:785–789. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2006.07.005

Gauthier A, Roché B, Frisoni G-F (1984) Contribution à la connaissance des lacs d'altitude de la Corse. Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio, France

Gelnar M, Sebelová S, Dusek L, et al (1997) Biodiversity of parasites in freshwater environment in relation to pollution. Parassitologia 39:189–199

Genovesi P, Bacher S, Kobelt M, et al (2009) Alien Mammals of Europe. In: Handbook of Alien Species in Europe. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 119–128

Gherardi F, Gollasch S, Minchin D, et al (2009) Alien Invertebrates and Fish in European Inland Waters. In: Handbook of Alien Species in Europe. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 81–92

Ghilardi M (2020) Lagunes et marais littoraux de Corse, de la Préhistoire à nos jours : histoire environnementale et interactions avec les sociétés humaines : pour une approche géoarchéologique des paysages du passé... Association pour la Recherche archéologique en Corse (ARAC), Villanova, France

Gibson D, Bray R, Hunt D, et al (2014) Fauna Europaea: Helminths (Animal Parasitic). Biodiversity Data Journal 2:e1060. https://doi.org/10.3897/BDJ.2.e1060

Gibson DI (2002) Class Trematoda Rudolphi, 1808. Keys to the Trematoda: Volume 1 1–3. https://doi.org/10.1079/9780851995472.0001

Giudicelli J (1975) Analyse de l'endémisme dans la faune des eaux courantes de la Corse. Ecol Mediterr 1:133–147. https://doi.org/10.3406/ecmed.1975.916

Goedknegt MA, Feis ME, Wegner KM, et al (2016) Parasites and marine invasions: Ecological and evolutionary perspectives. J Sea Res 113:11–27. https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.12.003

Gollock MJ, Kennedy CR, Brown JA (2005) European eels, *Anguilla anguilla* (L.), infected with *Anguillicola crassus* exhibit a more pronounced stress response to severe hypoxia than uninfected eels. J Fish Dis 28:429–436. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2005.00649.x

Gollock MJ, Kennedy CR, Quabius ES, Brown JA (2004) The effect of parasitism of European eels with the nematode, *Anguillicola crassus* on the impact of netting and aerial exposure. Aquaculture 233:45–54. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.10.008

Golovin PP (1977) Monogeneans of eel during its culture using heated water. In: Investigations of Monogenoidea in the USSR. USSR Acad. Sci., Leningrad, pp 144–150

Goncharov SL, Soroka NM, Pashkevich IY, et al (2018) Infection of predatory fish with larvae of *Eustrongylides excisus* (Nematoda, Dioctophymatidae) in the delta of the Dnipro River and the Dnipro-Buh estuary in Southern Ukraine. Vestn Zool 52:137–144. https://doi.org/10.2478/vzoo-2018-0015

Gozlan RE (2019) Détection de l'agent rosette *Sphareothecum destruens* dans les communautés piscicoles de France (Rosetta). AFB/IRD, Montpellier, France

Gozlan RE (2008) Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? Fish Fish 9:106–115. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00267.x

Gozlan RE, Andreou D, Asaeda T, et al (2010) Pan-continental invasion of *Pseudorasbora parva*: towards a better understanding of freshwater fish invasions. Fish Fish 11:315–340. https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00361.x

Gozlan RE, Pinder AC, Shelley J (2002) Occurrence of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* in England. J Fish Biol 61:298–300. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01755.x

Grabowska J (2005) Reproductive biology of racer goby *Neogobius gymnotrachelus* in the Włocławski Reservoir (Vistula River, Poland). J Appl Ichthyol 21:296–299. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00675.x

Grano-Maldonado MI, Gisbert E, Hirt-Chabbert J, et al (2011) An infection of *Gyrodactylus anguillae* Ergens, 1960 (Monogenea) associated with the mortality of glass eels (*Anguilla anguilla* L.) on the north-western Mediterranean Sea board of Spain. Vet Parasitol 180:323–331. https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2011.03.004

Grano-Maldonado MI, Rodríguez-Santiago MA, García-Vargas F, et al (2018) An emerging infection caused by *Gyrodactylus cichlidarum* Paperna, 1968 (Monogenea: Gyrodactylidae) associated with massive mortality on farmed tilapia *Oreochromis niloticus* (L.) on the Mexican Pacific coast. Lat Am J Aquat Res 46:961–968. https://doi.org/10.3856/vol46-issue5-fulltext-9

Greiner EC, Mader DR (2006) Parasitology. In: Mader DR (ed) Reptile Medicine and Surgery (Second Edition). W.B. Saunders, Saint Louis, pp 343–364

Guagliardo S, Viozzi G, Brugni N (2019) Pathology associated with larval *Eustrongylides* sp. (Nematoda: Dioctophymatoidea) infection in *Galaxias maculatus* (Actinopterygii: Galaxiidae) from Patagonia, Argentina. Int J Parasitol Parasites Wildl 10:113–116. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.08.004

Guardone L, Ricci E, Susini F, et al (2021) First detection of *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatidae) in big-scale sand smelt (*Atherina boyeri*) from the lake Massaciuccoli (Northwest Tuscany, Italy): implications for public health and seafood quality. Food Control 120:107517. https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2020.107517

Guerin PF, Marapudi F, McGrail L (1982) Intestinal Perforation Caused by Larval *Eustrongylides* – Maryland. Morb Mortal Wkly Rep 31:383–389

Gunby P (1982) One worm in the minnow equals too many in the gut. J Am Med Assoc 248:163. https://doi.org/10.1001/jama.1982.03330020011004

Hadfield KA (2019) History of Discovery of Parasitic Crustacea. Parasitic Crustacea 3:7–71. https://doi.org/10.1007/978-3-030-17385-2_2

Haenen OLM, van Banning P, Dekker W (1994) Infection of eel *Anguilla anguilla* (L.) and smelt *Osmerus eperlanus* (L.) with *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) in the Netherlands from 1986 to 1992. Aquaculture 126:219–229. https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90038-8

Hara H, Miyauchi Y, Tahara S, Yamashita H (2014) Human laryngitis caused by *Clinostomum complanatum*. Nagoya J Med Sci 76:181

Harris PD, Shinn AP, Cable J, Bakke TA (2004) Nominal species of the genus *Gyrodactylus* von Nordmann 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), with a list of principal host species. Syst Parasitol 59:1–27. https://doi.org/10.1023/B:SYPA.0000038447.52015.e4

Haszprunar G (2020) Mollusca (Molluscs). In: Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons, Ltd, pp 565–571

Haugen P, Hemmingsen W, MacKenzie K (2008) The distribution of *Eustrongylides* sp. (Nematoda: Dioctophymatoidea) in brown trout *Salmo trutta* L. in the River Otra in southern Norway. Bull Eur Ass Fish Pathol 28:138

Hayashida K, Takao Y (1988) An interesting case of *Clinostomum* sp. in human pharynx

Hayward CJ, Iwashita M, Crane JS, Ogawa K (2001a) First report of the invasive eel pest *Pseudodactylogyrus bini* in North America and in wild American eels. Dis Aquat Org 44:53–60. https://doi.org/10.3354/dao044053

Hayward CJ, Kim J-H, Heo G-J (2001b) Spread of *Neoheterobothrium hirame* (Monogenea), a serious pest of olive flounder *Paralichthys olivaceus*, to Korea. D Aquat Org 45:209–213. https://doi.org/10.3354/dao045209

Heger T, Jeschke JM (2014) The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. Oikos 123:741–750. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01263.x

Hermida M, Saraiva A, Cruz C (2008) Metazoan parasite community of a European eel (*Anguilla anguilla*) population from an estuary in Portugal. Bull Eur Assoc Fish Pathol 28:35–40

Hilali ME, Yahyaoui A, Sadak A, et al (1996) Premières données épidémiologiques sur l'anguillicolose au Maroc. Bull Fr Pêche Piscic 57–60. https://doi.org/10.1051/kmae:1996005

Hirai H, Ooiso H, Kifune T, et al (1987) *Clinostomum complanatum* infection in posterior wall of the pharynx of a human. Kiseichugaku Zasshi 36:142–144

Hirazawa N, Ishizuka R, Hagiwara H (2016) The effects of *Neobenedenia girellae* (Monogenea) infection on host amberjack *Seriola dumerili* (Carangidae): Hematological and histopathological analyses. Aquaculture 461:32–39. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.04.007

Holčík J (1991) Fish introductions in Europe with particular reference to its central and eastern part. Can J Fish Aquat Sci 48:13–23. https://doi.org/10.1139/f91-300

Holland CV, Kennedy CR (1997) A Checklist of Parasitic Helminth and Crustacean Species Recorded in Freshwater Fish from Ireland. Biol Environ 97B:225–243

Holstein TW, Watanabe H, Özbek S (2011) Signaling Pathways and Axis Formation in the Lower Metazoa. In: Birchmeier C (ed) Current Topics in Developmental Biology. Academic Press, pp 137–177

Honcharov SL, Soroka NM, Galat MV, et al (2022a) *Eustrongylides* (Nematoda: Dioctophymatidae): epizootology and special characteristics of the development biology. Helminthologia 59:127–142. https://doi.org/10.2478/helm-2022-0013

Honcharov SL, Soroka NM, Halat MV, et al (2022b) Distribution of the nematodes of the genus *Eustrongylides* (Nematoda, Dioctophymatidae) in the world. Regul Mech Biosyst 13:73–79. https://doi.org/10.15421/022210

Hori K (1942) *Clinostomum complanatum* (Rud.1819) an der Rachenschleimhaut des Menschen schmarotzend. Jibi Inkoka (Otolaryngol) 15:249–252

Hudson PJ, Dobson AP, Lafferty KD (2006) Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? Trends Ecol Evol 21:381–385. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.04.007

Huet M (1959) Profiles and Biology of Western European Streams as Related to Fish Management. Trans Am Fish Soc 88:155–163. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1959)88[155:PABOWE]2.0.CO;2

Huet M (1954) Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. Bull fr Piscic 41–53

Hulme PE (2009) Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. J Appl Ecol 46:10–18. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x

Hulme PE, Bacher S, Kenis M, et al (2008) Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. J Appl Ecol 45:403–414. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x

Hulme PE, Pyšek P, Nentwig W, Vilà M (2009) Will Threat of Biological Invasions Unite the European Union? Science 324:40–41. https://doi.org/10.1126/science.1171111

Huys R, Boxshall GA (1991) Copepod evolution. The Ray Society, Londres, Royaume Uni

Huyse T, Vanhove MPM, Mombaerts M, et al (2015) Parasite introduction with an invasive goby in Belgium double trouble. Parasitol Res 114:2789–2793. https://doi.org/10.1007/s00436-015-4544-6

ICES (2009) Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA). ICES, Bordeaux, France

Innal D, Özdemir F, Stavrescu-Bedivan M, et al (2020) Occurrence of black spot disease induced by *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1832) (Digenea: Diplostomatidae) in endemic and native fish of Turkey: seven new host records. J Hellenic Vet Med Soc 71:2121–2126

IPBES (2019) Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services. Zenodo

Isobe A, Kinoshita S, Hojo N, et al (1994) The 12th Human Case of *Clinostomum* sp. Infection in Japan. Jpn J Parasitol 43:193–198

Isobe A, Yoneyama T, Ohshita M (1992) The 13th human case of *Clinostomum* sp. infection in Japan. Jpn J Parasitol 42:165

IUCN (2000) IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. IUCN, Gland, Switzerland

IUCN SSC Amphibian Specialist Group (2020) The IUCN Red List of Threatened Species. In: IUCN Red List of Threatened Species. https://www.iucnredlist.org/en. Accessed 15 Jan 2024

Jacoby D, Gollock M (2014) *Anguilla anguilla*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T60344A45833138. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T60344A45833138.en

Jakob E, Hanel R, Klimpel S, Zumholz K (2009) Salinity dependence of parasite infestation in the European eel *Anguilla anguilla* in northern Germany. ICES J Mar Sci 66:358–366. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn160

Jakob E, Walter T, Hanel R (2016) A checklist of the protozoan and metazoan parasites of European eel (*Anguilla anguilla*): checklist of *Anguilla anguilla* parasites. J Appl Ichthyol 32:757–804. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2009.01345.x

Johnson SC, Treasurer JW, Bravo S, et al (2004) A Review of the Impact of Parasitic Copepods on Marine Aquaculture. Zool Stud 43:229–243

Johnson SK, Fries LT, Williams J, Huffman DG (1995) Presence of the parasitic swim bladder nematode, *Anguillicola crassus*, in Texas aquaculture. Worl Aquacult 26:35–36

Johnson TH, Stattersfield AJ (1990) A global review of island endemic birds. Ibis 132:167–180. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1990.tb01036.x

Jones BF, Cappello M (2004) Trematodes. In: Johnson LR (ed) Encyclopedia of Gastroenterology. Elsevier, New York, pp 523–526

Jourdain E, Gauthier-Clerc M, Bicout D, Sabatier P (2007) Bird Migration Routes and Risk for Pathogen Dispersion into Western Mediterranean Wetlands. Emerg Infect Dis 13:365. https://doi.org/10.3201/eid1303.060301

Jousseaume T, Roussel J-M, Beaulaton L, et al (2021) Molecular detection of the swim bladder parasite *Anguillicola crassus* (Nematoda) in fecal samples of the endangered European eel *Anguilla anguilla*. Parasitol Res 120:1897–1902. https://doi.org/10.1007/s00436-021-07100-3

Joyeux C, Baer J-G (1953) Sur quelques Helminthes de la région de Gannat (Allier). Publ Soc Linn Lyon 22:25–32. https://doi.org/10.3406/linly.1953.7547

Jung SC, Oh HJ, Kim DM, Park JH (2015) A Case of Pharyngitis Caused by *Clinostomum complanatum*. Korean J Otorhinolaryngol-Head Neck Surg 58:61. https://doi.org/10.3342/kjorl-hns.2015.58.1.61

Jurajda P, Černý J, Polačik M, et al (2005) The recent distribution and abundance of non-native *Neogobius* fishes in the Slovak section of the River Danube. J Appl Ichthyol 21:319–323. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00688.x

Kamo H, Ogino K, Hatsushika R (1962) A Unique Infection of Man with *Clinostomum* sp., a Small Trematode causing Acute Laryngitis. Yonago Acta Med 6:37–40

Karanis P, Taraschewski H (1993) Host-parasite interface of *Caryophyllaeus laticeps* (Eucestoda: Caryophyllidae) in three species of fish. J Fish Dis 16:371–379. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1993.tb00870.x

Kark S, Solarz W, Chiron F, et al (2009) Alien Birds, Amphibians and Reptiles of Europe. In: Handbook of Alien Species in Europe. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 105–118

Kaur P, Shrivastav R, Qureshi TA (2013) Pathological effects of *Eustrongylides* sp. larvae (Dioctophymatidae) infection in freshwater fish, *Glossogobius giuris* (Ham.) with

special reference to ovaries. J Parasit Dis 37:245–250. https://doi.org/10.1007/s12639-012-0173-5

Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends Ecol Evol 17:164–170. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0

Kearn GC (2018) Reproduction in the Platyhelminthes (Flatworms). In: Skinner MK (ed) Encyclopedia of Reproduction (Second Edition). Academic Press, Oxford, pp 498–507

Kearn GC (ed) (2004) Leeches. In: Leeches, Lice and Lampreys: A Natural History of Skin and Gill Parasites of Fishes. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 131–153

Keiser J, Utzinger J (2009) Food-Borne Trematodiases. Clin Microbiol Rev 22: 466–483. https://doi.org/10.1128/cmr.00012-09

Keith P (1998) Evolution des peuplements ichtyologiques de France et stratégies de conservation. These de doctorat, Rennes 1

Keith P, Allardi J, Moutou B (1992) Livre rouge des espèces menacées de poissons d'eau douce de France et bilan des introductions. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

Keith P, Poulet N, Denys G, et al (2020) Les Poissons d'eau douce de France - 2ème édition. Biotope Editions, Mèze ; Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris, France

Keller RP, Zu Ermgassen PSE, Aldridge DC (2009) Vectors and Timing of Freshwater Invasions in Great Britain. Conserv Biol 23:1526–1534. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01249.x

Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, et al (2009) Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? Ecology 90:2047–2056. https://doi.org/10.1890/08-1085.1

Kennedy CR (2007) The pathogenic helminth parasites of eels. J Fish Dis 30:319–334. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00821.x

Kennedy CR (1974) A checklist of British and Irish freshwater fish parasites with notes on their distribution. J Fish Biol 6:613–644. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1974.tb05104.x

Kennedy CR (1993) The dynamics of intestinal helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in a small stream: long-term changes in richness and structure. Parasitology 107:71–78. https://doi.org/10.1017/S0031182000079427

Kennedy CR, Berrilli F, Di Cave D, et al (1998) Composition and diversity of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in the River Tiber: long-term changes and comparison with insular Europe. J Helminthol 72:301–306. https://doi.org/10.1017/S0022149X00016643

Kennedy CR, Fitch DJ (1990) Colonization, larval survival and epidemiology of the nematode *Anguillicola crassus*, parasitic in the eel, *Anguilla anguilla*, in Britain. J Fish Biol 36:117–131. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05588.x

Kennedy CR, Lie SF (1976) The distribution and pathogenicity of larvae of *Eustrongylides* (Nematoda) in brown trout *Salmo trutta* L. in Fernworthy Reservoir, Devon. J Fish Biol 8:293–302. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1976.tb03952.x

Kennedy CR, Moriarty C (2002) Long-term stability in the richness and structure of helminth communities in eels, *Anguilla anguilla*, in Lough Derg, River Shannon, Ireland. J Helminthol 76:315–322. https://doi.org/10.1079/JOH2002140

Kennedy CR, Nie P, Kaspers J, Paulisse J (1992) Are eels (*Anguilla anguilla* L.) planktonic feeders? Evidence from parasite communities. J Fish Biol 41:567–580. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02684.x

Kennedy D (2001) Black Carp and Sick Cows. Science 292:169–169. https://doi.org/10.1126/science.292.5515.169

Kennedy M, Fitzmaurice P (1972) Some aspects of the biology of gudgeon *Gobio gobio* (L.) in Irish waters. J Fish Biol 4:425–440. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1972.tb05690.x

Kifune T, Kousaka M (1994) The second case of human infection with *Clinostomum* sp. (Trematoda: Clinostomidae) in Saga prefecture. Med Bull Fukuoka Univ 21:99–103

Kifune T, Oda M, Umezaki T (1994) The third case of human infection with *Clinostomum* sp. (Trematoda: Clinostomidae) in Saga prefecture. Med Bull Fukuoka Univ 21:111–117

Kifune T, Ogata M, Miyahara M (2000) The first case of human infection with *Clinostomum* (Trematoda: Clinostomidae) in Yamaguchi Prefecture, Japan. Med Bull Fukuoka Univ 27:101–105

Kim H, Cho S-W, Oh H, Byeon HK (2019) A Case of Unexpected *Clinostomum complanatum* Infection Initially Presenting as Foreign Body in Pharynx. Korean J Parasitol 57:175–177. https://doi.org/10.3347/kjp.2019.57.2.175

Kirin D, Chunchukova M, Kuzmanova D, Paskaleva V (2020) Helminths and helminth communities of the brown trout (*Salmo trutta fario*, Linnaeus, 758) from the Tamrashka River, Bulgaria. Scient Papers Ser D Animal Sci 63:489–494

Kirjušina M, Vismanis K, Nations F and AO of the U (2007) Checklist of the Parasites of Fishes of Latvia. Food & Agriculture Org., Roma, Italia

Kirk RS (2003) The impact of *Anguillicola crassus* on European eels. Fish Manage Ecol 10:385–394. https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2003.00355.x

Kirk RS, Kennedy CR, Lewis JW (2000) Effect of salinity on hatching, survival and infectivity of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) larvae. Dis Aquat Org 40:211–218. https://doi.org/10.3354/dao040211

Kitagawa N, Oda M, Totoki T, et al (2003) Lidocaine spray used to capture a live *Clinostomum* parasite causing human laryngitis. Am J Otolaryngol 24:341–343. https://doi.org/10.1016/S0196-0709(03)00060-7

Kmentová N, Van Steenberge M, van den Audenaerde DFET, et al (2019) Co-introduction success of monogeneans infecting the fisheries target *Limnothrissa miodon* differs between two non-native areas: the potential of parasites as a tag for introduction pathway. Biol Invasions 21:757–773. https://doi.org/10.1007/s10530-018-1856-3

Køie M (1991) Swimbladder nematodes (*Anguillicola* spp.) and gill monogeneans (*Pseudodactylogyrus* spp.) parasitic on the European eel (*Anguilla anguilla*). ICES J Mar Sci 47:391–398. https://doi.org/10.1093/icesjms/47.3.391

Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends Ecol Evol 16:199–204. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2

Kopp K, Jokela J (2007) Resistant invaders can convey benefits to native species. Oikos 116:295–301. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15290.x

Kottelat M (2007) Three new species of *Phoxinus* from Greece and southern France (Teleostei: Cyprinidae). Ichthyol Explor Freshwaters 18:145

Králová-Hromadová I, Radačovská A, Čisovská Bazsalovicsová E, Kuchta R (2021) Ups and downs of infections with the broad fish tapeworm *Dibothriocephalus latus* in Europe from 1900 to 2020: Part I. Adv Parasitol 114:75–166. https://doi.org/10.1016/bs.apar.2021.08.008

Kristmundsson Á, Helgason S (2007) Parasite communities of eels *Anguilla anguilla* in freshwater and marine habitats in Iceland in comparison with other parasite communities of eels in Europe. Folia Parasitol 54:141–153. https://doi.org/10.14411/fp.2007.019

Kristmundsson Á, Richter SH (2009) Parasites of resident arctic charr, *Salvelinus alpinus*, and brown trout, *Salmo trutta*, in two lakes in Iceland. Icel Agric Sci 22:5–18

Kuchta R, Radačovská A, Bazsalovicsová E, Králová-Hromadová I (2023) Ups and downs of infections with the broad fish tapeworm *Dibothriocephalus latus* in Europe (Part II) and Asia from 1900 to 2020. Adv Parasitol 122:1–69. https://doi.org/10.1016/bs.apar.2023.05.001

Kumada N, Mizuno S, Kawamoto F, et al (1983) A case of *Clinostomum* sp. infection in Aichi Pref., Japan. Jpn J Parasitol 32:17

Kusznierz J, Tagayev D, Sienkiewicz T, Paśko Ł (2023) Molecular and osteological verification of the taxonomic status of *Phoxinus sedelnikowi* (Berg, 1908) (Teleostei: Leuciscidae). Eur Zool J 90:113–125. https://doi.org/10.1080/24750263.2022.2163712

Kuzmanova D, Chunchukova M, Kirin D (2019) Helmints and helminth communities of *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758) from Osym River, Bulgaria. Scient Papers Ser D Animal Sci 62:456–462

Kvach Y, Janáč M, Nehring S, et al (2017a) Parasite communities and infection levels of the invasive Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) from the Naab river basin, Germany. J Helminthol 91:703–710. https://doi.org/10.1017/S0022149X16000791

Kvach Y, Kutsokon I, Roman A, et al (2020) Parasite acquisition by the invasive Chinese sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) (Gobiiformes: Odontobutidae) in Latvia and Ukraine. J Appl Ichthyol 36:785–794. https://doi.org/10.1111/jai.14100

Kvach Y, Ondračková M, Bryjová A, Jurajda P (2017b) Parasites as biological tags of divergence in Central European gudgeon populations (Actinopterygii: Cyprinidae: Gobioninae). Biologia 72:671–679. https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0073

Kvach Y, Ondračková M, Janáč M, Jurajda P (2017c) The parasite community of round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) (Actinopterygii: Gobiidae) newly introduced into the upper Elbe. Knowl Manag Aquat Ecosyst 19. https://doi.org/10.1051/kmae/2017010

Kvach Y, Ondračková M, Seifertová M, Hulak B (2019) *Gyrodactylus ginestrae* n. sp. (Monogenea: Gyrodactylidae), a parasite of the big-scale sand smelt, *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Actinopterygii: Atherinidae) from the Black Sea. Parasitol Res 118:3315–3325. https://doi.org/10.1007/s00436-019-06483-8

Kvach Y, Sasal P (2010) *Telosentis exiguus* (von Linstow, 1901) (Palaeacanthocephala: Illiosentidae), a generalist parasite of fishes in the Mediterranean basin. Syst Parasitol 76:9–18. https://doi.org/10.1007/s11230-009-9222-6

Kvach Y, Stepien CA (2008) Metazoan parasites of introduced round and tubenose gobies in the Great Lakes: Support for the "Enemy Release Hypothesis." J Gt Lakes Res 34:23–35. https://doi.org/10.3394/0380-1330(2008)34[23:MPOIRA]2.0.CO;2

Lægran A (2022) Comparison of the parasite communities of brown trout (*Salmo trutta*) from two coastal lakes in central Norway. Thèse de master, UiT Norges Arktiske Universitet

Lafferty KD (1997) Environmental parasitology: What can parasites tell us about human impacts on the environment? Parasitol Today 13:251–255. https://doi.org/10.1016/S0169-4758(97)01072-7

Lafferty KD, Allesina S, Arim M, et al (2008) Parasites in food webs: the ultimate missing links. Ecol Lett 11:533–546. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x

Lafferty KD, Dobson AP, Kuris AM (2006) Parasites dominate food web links. Proc Natl Acad Sci USA 103:11211–11216. https://doi.org/ 0.1073/pnas.0604755103

Lafferty KD, Kuris AM (1999) How environmental stress affects the impacts of parasites. Limnol Oceanogr 44:925–931. https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0925

Lamarque P (1965) Application de l'électricité à l'aménagement des eaux douces – Théorie et pratique de la pêche et des barrières électriques. INRA, Biarritz, France

Lambdon P, Pyšek P, Basnou C, et al (2008) Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. Preslia 80:101–149

Lambert A (1977) Les Monogènes Monopisthocotylea parasites des Poissons d'eau douce de la France méditerranéenne. Bull Mus Natl Hist Nat Ser 3:177–214

Lamková K, Šimková A, Palíková M, et al (2007) Seasonal changes of immunocompetence and parasitism in chub (*Leuciscus cephalus*), a freshwater cyprinid fish. Parasitol Res 101:775–789. https://doi.org/10.1007/s00436-007-0546-3

Lane RL, Morris JE (2000) Biology, prevention, and effects of common grubs (digenetic trematodes) in freshwater fish. Tech Bull Ser 115:1–6

Lautraite A, Blanc G, Thiery R, et al (1999) Gyrodactylids parasitizing salmonids in Brittany and Western Pyrénées water basins: epidemiological features of infection and species composition. Bull Fr Pêche Piscic 305–325. https://doi.org/10.1051/kmae:1999001

Le Brun N, Renaud F, Lambert A (1988) The genus *Diplozoon* (Monogenea, Polyopisthocotylea) in Southern France: Speculation and specificity. Int J Parasitol 18:395–400. https://doi.org/10.1016/0020-7519(88)90150-6

Lebedeva DI, Chrisanfova GG, Ieshko EP, et al (2021) Morphological and molecular differentiation of *Diplostomum* spp. metacercariae from brain of minnows (*Phoxinus phoxinus* L.) in four populations of northern Europe and East Asia. Infect Genet Evol 92:104911. https://doi.org/10.1016/j.meegid.2021.104911

Lee GS, Park SW, Kim J, et al (2017) A Case of Endoscopically Treated Laryngopharyngitis Resulting from *Clinostomum complanatum* Infection. Korean J Gastroenterol 69:177. https://doi.org/10.4166/kjg.2017.69.3.177

Lefebvre F, Contournet P, Priour F, et al (2002) Spatial and temporal variation in *Anguillicola crassus* counts: Results of a 4 year survey of eels in Mediterranean lagoons. Dis Aquat Org 50:181–188. https://doi.org/10.3354/dao050181

Lefebvre F, Fazio G, Mounaix B, Crivelli AJ (2013) Is the continental life of the European eel *Anguilla anguilla* affected by the parasitic invader *Anguillicoloides crassus*? Proc R Soc B: Biol Sci 280:20122916. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2916

Lefebvre FS, Crivelli AJ (2004) Anguillicolosis: Dynamics of the infection over two decades. Dis Aquat Org 62:227–232. https://doi.org/10.3354/dao062227

Lehtonen H (2002) Alien Freshwater Fishes of Europe. In: Leppäkoski E, Gollasch S, Olenin S (eds) Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 153–161

Leonardos I, Trilles J-P (2003) Host-parasite relationships: occurrence and effect of the parasitic isopod *Mothocya epimerica* on sand smelt *Atherina boyeri* in the Mesolongi and Etolikon Lagoons (W. Greece). Dis Aquat Org 54:243–251. https://doi.org/10.3354/dao054243

Leonardos I, Trilles J-P (2004) Reproduction of *Mothocya epimerica* (Crustacea: Isopoda: Cymothoidae), parasitic on the sand smelt *Atherina boyeri* (Osteichthyes: Atherinidae) in Greek lagoons. Dis Aquat Org 62:249–253. https://doi.org/10.3354/dao062249

León-Règagnon V (2019) Helminths of The Eurasian Marsh Frog, *Pelophylax Ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae), from the Shiraz Region, Southwestern Iran. Helminthologia 56:261–268. https://doi.org/10.2478/helm-2019-0022

Lester RJG, Moore BR (2015) Parasites as valuable stock markers for fisheries in Australasia, East Asia and the Pacific Islands. Parasitology 142:36–53. https://doi.org/10.1017/S003118201400016X

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. https://doi.org/10.1007/s10530-009-9491-7

Lichtenfels JR, Lavies B (1976) Mortality in red-sided garter snakes, *Thamnophis sirtalis parietalis*, due to larval nematode, *Eustrongylides* sp. Lab Anim Sci 26:465–467

Ligorini V, Crayol E, Huneau F, et al (2023) Small Mediterranean coastal Lagoons Under Threat: Hydro-ecological Disturbances and Local Anthropogenic Pressures (Size Matters). Estuaries Coasts 46: 2220–2243. https://doi.org/10.1007/s12237-023-01182-1

Ligorini V, Malet N, Garrido M, et al (2022) Phytoplankton dynamics and bloom events in oligotrophic Mediterranean lagoons: seasonal patterns but hazardous trends. Hydrobiologia 849:2353–2375. https://doi.org/10.1007/s10750-022-04874-0

Linné CV (1758) Systema naturae per regna tria naturae :secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis, 10th, revised edn. Laurentius Salvius, Holmiae [Stockholm]

Linossier J, Faggio G, Bosc V (2017) Listes rouges régionales des oiseaux nicheurs, des reptiles et des amphibiens de Corse. Document de synthèse. CEN-Corse

Locke LN (1961) Heron and Egret Losses Due to Verminous Peritonitis. Avian Dis 5:135–138. https://doi.org/10.2307/1587612

Loot G, Reyjol Y, Poulet N, et al (2007) Effects of small weirs on fish parasite communities. Parasitol Res 101:1265–1276. https://doi.org/10.1007/s00436-007-0632-6

Loukili A, Belghyti D (2007) The dynamics of the nematode *Anguillicola crassus*, Kuvahara 1974 in eel *Anguilla anguilla* (L. 1758) in the Sebou estuary (Morocco). Parasitol Res 100:683–686. https://doi.org/10.1007/s00436-006-0349-y

Lowe L, Szemis J, Webb JA (2017) Uncertainty and Environmental Water. In: Horne AC, Webb JA, Stewardson MJ, et al. (eds) Water for the Environment. Academic Press, pp 317–344

Lucentini L, Puletti ME, Ricciolini C, et al (2011) Molecular and Phenotypic Evidence of a New Species of Genus *Esox* (Esocidae, Esociformes, Actinopterygii): The Southern Pike, *Esox flaviae*. PLOS ONE 6:e25218. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025218

Lucký Z (1970) Pathological changes with posthodiplostomosis of fish fry. Acta Vet Brno 1:51–66

Lumme J, Mäkinen H, Ermolenko AV, et al (2016) Displaced phylogeographic signals from *Gyrodactylus arcuatus*, a parasite of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*, suggest freshwater glacial refugia in Europe. Int J Parasitol 46:545–554. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.03.008

Lumme J, Ziętara MS, Lebedeva D (2017) Ancient and modern genome shuffling: reticulate mito-nuclear phylogeny of four related allopatric species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Monogenea: Gyrodactylidae), ectoparasites on the Eurasian minnow *Phoxinus phoxinus* (L.)(Cyprinidae). Syst Parasitol 94:183–200. https://doi.org/10.1007/s11230-016-9696-y

Lymbery AJ, Morine M, Kanani HG, et al (2014) Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. Int J Parasitol Parasites Wildl 3:171–177. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.04.002

Lyndon AR, Kennedy CR (2001) Colonisation and extinction in relation to competition and resource partitioning in acanthocephalans of freshwater fishes of the British Isles. Folia Parasitol 48:37–46. https://doi.org/10.14411/fp.2001.007

Maamouri F, Gargouri L, Ould Daddah M, Bouix G (1999) Occurrence of*Anguillicola crassux* (Nematode, Anguillicolidae) in the Ichkeul Lake (Northern Tunisia). Bull Eur Assoc Fish Pathol 19:17–19

MacArthur RH (1965) Patterns of Species Diversity. Biol Rev 40:510–533. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x

Macarthur RH, Wilson EO (1967) The Theory of Island Biogeography, Revised. Princeton University Press, Princeton, USA

MacCrimmon HR, Marshall TL (1968) World Distribution of Brown Trout, *Salmo trutta*. J Fish Res Bd Can 25:2527–2548. https://doi.org/10.1139/f68-225

Mackenzie K (2002) Parasites as biological tags in population studies of marine organisms: an update. Parasitology 124:153–163. https://doi.org/10.1017/S0031182002001518

MacLeod CJ, Paterson AM, Tompkins DM, Duncan RP (2010) Parasites lost – do invaders miss the boat or drown on arrival? Ecol Lett 13:516–527. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01446.x

Maejima J, Fukumoto S, Tanihata T, et al (1996) The fourth case of human infection with *Clinostomum* sp. (Trematoda: Clinostomidae) in Shimane prefecture. Jpn J Parasitol 45:333–337

Maggini I, Cardinale M, Sundberg JH, et al (2020) Recent phenological shifts of migratory birds at a Mediterranean spring stopover site: Species wintering in the Sahel advance passage more than tropical winterers. PLOS ONE 15:e0239489. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239489

Malmberg G (1987) *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 and *G. truttae* Gläser, 1974 – two problematic species. Abo Akademi Information 19:34

Marchand B (1994) Les animaux parasites. Biologie et systématique. Les Nouvelles Éditions Africaines du Sénégal, Dakar, Sénégal

Marchand B (2014) Parasites et biodiversité. Biologie et diversité des protistes et métazoaires parasites. Ellipses, Paris, France

Marcogliese D (2023) Major drivers of biodiversity loss and their impacts on helminth parasite populations and communities. J Helminthol 97:e34. https://doi.org/10.1017/S0022149X2300010X

Marcogliese DJ (2005) Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health? Int J Parasitol 35:705–716. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.01.015

Marcogliese DJ (2004) Parasites: Small Players with Crucial Roles in the Ecological Theater. EcoHealth 1:151–164. https://doi.org/10.1007/s10393-004-0028-3

Margolis L (1993) A case of forensic parasitology. J Parasitol 79:461–462

Margulis L, Chapman MJ (2009) Animalia. In: Margulis L, Chapman MJ (eds) Kingdoms and Domains (Fourth Edition). Academic Press, London, pp 231–377

Marković G, Krsmanović M (2008) The influence of *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea, Trematodes) metacercariae infestation on the growth rate of *Leuciscus cephalus* L.(Cyprinidae, Pisces). Acta agric Serb 13:73–76

Marrone F, Naselli-Flores L (2015) A review on the animal xenodiversity in Sicilian inland waters (Italy). Adv Oceanogr Limnol 6:2–12. https://doi.org/10.4081/aiol.2015.5451

Mayer J, Donnelly TM (eds) (2013) Flukes (Monogenean Parasites). In: Clinical Veterinary Advisor. W.B. Saunders, Saint Louis, pp 22–24

Mazzone A, Caffara M, Gustinelli A, et al (2019) Morphological and molecular characterization of larval and adult stages of *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymatoidea) with histopathological observations. J Parasitol 105:882–889. https://doi.org/10.1645/19-44

McGeoch MA, Butchart SHM, Spear D, et al (2010) Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses: Invasive alien species

indicator: 2010 Biodiversity Target. Divers Distrib 16:95–108. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x

Mehlhorn H (2016) Encyclopedia of Parasitology, 4th edn. Springer, Berlin, Heidelberg

Menconi V, Manfrin C, Pastorino P, et al (2020a) First Report of *Clinostomum complanatum* (Trematoda: Digenea) in European Perch (*Perca fluviatilis*) from an Italian Subalpine Lake: A Risk for Public Health? Int J Environ Res Public Health 17:1389. https://doi.org/10.3390/ijerph17041389

Menconi V, Riina MV, Pastorino P, et al (2020b) First Occurrence of *Eustrongylides* spp. (Nematoda: Dioctophymatidae) in a Subalpine Lake in Northwest Italy: New Data on Distribution and Host Range. Int J Environ Res Public Health 17:4171. https://doi.org/10.3390/ijerph17114171

Mierzejewska K, Kvach Y, Woźniak M, et al (2012) Parasites of an Asian fish, the Chinese sleeper *Perccottus glenii*, in the Włocławek Reservoir on the lower Vistula River, Poland: In search of the key species in the host expansion process. Comp Parasitol 79:23–29. https://doi.org/10.1654/4519.1

Mihalca AD, Fictum P, Škorič M, et al (2007) Severe Granulomatous Lesions in Several Organs from *Eustrongylides* Larvae in a Free-ranging Dice Snake, *Natrix tessellata*. Vet Pathol 44:103–105. https://doi.org/10.1354/vp.44-1-103

Milazzo C, Bellocq JG de, Cagnin M, et al (2003) Helminths and Ectoparasites of Rattus rattus and Mus musculus from Sicily, Italy. Comp Parasitol 70:199–204. https://doi.org/10.1654/4109.1

Miller AD (2021) Histopathologic diagnosis. In: Bowman DD (ed) Georgis' Parasitology for Veterinarians (Eleventh Edition). W.B. Saunders, St. Louis (MO), pp 455-478.e1

Miller DL, Bursey CR, Gray MJ, Smith LM (2004) Metacercariae of *Clinostomum attenuatum* in *Ambystoma tigrinum mavortium*, *Bufo cognatus* and *Spea multiplicata* from west Texas. J Helminthol 78:373–376. https://doi.org/10.1079/JOH2004248

Miller MJ, Feunteun E, Tsukamoto K (2016) Did a "perfect storm" of oceanic changes and continental anthropogenic impacts cause northern hemisphere anguillid recruitment reductions? ICES J Mar Sci 73:43–56. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv063

Miquel J, Casanova JC, Fons R, et al (1996) Helminthes parasites des Rongeurs muridés des îles d'Hyères (Var, France) : Aspects écologiques. In: Vie et milieu (1980). Banyuls-sur-Mer, France, pp 219–223

Modesto V, Ilarri M, Souza AT, et al (2018) Fish and mussels: Importance of fish for freshwater mussel conservation. Fish Fish 19:244–259. https://doi.org/10.1111/faf.12252

Moher D, Shamseer L, Clarke M, et al (2015) Preferred reporting items for systematic review and meta-analysis protocols (PRISMA-P) 2015 statement. Syst Rev 4:1. https://doi.org/10.1186/2046-4053-4-1

Molnár K (1993) On eels (*Anguilla anguilla*) infected by *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea). Acta Vet Hung 41:349–360

Molnár K, Baska F, Csaba G, et al (1993) Pathological and histopathogical studies of the swimbladder of eels *Anguilla anguilla* infected by *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea). Dis Aquat Org 15:41–50

Molnár K, Szakolczai J, Vetési F (1995) Histological changes in the swimbladder wall of eels due to abnormal location of adults and 2nd stage larvae of *Anguillicola crassus*. Acta Vet Hung 43:125–137

Molnár K, Székely C, Ferenc B (1991) Mass mortality of eel in Lake Balaton due to *Anguillicola crassus* infection. Bull Eur Assoc Fish Pathol 11:211–2012

Molnár K, Székely C, Perényi M (1994) Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) infection in eels of Lake Balaton, Hungary. Folia Parasitol 41:193–202

Mombaerts M, Verreycken H, Volckaert F, Huyse T (2014) The invasive round goby *Neogobius melanostomus* and tubenose goby *Proterorhinus semilunaris*: two introduction routes into Belgium. Aquac Invasions 9:305–314. https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.3.06

Monnolo A, Clausi MT, Del Piano F, et al (2023) Do Organochlorine Contaminants Modulate the Parasitic Infection Degree in Mediterranean Trout (*Salmo trutta*)? Animals 13:2961. https://doi.org/10.3390/ani13182961

Montero FE, Crespo S, Padrós F, et al (2004) Effects of the gill parasite *Zeuxapta seriolae* (Monogenea: Heteraxinidae) on the amberjack *Seriola dumerili* Risso (Teleostei: Carangidae). Aquaculture 232:153–163. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00536-2

Moravec F (1971) On the problem of host specificity, reservoir parasitism and secondary invasions of *Camallanus lacustris* (Nematoda; Camallanidae). Helminthologia 10:107–114

Moravec F (1996) Aquatic invertebrates (snails) as new paratenic hosts of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) and the role of paratenic hosts in the life cycle of this parasite. Dis Aquat Org 27:237–239. https://doi.org/10.3354/dao027237

Moravec F (1994) Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe, 1st edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

Moravec F (2004) Metazoan parasites of salmonid fishes of Europe, Vyd. 1. Academia, Praha, Czech Republic

Moravec F (2013) Observations on the metazoan parasites of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) after its reintroduction into the Elbe River basin in the Czech Republic. Folia Parasitol 50:298–304. https://doi.org/10.14411/fp.2003.049

Moravec F, Konecny R (1994) Some new data on the intermediate and paratenic hosts of the nematode *Anguillicola crassus* Kuwahara, Niimi et Itagaki, 1974 (Dracunculoidea), a swimbladder parasite of eels. Folia Parasitol 41:65–70

Moravec F, Skoríková B (1998) Amphibians and larvae of aquatic insects as new paratenic hosts of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea), a swimbladder parasite of eels. Dis Aquat Org 34:217–222. https://doi.org/10.3354/dao034217

Morgan DL, Hambleton SJ, Gill HS, Beatty SJ (2002) Distribution, biology and likely impacts of the introduced redfin perch (*Perca fluviatilis*) (Percidae) in Western Australia. Mar Freshwater Res 53:1211–1221. https://doi.org/10.1071/mf02047

Morgan GS, Woods CA (1986) Extinction and the zoogeography of West Indian land mammals. Biol J Linn Soc 28:167–203. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01753.x

Mouillot D, Culioli J-M, Chi TD (2002) Indicator species analysis as a test of non-random distribution of species in the context of marine protected areas. Environ Conserv 29:385–390. https://doi.org/10.1017/S0376892902000267

Mrdak D, Pietrock M, Brämick U, et al (2018) Population traits and colonization success of non-native Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) 35 years after its first appearance in the Mediterranean Lake Skadar. Environ Biol Fish 101:417–428. https://doi.org/10.1007/s10641-017-0707-x

Müller G (1995) Prevalence and abundance of two trematode parasites, *Diplostomum phoxini* and *Macrolecithus papilliger* in European minnows (*Phoxinus phoxinus*) in an artificial Swiss Alpine lake. Aquat Sci 57:119–126. https://doi.org/10.1007/BF00877380

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403:853–858. https://doi.org/10.1038/35002501

Nagasawa K, Cruz-Lacierda ER (eds) (2004) Diseases of cultured groupers. Southeast Asian Fisheries Development Center, Aquaculture Dept, Tigbauan, Iloilo, Philippines

Narr LL, O'Donnell JG, Libster B, et al (1996) Eustrongylidiasis - A parasitic infection acquired by eating live minnows. J Osteopath Med 96:400–400. https://doi.org/10.7556/jaoa.1996.96.7.400

Neto AF, Costa JL, Costa MJ, Domingos I (2010) Epidemiology and pathology of *Anguillicoloides crassus* in European eel *Anguilla anguilla* from the Tagus estuary (Portugal). Dis Aquat Org 88:225–233. https://doi.org/10.3354/dao02166

Newbold LR, Hockley FA, Williams CF, et al (2015) Relationship between European eel *Anguilla anguilla* infection with non-native parasites and swimming behaviour on encountering accelerating flow. J Fish Biol 86:1519–1533. https://doi.org/10.1111/jfb.12659

Nieberding C, Morand S, Libois R, Michaux JR (2006) Parasites and the island syndrome: the colonization of the western Mediterranean islands by *Heligmosomoides polygyrus* (Dujardin, 1845). J Biogeogr 33:1212–1222. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01503.x

Nieberding C, Morand S, Libois R, Michaux JR (2004) A parasite reveals cryptic phylogeographic history of its host. Proc R Soc B Biol Sci 271:2559–2568. https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2930

Nieberding CM, Olivieri I (2007) Parasites: proxies for host genealogy and ecology? Trends Ecol Evol 22:156–165. https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.012

Nilsson PA, Skov C, Farrell JM (2008) Current and future directions for pike ecology and management: a summary and synthesis. Hydrobiologia 601:137–141. https://doi.org/10.1007/s10750-007-9260-5

Nimeth K, Zwerger P, Würtz J, et al (2000) Infection of the glass-eel swimbladder with the nematode *Anguillicola crassus*. Parasitology 121:75–83. https://doi.org/10.1017/S003118209900606X

Nogrado K, Adisakwattana P, Reamtong O (2023) Human gnathostomiasis: A review on the biology of the parasite with special reference on the current therapeutic management. Food Waterborne Parasitol 33:e00207. https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2023.e00207

Norton J, Lewis JW, Rollinson D (2003) Parasite infracommunity diversity in eels: A reflection of local component community diversity. Parasitology 127:475–482. https://doi.org/10.1017/S0031182003003937

Norton J, Lewis JW, Rollinson D (2004a) Temporal and spatial patterns of nestedness in eel macroparasite communities. Parasitology 129:203–211. https://doi.org/10.1017/S0031182004005517

Norton J, Rollinson D, Lewis JW (2004b) Patterns of infracommunity species richness in eels, *Anguilla anguilla*. J Helminthol 78:141–146. https://doi.org/10.1079/JOH2003222

Öktener A, Sezgin M (2000) *Mothocya epimerica* Costa,1851 (Flabellifera: Cymothoidae), an isopod parasite in the branchial cavities of the Black Sea Silverfish *Atherina boyeri* Risso,1810 (Perciformes, Atherinidae). J Black Sea/Medit Environ 6:23–29

Ondračková M, Bartosova S, Valová Z, et al (2004a) Occurrence of black-spot disease caused by metacercariae of *Posthodiplostomum cuticola* among juvenile fishes in water reservoirs in the Morava River basin. Acta Parasitol 49:222–227

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. https://doi.org/10.1007/s00436-009-1384-2

Ondračková M, Gelnar M, Jurajda P (2004b) *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea: Diplostomatidae) in intermediate fish hosts: factors contributing to the parasite infection and prey selection by the definitive bird host. Parasitology 129:761–770. https://doi.org/10.1017/S0031182004006456

Ondračková M, Hudcová I, Dávidová M, et al (2015) Non-native gobies facilitate the transmission of *Bucephalus polymorphus* (Trematoda). Parasites Vectors 8:1–11. https://doi.org/10.1186/s13071-015-0999-7

Ondračková M, Janáč M, Borcherding J, et al (2021) Non-native gobies share predominantly immature parasites with local fish hosts. J Vertebr Biol 70:21050. https://doi.org/10.25225/jvb.21050

Ondračková M, Reichard M, Jurajda P, Gelnar M (2004c) Seasonal dynamics of *Posthodiplostomum cuticola* (Digenea, Diplostomatidae) metacercariae and parasite-enhanced growth of juvenile host fish. Parasitol Res 93:131–136. https://doi.org/10.1007/s00436-004-1123-7

Orecchia P, Paggi L, Radujković BM (1988) Digeneans of fishes from the Adriatic Sea with a description of *Lecithaster atherinae* n. sp. from *Atherina* (*Hepsetia*) *boyeri*. Parassitologia 30:225–229

Oros M, Hanzelová V (2009) Re-establishment of the fish parasite fauna in the Tisa River system (Slovakia) after a catastrophic pollution event. Parasitol Res 104:1497–1506. https://doi.org/10.1007/s00436-009-1356-6

Orrù F, Deiana AM, Cau A (2010) Introduction and distribution of alien freshwater fishes on the island of Sardinia (Italy): an assessment on the basis of existing data sources. J Appl Ichthyol 26:46–52. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01501.x

Orsoni V, Souchu P, Sauzade D (2001) Caractérisation de l'état d'eutrophisation des trois principaux étangs corses (Biguglia, Diana et Urbino), et proposition de renforcement de leur surveillance. Rapport final

Outeiral S, Alvarez F, Paniagua E, et al (2001) Digenean parasites of the European eel from estuaries in North-West Spain. Helminthologia 38:85–92

Page MJ, McKenzie JE, Bossuyt PM, et al (2021) The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviews. Syst Rev 10:89. https://doi.org/10.1186/s13643-021-01626-4

Page RDM (2003) Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution. University of Chicago Press, Chicago, USA

Palandačić A, Bravničar J, Zupančič P, et al (2015) Molecular data suggest a multispecies complex of *Phoxinus* (Cyprinidae) in the Western Balkan Peninsula. Mol Phylogenet Evol 92:118–123. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.05.024

Palandačić A, Kruckenhauser L, Ahnelt H, Mikschi E (2020) European minnows through time: museum collections aid genetic assessment of species introductions in freshwater fishes (Cyprinidae: *Phoxinus* species complex). Heredity 124:410–422. https://doi.org/10.1038/s41437-019-0292-1

Palandačić A, Naseka A, Ramler D, Ahnelt H (2017) Contrasting morphology with molecular data: an approach to revision of species complexes based on the example of European *Phoxinus* (Cyprinidae). BMC Evol Biol 17:184. https://doi.org/10.1186/s12862-017-1032-x

Palandačić A, Witman K, Spikmans F (2022) Molecular analysis reveals multiple native and alien *Phoxinus* species (Leusciscidae) in the Netherlands and Belgium. Biol Invasions 24:2273–2283. https://doi.org/10.1007/s10530-022-02784-9

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. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.08.003

Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (2002) Manual of fish sclerochronology. Ifremer-IRD coedition, Brest, France

Pariselle A, Boeger WA, Snoeks J, et al (2011) The Monogenean Parasite Fauna of Cichlids: A Potential Tool for Host Biogeography. Int J Evol Biol 2011:e471480. https://doi.org/10.4061/2011/471480

Park C-W, Kim J-S, Joo H-S, Kim J (2009) A Human Case of *Clinostomum complanatum* Infection in Korea. Korean J Parasitol 47:401–404. https://doi.org/10.3347/kjp.2009.47.4.401

Pascal M, Vigne J-D, Lorvelec O, et al (2006) Invasions biologiques et extinctions : 11 000 ans d'histoire des vertébrés en France. Quae, Versailles, France

Pasqualini V, Derolez V, Garrido M, et al (2017) Spatiotemporal dynamics of submerged macrophyte status and watershed exploitation in a Mediterranean coastal lagoon: Understanding critical factors in ecosystem degradation and restoration. Ecol Eng 102:1–14. https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.01.027

Pazooki J, Székely C (1994) Survey of the paratenic hosts of *Anguillicola crassus*. Acta Vet Hung 42:87–97

Pergent-Martini C, Fernandez C, Agostini S, Pergent G (1997) Les Etangs de Corse, Bibliographie - Synthèse. Contrat Equipe Ecosystèmes Littoraux - Université de Corse / Office de l'Environnement de la Corse & IFREMER

Perpiñán D, Garner MM, Trupkiewicz JG, et al (2010) Scoliosis in a Tiger Salamander (*Ambystoma tigrinum*) Associated with Encysted Digenetic Trematodes of the Genus *Clinostomum*. J Wildl Dis 46:579–584. https://doi.org/10.7589/0090-3558-46.2.579

Pietrock M, Meinelt T (2002) Dynamics of *Anguillicola crassus* larval infections in a paratenic host, the ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) from the Oder River on the border of Germany and Poland. J Helminthol 76:235–240. https://doi.org/10.1079/JOH2002124

Pihlström H, Kuningas S, Salmi J, Granroth J (2022) First record of the invasive Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Gobiiformes: Odontobutidae) in Finland. Memo Soc Fauna Flora Fenn 98:87–92

Pike C, Crook V, Gollock M (2020) IUCN Red List of Threatened Species: *Anguilla anguilla*. IUCN Red List of Threatened Species. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.20202.RLTS.T60344A152845178.en

Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. Ecol Econ 52:273–288. https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002

Pimm SL, Askins RA (1995) Forest losses predict bird extinctions in eastern North America. Proc Natl Ac Sci USA 92:9343–9347. https://doi.org/10.1073/pnas.92.20.9343

Pinto RM, Barros LA, Tortelly L, et al (2004) Prevalence and pathology of helminths of ciconiiform birds from the Brazilian swamplands. J Helminthol 78:259–264. https://doi.org/10.1079/JOH2004243

Piria M, Simonović P, Kalogianni E, et al (2018) Alien freshwater fish species in the Balkans—Vectors and pathways of introduction. Fish Fish 19:138–169. https://doi.org/10.1111/faf.12242

Pöckl M (2009) Success of the invasive Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* by life history traits and reproductive capacity. Biol Invasions 11:2021–2041. https://doi.org/10.1007/s10530-009-9485-5

Pottier G, Azam D, Beaulaton L, et al (2022) La pêche scientifique à l'électricité dans les milieux aquatiques continentaux. OFB - INRAE, Vincennes, France

Poulin R (2004) Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. Basic Appl Ecol 5:423–434. https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.08.003

Poulin R, Mouillot D (2003) Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. J Biogeogr 30:837–845. https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00868.x

Prati S (2019) Seasonal and ontogenetic variation in the infection of intestinal parasites in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a subarctic lake. Thèse de Master, UiT Norges Arktiske Universitet

Prenter J, MacNeil C, Dick JTA, Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. Trends Ecol Evol 19:385–390. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.002

Prévot G, Bartoli P (1978) Le cycle de développement de *Renicola lari* J. Timon-David, 1933 (Trematoda, Renicolidae). Ann Parasitol Hum Comp 53:561–575. https://doi.org/10.1051/parasite/1978536561

Price PW (1980) Evolutionnary Biology of Parasites. Princeton University Press, Princeton, USA

Prost M (1974) Fish Monogenoidea of Poland. III. Parasites of *Phoxinus phoxinus* (L). Acta Parasitol Pol 22:139–147

Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, et al (2010) Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. Proc Natl Acad Sci USA 107:12157–12162. https://doi.org/10.1073/pnas.1002314107

QGIS Association (2023) QGIS Geographic Information System.

Quilchini Y, Foata J, Mouillot D, et al (2010) The influence of altitude, hydrographic network and season on brown trout parasites in Corsica using indicator species analysis. J Helminthol 84:13–19. https://doi.org/10.1017/S0022149X09990101

Quilichini Y (2007) Etude ultrastructurale des Plathelminthes parasites de poissons, Parasitologie et Ecotoxicologie des Salmonidés de Corse. Thèse de doctorat. Université de Corse Pasquale Paoli

Quilichini Y, Foata J, Orsini A, et al (2007) Parasitofauna study of the brown trout, *Salmo trutta* (Pisces, Teleostei) from Corsica (Mediterranean island) rivers. Parasite 14:257–260. https://doi.org/10.1051/parasite/2007143257

Rahhou I, Melhaoui M, Lecomte-Finiger R, et al (2001) Abundance and distribution of *Anguillicola crassus* (Nematoda) in eels *Anguilla anguilla* from Moulouya Estuary (Morocco). Helminthologia 38:93–98

Rahmati-Holasoo H, Marandi A, Shokrpoor S, et al (2023) Clinico-histopathological and phylogenetic analysis of protozoan epibiont *Epistylis wuhanensis* associated with crustacean parasite *Lernaea cyprinacea* from ornamental fish in Iran. Sci Rep 13:14065. https://doi.org/10.1038/s41598-023-41368-y

Rahmouni C, Seifertová M, Benovics M, Šimková A (2023) Diversity and Phylogeny of *Gyrodactylus* spp. (Monogenea: Gyrodactylidae) across the Strait of Gibraltar: Parasite Speciation and Historical Biogeography of West Mediterranean Cyprinid Hosts. Diversity 15:1152. https://doi.org/10.3390/d15111152

Reshetnikov AN (2004) The fish *Perccottus glenii*: history of introduction to western regions of Eurasia. Hydrobiologia 522:349–350. https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000030060.29433.34

Reshetnikov AN, Sokolov SG, Protasova EN (2011) The host-specific parasite *Nippotaenia mogurndae* confirms introduction vectors of the fish *Perccottus glenii* in the Volga river basin. J Appl Ichthyol 27:1226–1231. https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01792.x

Reshetnikov AN, Sokolov SG, Protasova EN (2017) Detection of a neglected introduction event of the invasive fish *Perccottus glenii* using parasitological analysis. Hydrobiologia 788:65–73. https://doi.org/10.1007/s10750-016-2987-0

Rieger RM, Tyler S, Smith JPS, Rieger GE (1991) Platyhelminthes: Turbellaria. Microscopic anatomy of invertebrates: Volume 3 Platyhelminthes and Nemertinea 7–140

Righton D, Westerberg H, Feunteun E, et al (2016) Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. Sci Adv 2:e1501694. https://doi.org/10.1126/sciadv.1501694

Roberts DW (2019) labdsv: Ordination and multivariate analysis for ecology. R package version 2.0-1

Roché B (2001) Atlas des poissons d'eau de douce de Corse. DIREN de CORSE, Bastia, France

Roche B, Mattei J (1997) Les espèces animales introduites dans les eaux douces de Corse. Bull Fr Pêche Piscic 233–239. https://doi.org/10.1051/kmae:1997025

Roffe TJ (1988) *Eustrongylides* sp. Epizootic in Young Common Egrets (*Casmerodius albus*). Avian Dis 32:143–147. https://doi.org/10.2307/1590964

Rohlenová K, Šimková A (2010) Are the Immunocompetence and the Presence of Metazoan Parasites in Cyprinid Fish Affected by Reproductive Efforts of Cyprinid Fish? J Biomed Biotechnol 2010:e418382. https://doi.org/10.1155/2010/418382

Rolbiecki L, Ściążko M, Schütz J (2009) Parasitic fauna of the lake brown trout, *Salmo trutta lacustris* (Salmonidae), a little known endemic fish from Polish waters. Wiad Parazytol 55:445–450

Roques A, Rabitsch W, Rasplus J-Y, et al (2009) Alien Terrestrial Invertebrates of Europe. In: Handbook of Alien Species in Europe. Springer Netherlands, Dordrecht, pp 63–79

Roule L (1933) Le peuplement des cours d'eau de la Corse en poissons. Bull Fr Piscic 63:61–62. https://doi.org/10.1051/kmae:1933007

Roy HE, Pauchard A, Stoett P, et al (2023) IPBES Invasive Alien Species Assessment: Summary for Policymakers. Zenodo

Rubtsova NYu, Kutsokon YuK (2018) First Note on Fish Parasites in Polissky Nature Reserve, Northern Ukraine. Vestn Zool 52:53–58. https://doi.org/10.2478/vzoo-2018-0007

Saari S, Näreaho A, Nikander S (2019) Nematoda (Roundworms). In: Saari S, Näreaho A, Nikander S (eds) Canine Parasites and Parasitic Diseases. Academic Press, pp 83–149

Saglam N, Arikan H (2006) Endohelminth fauna of the marsh frog *Rana ridibunda* from Lake Hazar, Turkey. Dis Aquat Org 72:253–260. https://doi.org/10.3354/dao072253

Sakaguchi Y, Yamamoto T, Yamada N (1966) *Clinostomum* sp. a Trematode Parasite, removed from Larynx of a Man. End Dis Bull Nagasaki Univ 8:40–44

Samour J (ed) (2016) Infectious Diseases. In: Avian Medicine (Third Edition). Mosby, pp 434–521

Sano M, Mogi K, Kamegai S (1980) A case of *Clinostomum* sp. throat infection. Jibi Inkoka (Otolaryngol) 52:1037–1039

Saraiva A, Felisberto P, Cruz C (2002) Occurrence and maturation of *Rhabdochona gnedini* (Nematoda: Rhabdochonidae) in the barbels of the Sousa River, Portugal. Parasite 9:81–84. https://doi.org/10.1051/parasite/200209181

Sasal P, Desdevises Y, Durieux E, et al (2004) Parasites in marine protected areas: success and specificity of monogeneans. J Fish Biol 64:370–379. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00297.x

Sasal P, Faliex E, Morand S (1996) Parasitism of *Gobius bucchichii* Steindachner, 1870 (Teleostei, Gobiidae) in protected and unprotected marine environments. J Wildl Dis 32:607–613. https://doi.org/10.7589/0090-3558-32.4.607

Schabuss M, Kennedy CR, Konecny R, et al (2005) Long-term investigation of the composition and richness of intestinal helminth communities in the stocked population of eel, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria. Parasitology 130:185–194. https://doi.org/ 10.1017/S0031182004006444

Schmidt J (1912) Danish Researches in the Atlantic and Mediterranean on the Life-History of the Freshwater-Eel (*Anguilla vulgaris*, Turt.) with Notes on Other Species. Int Rev Ges Hydrobiol Hydrogr 5:317–342. https://doi.org/10.1002/iroh.19120050207

Schneebauer G, Hanel R, Pelster B (2016) *Anguillicola crassus* impairs the silvering-related enhancements of the ROS defense capacity in swimbladder tissue of the European eel (*Anguilla anguilla*). J Comp Physiol B 186:867–877. https://doi.org/10.1007/s00360-016-0994-0

Scholz T, Kuchta R (2016) Fish-borne, zoonotic cestodes (*Diphyllobothrium* and relatives) in cold climates: A never-ending story of neglected and (re)-emergent parasites. Food Waterborne Parasitol 4:23–38. https://doi.org/10.1016/j.fawpar.2016.07.002

Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, et al (2018) Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. Proc Natl Acad Sci USA 115:E2264–E2273. https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115

Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, et al (2017) No saturation in the accumulation of alien species worldwide. Nat Commun 8:14435. https://doi.org/10.1038/ncomms14435

Shamsi S, Butcher AR (2011) First report of human anisakidosis in Australia. Med J Aust 194:199–200. https://doi.org/10.5694/j.1326-5377.2011.tb03772.x

Shamsi S, Halajian A, Tavakol S, et al (2013) Pathogenicity of *Clinostomum complanatum* (Digenea: Clinostomidae) in piscivorous birds. Res Vet Sci 95:537–539. https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2013.06.018

Shin J, Chen C (2000) Merthiolate-iodine-formalin stain method for diagnosis of cultured American eel anguillicolosis in Taiwan. J Fish Soc Taiwan 27:129–138. https://doi.org/10.29822/JFST.200006.0005

Shirai R, Matsubara K, Ohnishi T, et al (1998) A Case of Human Infection with *Clinostomum* sp. J Jpn Assoc Infect Dis 72:1242–1245. https://doi.org/10.11150/kansenshogakuzasshi1970.72.1242

Shukerova S, Kirin D, Hanzelová V (2010) Endohelminth communities of the perch, *Perca fluviatilis* (Perciformes, Percidae) from Srebarna Biosphere Reserve, Bulgaria. Helminthologia 47:99–104. https://doi.org/10.2478/s11687-010-0016-9

Shukhgalter O, Chukalova N (2002) An investigation of “black spot” disease of bream (*Abramis brama*) from the Curonian Lagoon, south-eastern Baltic Sea. Bull Eur Assoc Fish Pathol 22:218–221

Shumbej T, Belay T, Mekonnen Z, et al (2015) Soil-Transmitted Helminths and Associated Factors among Pre-School Children in Butajira Town, South-Central Ethiopia: A Community-Based Cross-Sectional Study. PLoS One 10:e0136342. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136342

Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, et al (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends Ecol Evol 28:58–66. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013

Šimková A, Řehulková E, Choudhury A, Seifertová M (2022) Host-specific parasites reveal the history and biogeographical contacts of their hosts: the Monogenea of Nearctic cyprinoid fishes. Biology 11:229. https://doi.org/10.3390/biology11020229

Sinsch U, Dehling JM, Scheid P, Balczun C (2021) Alternative Development Strategies of *Clinostomum chabaudi* (Digenea) Metacercariae in Frog Hosts (*Hyperolius* spp.). Diversity 13:93. https://doi.org/10.3390/d13020093

Skenderović I, Adrović A, Jazic A, et al (2021) Review of freshwater fish parasitofauna of Bosnia and Herzegovina. Biologia 76:475–515. https://doi.org/10.2478/s11756-020-00565-0

Sloboda M, Mihalca AD, Falka I, et al (2010) Are gobiid fish more susceptible to predation if parasitized by *Eustrongylides excisus*? An answer from robbed snakes. Ecol Res 25:469–473. https://doi.org/10.1007/s11284-009-0676-4

Šmejkal M, Dočkal O, Thomas K, et al (2023) First record of highly invasive Chinese sleeper *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Perciformes: Odontobutidae) in the Elbe River Basin, Czechia. Aquat Ecol. https://doi.org/10.1007/s10452-023-10036-8

Sokolov SG, Protasova EN, Reshetnikov AN (2013) Parasite fauna of rotan *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Osteichthyes, Odontobutidae) in some waterbodies of European Russia. Biol Bull 40:862–871. https://doi.org/10.1134/S1062359013100087

Song HB, Choi M-H, Chung E-J (2018) Human Laryngeal Infection by *Clinostomum complanatum*. Am J Trop Med Hyg 98:7–8. https://doi.org/10.4269/ajtmh.17-0718

Sorci G (2014) Immunology of Parasitism. In: Reference Module in Biomedical Sciences. Elsevier

Spalding MG (1990) Antemortem Diagnosis of Eustrongylidosis in Wading Birds (Ciconiiformes). Col Waterbirds 13:75–77. https://doi.org/10.2307/1521425

Spalding MG, Forrester DJ (1993) Pathogenesis of *Eustrongylides ignotus* (Nematoda: Dioctophymatoidea) in Ciconiiformes. J Wildl Dis 29:250–260. https://doi.org/10.7589/0090-3558-29.2.250

Speer KA, Luetke E, Bush E, et al (2019) A Fly on the Cave Wall: Parasite Genetics Reveal Fine-scale Dispersal Patterns of Bats. J Parasitol 105:555–566. https://doi.org/10.1645/19-20

Stráňai I, Andreji J (2004) The first report of round goby, *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) in the waters of Slovakia. Folia Zool 53:335–338

Struck TH, Feder JL, Bendiksby M, et al (2018) Finding Evolutionary Processes Hidden in Cryptic Species. Trends Ecol Evol 33:153–163. https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.11.007

Sures B, Knopf K, Würtz J, Hirt J (1999) Richness and diversity of parasite communities in European eels *Anguilla anguilla* of the River Rhine, Germany, with special reference to helminth parasites. Parasitology 119:323–330. https://doi.org/10.1017/S0031182099004655

Sures B, Streit B (2001) Eel parasite diversity and intermediate host abundance in the River Rhine, Germany. Parasitology 123:185–191. https://doi.org/10.1017/S0031182001008356

Svetovidov AN (1984) Salmonidae. In: Whitehead PJP, Bauchot M-L, Hurean J-C, et al. (eds) Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. UNESCO, Paris, France, pp 373–385

Székely C (1994) Paratenic hosts for the parasitic nematode *Anguillicola crassus* in Lake Balaton, Hungary. Dis Aquat Org 18:11–20

Székely C, Molnár K, Müller T, et al (2004) Comparative study of X-ray computerised tomography and conventional X-ray methods in diagnosis of swimbladder infection in eels caused by *Anguillicola crassus*. Dis Aquat Org 58:157–164. https://doi.org/10.3354/dao058157

Székely C, Molnár K, Rácz OZ (2005) Radiodiagnostic method for studying the dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) infection and pathological status of the swimbladder in Lake Balaton eels. Dis Aquat Org 64:53–61. https://doi.org/10.3354/dao064053

Tadese DA, Wubie A (2021) Impact of the Introduction and Domestication of Alien Fishes. Int Res J Eng Technol 08:8

Tales E, Keith P, Gayou F (1997) Première capture de *Pachychilon pictus* (Heckel & Kner, 1858) (Cyprinidae) dans le bassin de la Garonne (France). Cybium 21:207–210

Taraschewski H (2006) Hosts and parasites as aliens. J Helminthol 80:99–128. https://doi.org/10.1079/JOH2006364

Tarkan AS, Haubrock PJ, Aksu S, et al (2023) Predicting the potential implications of perch (*Perca fluviatilis*) introductions to a biodiversity-rich lake using stable isotope analysis. Sci Rep 13:17635. https://doi.org/10.1038/s41598-023-44865-2

Taylor M, Hoole D (1989) *Ligula intestinalis* (L.) (Cestoda: Pseudophyllidea): plerocercoid-induced changes in the spleen and pronephros of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and gudgeon, *Gobio gobio* (L.). J Fish Biol 34:583–596. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03337.x

Ternengo S, Levron C, Desideri F, Marchand B (2005) Parasite communities in European Eels *Anguilla anguilla* (Pisces, Teleostei) from a Corsican coastal pond. Vie Milieu 55:1–6

Tesch T (2003) The Eel, 5th ed. John Wiley & Sons, Oxford, Royaume Uni

Thomas K, Ollevier F (1992a) Paratenic hosts of the swimbladder nematode *Anguillicola crassus*. Dis Aquat Org 13:165–174. https://doi.org/10.3354/dao013165

Thomas K, Ollevier F (1992b) Population biology of *Anguillicola crassus* in the final host *Anguilla Anguilla*. Dis Aquat Org 14:163–170. https://doi.org/10.3354/dao014163

Thompson WL, White GC, Gowan C (1998) Fish. In: Thompson WL, White GC, Gowan C (eds) Monitoring Vertebrate Populations. Academic Press, San Diego, pp 191–232

Tierney PA, Caffrey JM, Vogel S, et al (2020) Invasive freshwater fish (*Leuciscus leuciscus*) acts as a sink for a parasite of native brown trout *Salmo trutta*. Biol Invasions 22:2235–2250. https://doi.org/10.1007/s10530-020-02253-1

Tiewchaloern S, Udomkijdecha S, Suvouttho S, et al (1999) Case report: *Clinostomum* trematode from human eye. Souteast Asian J Trop Med Public Health 30:382–384

Timi J, Buchmann K (2023) A century of parasitology in fisheries and aquaculture. J Helminthol 97:1–18. https://doi.org/10.1017/S0022149X22000797

Timi JT (2007) Parasites as biological tags for stock discrimination in marine fish from South American Atlantic waters. J Helminthol 81:107–111. https://doi.org/10.1017/S0022149X07726561

Tobler M, Schlupp I (2008) Influence of black spot disease on shoaling behaviour in female western mosquitofish, *Gambusia affinis* (Poeciliidae, Teleostei). Environ Biol Fish 81:29–34. https://doi.org/10.1007/s10641-006-9153-x

Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, et al (2003) Introduced species and their missing parasites. Nature 421:628–630. https://doi.org/10.1038/nature01346

Tran AKT, Doan HT, Do AN, et al (2019) Prevalence, Species Distribution, and Related Factors of Fish-Borne Trematode Infection in Ninh Binh Province, Vietnam. BioMed Res Int 2019:e8581379. https://doi.org/10.1155/2019/8581379

Truter M, Hadfield KA, Weyl OLF, Smit NJ (2021) *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin & Sproston, 1948) from the giant mottled eel *Anguilla marmorata* Quoy & Gaimard, 1824, in the Phongolo River, South Africa: an invader on the African continent. Parasitol Res 120:1247–1268. https://doi.org/10.1007/s00436-021-07071-5

Tulchinsky TH, Varavikova EA, Cohen MJ (2023) Chapter 2 - Expanding the concept of public health. In: Tulchinsky TH, Varavikova EA, Cohen MJ (eds) The New Public Health (Fourth Edition). Academic Press, San Diego, pp 55–123

Turan D, Bayçelebi E, Özuluğ M, et al (2023) *Phoxinus abanticus*, a new species from the Lake Abant drainage in Türkiye (Teleostei: Leuciscidae). J Fish Biol 102:1157–1167. https://doi.org/10.1111/jfb.15371

Umezaki T (1990) A case of acute laryngitis caused by *Clinostomum complanatum* with a complaint of throat irritation. Jibi to Rinsho (Otologia) 36:665–668

Unger P, Palm HW (2016) Parasitation of sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) from the spawning ground and German coastal waters off Mecklenburg-Western Pomerania, Baltic Sea. Parasitol Res 115:165–174. https://doi.org/10.1007/s00436-015-4732-4

Unger P, Schmidt J, Dorow M, et al (2024) Reaching the steady state: 30 years of *Anguillicola crassus* infection of European eel *Anguilla anguilla* L., in Northern Germany. Parasitology 1-9. https://doi.org/10.1017/S0031182024000039

Urquhart K, Pert CC, Fryer RJ, et al (2010) A survey of pathogens and metazoan parasites on wild sea trout (*Salmo trutta*) in Scottish waters. ICES J Mar Sci 67:444–453. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp271

Vaissie P, Monge A, Husson F (2021) Factoshiny: Perform Factorial Analysis from "FactoMineR" with a Shiny Application; R Package Version 2.4

Van der Velde G, Rajagopal S, Kelleher B, et al (2000) Ecological impact of crustacean invaders: general considerations and examples from the Rhine River. Crustac Issues 12:3–34

Van Wichelen J, Verhelst P, Perneel M, et al (2022) Glass eel (*Anguilla anguilla* L. 1758) feeding behaviour during upstream migration in an artificial waterway. J Fish Biol 101:1047–1057. https://doi.org/10.1111/jfb.15171

Vannatta JT, Minchella DJ (2018) Parasites and Their Impact on Ecosystem Nutrient Cycling. Trends Parasitol 34:452–455. https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.02.007

Vardić Smrzlić I, Valić D, Kapetanović D, et al (2013) Molecular characterisation and infection dynamics of *Dentitruncus truttae* from trout (*Salmo trutta* and *Oncorhynchus mykiss*) in Krka River, Croatia. Vet Parasitol 197:604–613. https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2013.07.014

Vicente JJ, Rodrigues H de O, Gomes DC, Pinto RM (1995) Nematóides do Brasil. Parte IV: nematóides de aves. Rev Bras Zool 12:1–273. https://doi.org/10.1590/S0101-81751995000500001

Vigne J-D (1988) Les mammifères post-glaciaires de Corse. Étude archéozoologique. Gallia Préhistoire Supplément 26

Vigne J-D, Valladas H ène (1996) Small Mammal Fossil Assemblages as Indicators of Environmental Change in Northern Corsica during the Last 2500 Years. J Archaeol Sci 23:199–215. https://doi.org/10.1006/jasc.1996.0018

Von Gersdorff Jørgensen L, Heinecke RD, Kania P, Buchmann K (2008) Occurrence of gyrodactylids on wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Danish rivers. J Fish Dis 31:127–134. https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2007.00875.x

Welcomme RL (1992) A history of international introductions of inland aquatic species. In: ICES Marine Science Symposium. pp 3–14

Welcomme RL (1993) International introductions of inland aquatic species, Reprinted. FAO, Rome, Italie

Wenger M, Ondračková M, Machala M, et al (2010) Assessing relationships between chemical exposure, parasite infection, fish health, and fish ecological status: A case study using chub (*Leuciscus cephalus*) in the Bílina River, Czech Republic. Environ Toxicol Chem 29:453–466. https://doi.org/10.1002/etc.57

Whiteman NK, Parker PG (2005) Using parasites to infer host population history: a new rationale for parasite conservation. Anim Conserv 8:175–181. https://doi.org/10.1017/S1367943005001915

Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM (2007) Island biogeography: ecology, evolution, and conservation, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford ; New York, USA

Whittington ID (2012) *Benedenia seriolae* and *Neobenedenia* species. In: Woo PTK, Buchmann K (eds) Fish Parasites: Pathobiology and Protection. CABI, Wallingford, Royaume Uni. 225–244. https://doi.org/10.1079/9781845938062.0225

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. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03855.x

Wiese JH, Davidson WR, Nettles VF (1977) Large scale mortality of nestling ardeids caused by nematode infection. J Wildl Dis 13:376–382. https://doi.org/10.7589/0090-3558-13.4.376

Williams H (1994) Parasitic worms of fish. CRC Press, Londres, Royaume Uni

Wilson K, Cotter SC (2013) Host–Parasite Interactions and the Evolution of Immune Defense. In: Brockmann HJ, Roper TJ, Naguib M, et al. (eds) Advances in the Study of Behavior. Academic Press, pp 81–174

Winemiller KO, Winsborough BM (1990) Occurrence of Epizoic Communities on the Parasitic Copepod *Lernaea carassii* (Lernaeidae). Southwest Nat 35:206. https://doi.org/10.2307/3671543

Witenberg G (1944) What Is the Cause of the Parasitic Laryngo-Pharyngitis in the Near East ("Halzoun") ? Acta Med Orient 3:191–2

Witkowski A, Popiołek M, Błachuta J, et al (2008) The brown trout *Salmo trutta m. fario* L. from lake Mały Staw (Giant Mts., SW Poland) – a biological and parasitological survey. Opera Cont 45:151–161

Wittner M, Turner JW, Jacquette G, et al (1989) Eustrongylidiasis — a parasitic infection acquired by eating sushi. N Engl J Med 320:1124–1126. https://doi.org/10.1056/NEJM198904273201706

World Health Organization (2012) Research priorities for zoonoses and marginalized infections. World Health Organization, Genève, Suisse

Würtz J, Knopf K, Taraschewski H (1998) Distribution and prevalence of *Anguillicola crassus* (Nematoda) in eels *Anguilla anguilla* of the rivers Rhine and Naab, Germany. Dis Aquat Org 32:137–143. https://doi.org/10.3354/dao032137

Würtz J, Taraschewski H (2000) Histopathological changes in the swimbladder wall of the European eel *Anguilla anguilla* due to infections with *Anguillicola crassus*. Dis Aquat Org 39:121–134. https://doi.org/10.3354/dao039121

Yamane Y, Ozaki Y, Fujino N, Nagasako R (1990) The 8th human case of *Clinostomum* sp. infection in Japan. Jpn J Parasitol 39:17

Yamashita J (1938) *Clinostomum complanatum*, a trematode parasite new to man. Annot Zool Jpn 17:563–566

Yildirimhan HS, Sümer N, Incedoğan S, Bursey CR (2012) Helminth parasites of the lemon-yellow tree frog, *Hyla savignyi* (Hylidae), from Turkey. Turk J Zool 36:171–184. https://doi.org/10.3906/zoo-1006-9

Yoshimura K, Ishigooka S, Satoh I, Kamegai S (1991) *Clinostomum complanatum* from the pharynx of a woman in Akita, Japan. A case report. Jpn J Parasitol 40:99–101

Youssefi MR, Tabaripour R, Hosseini M (2023) Molecular characterisation and histopathological study of *Eustrongylides excisus* nematode in the northern pike (*Esox lucius*). Bulg J Vet Med 26:81–88. https://doi.org/10.15547/bjvm.2392

Zenimoto K, Sasai Y, Sasaki H, Kimura S (2011) Estimation of larval duration in *Anguilla* spp., based on cohort analysis, otolith microstructure, and Lagrangian simulations. Mar Ecol Prog Ser 438:219–228. https://doi.org/10.3354/meps09255

Ziarati M, Zorriehzahra MJ, Hassantabar F, et al (2022) Zoonotic diseases of fish and their prevention and control. Vet Quart 42:95–118. https://doi.org/10.1080/01652176.2022.2080298

Ziegler AF, Welte SC, Miller EA, Nolan TJ (2000) Eustrongylidiasis in Eastern Great Blue Herons (*Ardea herodias*). Avian Dis 44:443–448. https://doi.org/10.2307/1592560

Ziętara MS, Kuusela J, Veselov A, Lumme J (2008) Molecular faunistics of accidental infections of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogenea) parasitic on salmon *Salmo salar* L. and brown trout *Salmo trutta* L. in NW Russia. Syst Parasitol 69:123–135. https://doi.org/10.1007/s11230-007-9121-7

Ziętara MS, Rokicka M, Stojanovski S, Lumme J (2010) Introgression of distant mitochondria into the genome of *Gyrodactylus salaris*: Nuclear and mitochondrial markers are necessary to identify parasite strains. Acta Parasitol 55:20–28. https://doi.org/10.2478/s11686-010-0016-4

Zrnčić S, Oraić D, Mihaljević Ž, et al (2009) First observation of *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1832) metacercariae in cypriniformes from Croatia. Helminthologia 46:112–116. https://doi.org/10.2478/s11687-009-0022-y

Annexes

Sommaire des annexes

Annexe 1 : Zonation piscicole en France continentale et en Corse

Annexe 2 : Répartition des espèces étudiées entre 2015 et 2019

Annexe 3 : Invertébrés dulçaquicoles

Annexe 4 : Composition des communautés parasitaires d'*Anguilla anguilla* dans les lagons corses en 2009-2013 d'après Filippi et al. (2013)

Annexe 5 : Parasites observés chez les anguilles

Annexe 6 : Parasites observés chez les vairons (campagne 2021)

Annexe 7 : Occurrence des parasites signalés chez *Phoxinus* spp. chez leurs hôtes respectifs

Annexe 8 : Framework moléculaire pour comparaison du COI (*Phoxinus*)

Annexe 9 : Arbre phylogénétique des vairons incluant les séquences de Corse

Annexe 10 : Variabilité génétique des vairons

Annexe 11 : Indices parasitaires par espèce de vairon

Annexe 12 : Valeurs indicatrices pour les principaux parasites des vairons

Annexe 13 : Framework moléculaire pour comparaison du COI et ITS (*Eustrongylides* et *Clinostomum*)

Annexe 14 : Proposition de protocole de traitement

Annexe 15 : Cas humains impliquant les genres *Clinostomum* et *Eustrongylides*

Annexe 1 : Zonation piscicole en France continentale et en Corse

En France continentale, l'organisation longitudinale des cours d'eau distingue cinq zones piscicoles. Bien que basées sur la composition des peuplements piscicoles, ces zones correspondent également à des gammes de paramètres biotiques et abiotiques : la vitesse du courant, la température de l'eau, la nature du fond, la végétation aquatique et la faune de niveau trophique inférieur (*e.g.* invertébrés) (Huet 1954, 1959 ; Keith et al. 2020). Les zones considérées sont, de l'amont vers l'aval :

(1) La zone à truite *S. trutta* : elle est caractérisée par des eaux rapides, fraîches toute l'année (dépassant rarement 20 °C) et bien oxygénées, de profondeur variable mais la plupart du temps limitée. Cette zone est dominée par *S. trutta*, qui est accompagnée par le chabot *Cottus gobio* Linnaeus, 1758, les vairons *Phoxinus* spp. et la lamproie de Planer *Lampetra planeri* (Bloch, 1784).

(2) La zone à ombre *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758) : elle est caractérisée par des eaux plutôt rapides, et peuplées par les Salmonidae *T. thymallus* et *S. trutta*, des Cyprinidae rhéophiles : le chevaine *Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758), le barbeau *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758) et l'hotu *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758), mais également la lamproie de rivière *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758) et la loche franche *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758).

(3) La zone à barbeau *B. barbus* : elle est caractérisée par des eaux modérément rapides, montrant une diminution de l'oxygénation en été, elle est peuplée par des Cyprinidae rhéophiles (*B. barbus*, *S. cephalus*, *C. nasus*), par *S. trutta* dans les rapides, ainsi que des Cyprinidae d'accompagnement (le gardon *R. rutilus*, le rotengle *S. erythrophtalmus* et la vandoise *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758)), et des prédateurs piscivores d'accompagnement (le brochet *Esox lucius*, la perche *Perca fluviatilis* et l'anguille *A. anguilla*).

(4) La zone à brème : Elle est constituée d'eaux calmes, à la température très dépendante de la température de l'air, élevée en été, présentant une oxygénation faible. Le peuplement piscicole y est composé de Cyprinidae limnophiles tels que la brème *A. brama*, la tanche *T. tinca* et la carpe commune C. carpio et de prédateurs piscivores : *E. lucius*, *P. fluviatilis* et le sandre *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758).

(5) La zone à flet : Cette zone est celle des estuaires et des eaux saumâtres dominées par des poissons euryhalins dulçaquicoles (*A. brama* et *R. rutilus*), marins (plusieurs espèces de gobies, l'épinoche *G. aculeatus* et le loup *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758)) et des poissons migrateurs (*A. anguilla* et plusieurs espèces de mulets).

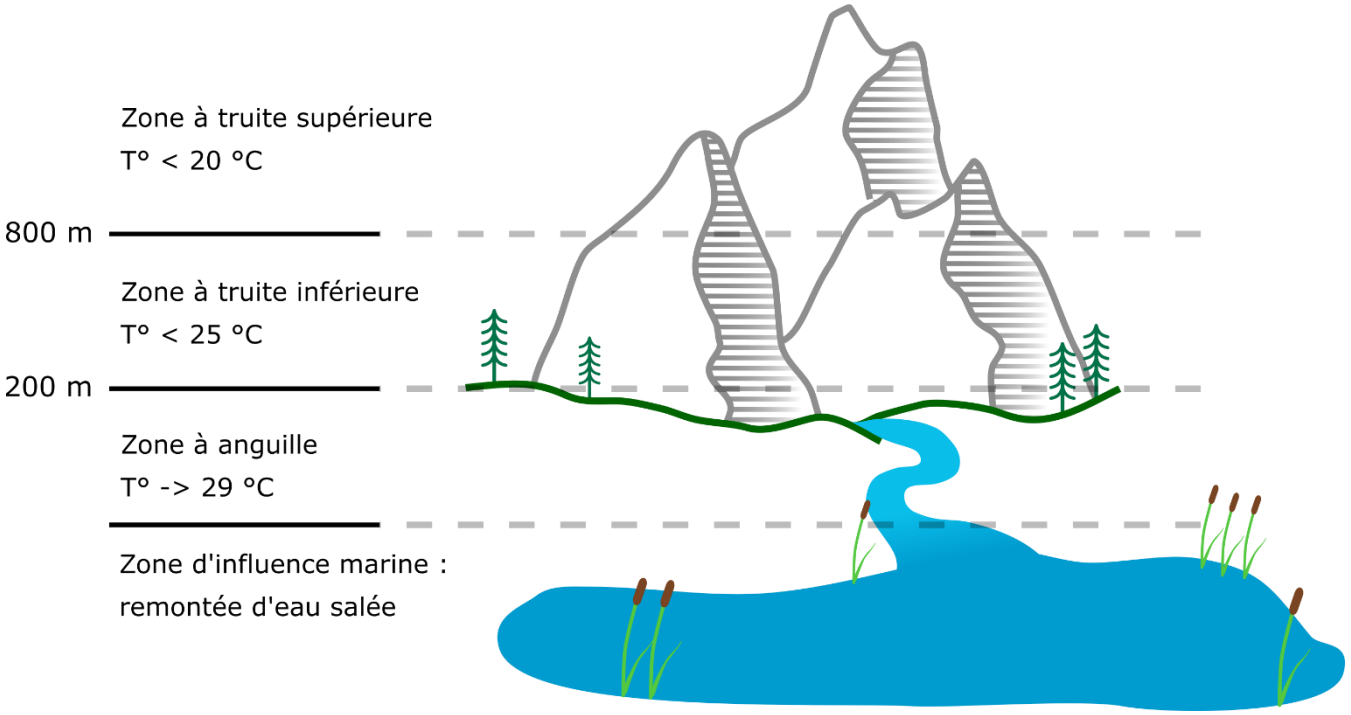
En Corse, en raison des lacunes faunistiques, cette zonation piscicole est simplifiée. Elle se compose de quatre zones plutôt homogènes sur l'ensemble du réseau hydrographique (Roché 2001) :

(1) La zone à truite supérieure : Située en moyenne au-dessus de 800 d'altitude, cette zone est celle des eaux froides dont la température n'excède pas les 20 °C. On y rencontre quasi-exclusivement *S. trutta*, principalement au stade juvénile. Quelques anguilles de grande taille peuvent atteindre jusqu'à 1 000 m d'altitude de manière exceptionnelle.

(2) La zone à truite inférieure : dans cette zone, située en moyenne entre 200 et 800 m, la température ne dépasse pas les 25 °C. Le peuplement piscicole est composé de *S. trutta* et *A. anguilla*, dont la densité augmente avec la diminution en altitude.

(3) La zone à anguille : Cette zone correspond à la partie terminale des cours d'eau, en dessous de 200 m d'altitude, où l'eau se réchauffe durant l'été. En plaine orientale, l'alose *Alosa fallax* (Lacepède, 1803) se reproduit au printemps dans les secteurs littoraux. *Anguilla anguilla* est l'espèce la plus abondante et cohabite avec la blennie fluviatile *S. fluviatilis*. *S. trutta* est peu présente dans cette zone, jusqu'à quasiment disparaitre sur le littoral.

(4) La zone d'influence marine : Cette zone est constituée de l'estuaire et d'une partie du fleuve de longueur variable qui subit la remontée d'eau salée (jusqu'à 1 km en plaine orientale). En plus d'*A. anguilla*, les espèces rencontrées sont *D. labrax*, ainsi que plusieurs espèces de mulets et l'athérine *Atherina boyeri* Risso, 1810.

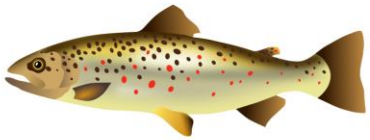


Annexe 1 : Zonation piscicole selon Roché (2001)

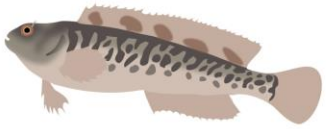
Annexe 2 : Répartition des espèces étudiées entre 2015 et 2019



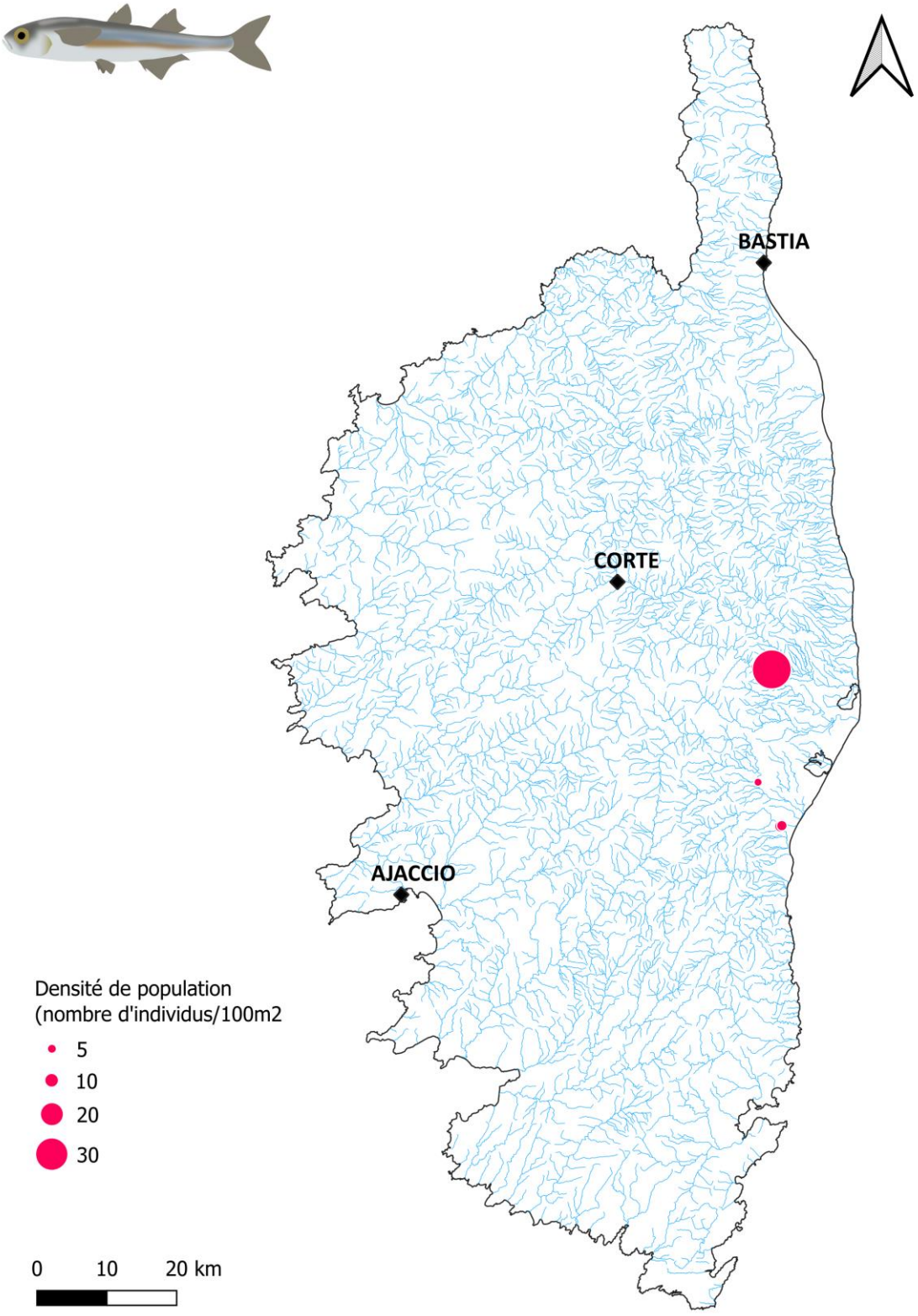
Annexe 2.1. Répartition des densités de population d'*Anguilla anguilla* en Corse (2015-2019) d'après les données de pêche de suivi piscicole de l'OFB



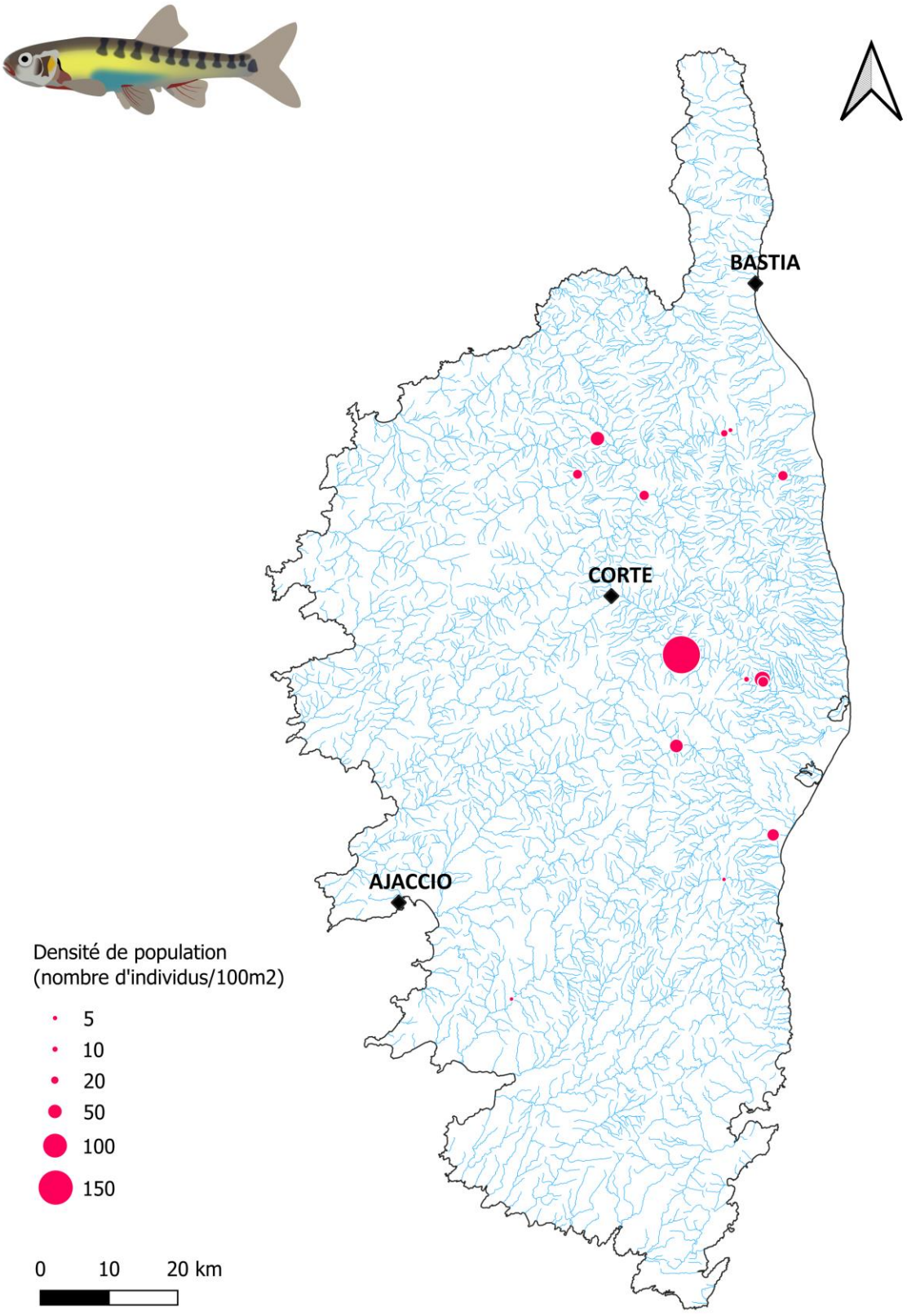
Annexe 2.2. Répartition des densités de population de *Salmo trutta* en Corse (2015-2019) d'après les données de pêche de suivi piscicole de l'OFB



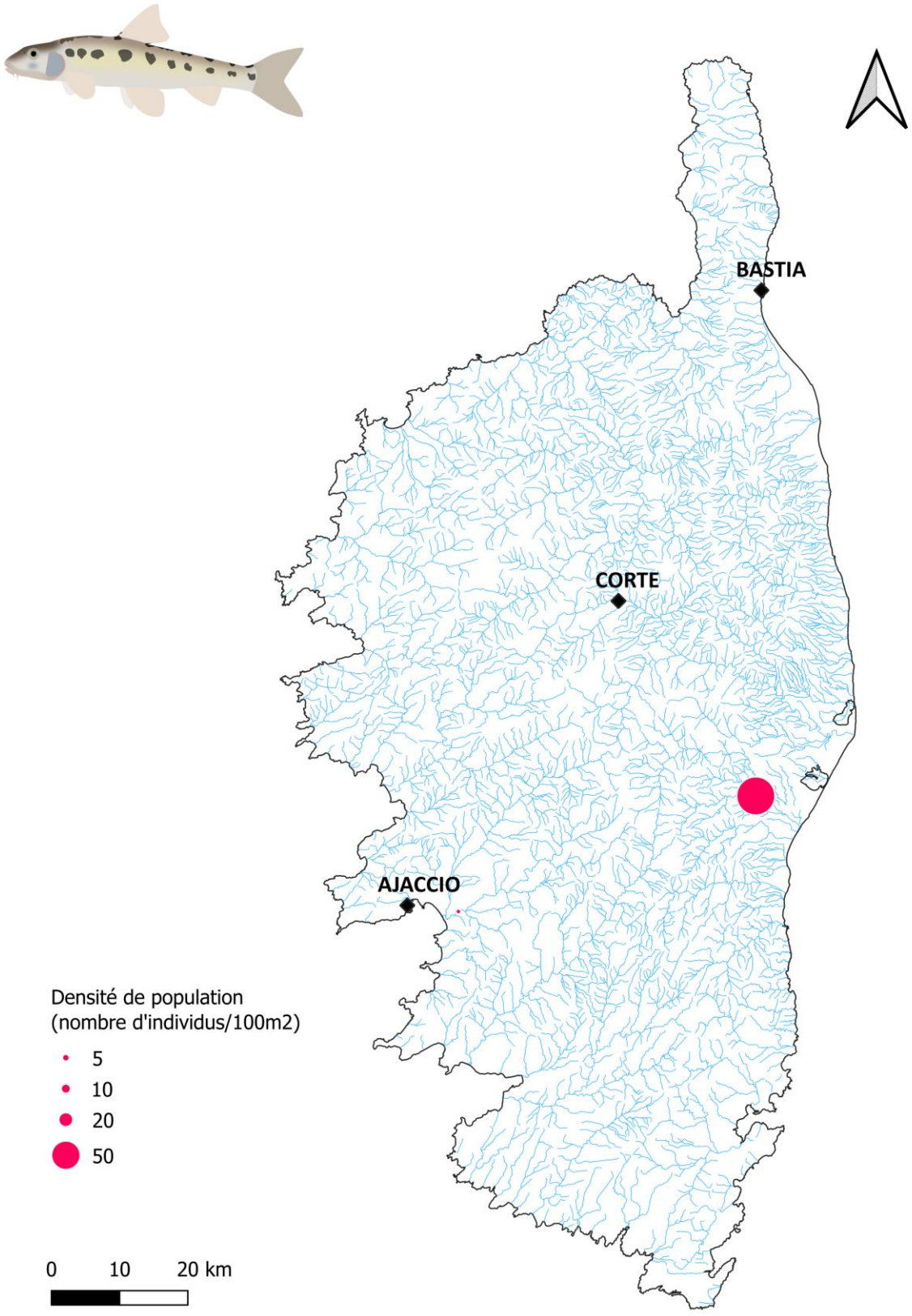
Annexe 2.3. Répartition des densités de population de *Salariopsis fluviatilis* en Corse (2015-2019) d'après les données de pêche de suivi piscicole de l'OFB



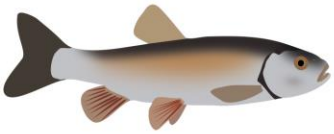
Annexe 2.4. Répartition des densités de population d'*Atherina boyeri* en Corse (2015-2019) d'après les données de pêche de suivi piscicole de l'OFB



Annexe 2.5. Répartition des densités de population de *Phoxinus* spp. en Corse (2015-2019) d'après les données de pêche de suivi piscicole de l'OFB



Annexe 2.6. Répartition des densités de population de *Gobio* spp. en Corse (2015-2019) d'après les données de pêche de suivi piscicole de l'OFB



Annexe 2.7. Répartition des densités de population de *Squalius cephalus* en Corse (2015-2019) d'après les données de pêche de suivi piscicole de l'OFB

Annexe 3 : Invertébrés dulçaquicoles

La récolte des invertébrés d'eau douce dans les sites de la campagne multi-spécifique a permis de mettre en évidence la présence de 91 taxons, identifiés à divers niveaux taxonomiques, dans les quatre sites pour lesquels les prélèvements ont pu être traités (Tableau ci-dessous). Les principaux organismes présents dans les cours d'eau sont des stades larvaires d'Insecta (ordres Coleoptera, Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Odonata, Trichoptera et Plecoptera) et des Mollusca Gastropoda.

Composition des communautés d'invertébrés dulçaquicoles dans les sites analysés. Les indications « rapide » et « lent » correspondent à la vitesse du courant.

Organisme	Autorité	Fium'Orbo, Ghisonaccia, lent	Fium'Orbo, Ghisoni, rapide	Golo, Barchetta, rapide	Abatesco, Prunelli-di-Fium'Orbo, lent
Embranchement Annelida					
Classe Clitellata					
Oligochaeta	Grube, 1850	5	2	666	16
Ordre Crassiclitellata					
Eiseniella tetraedra	(Savigny, 1826)	1		1	
Ordre Hirudinida					
Erpobdella sp.	Lamarck, 1818				2
Helobdella stagnalis	(Linnaeus, 1758)		1		
Embranchement Arthropoda					
Classe Arachnida					
Ordre Trombidiformes					
Hydrachnidia		7	3	40	
Classe Branchiopoda					
Branchiopoda	Latreille, 1817	2			
Classe Insecta					
Ordre Coleoptera					
Pomatinus (Helichus) substriatus, larve	(P.W.J. Müller, 1806)				1
Elmis maugelli fossulata, adultes	Latreille, 1802		4	2	
Elmis maugelli fossulata, larve	Latreille, 1802		141	14	
Esolus brevis, adulte	Kuwert, 1890				3
Esolus brevis, larve	Kuwert, 1890	1		10	4
Limnius intermedius, larve	Fairmaire, 1881	2	2	12	2
Stenelmis canaliculata, larve	(Gyllenhal, 1808)			1	
Stenelmis sp., larve					2
Orectochilus villosus bellieri, larve	Reiche, 1861		3		
Peltodytes caesus, adulte	(Duftschmid, 1805)	1			
Hydraena subacuminata, larve	Rey, 1884		1		
Eubria palustris, larve	(Germar, 1818)				1
Elodes sp., larve	Latreille, 1797				1
Ordre Diptera					
Atrichops crassipes, larve	(Meigen, 1820)			1	
Ibisia marginata, larve	(Fabricius, 1781)			4	
Apistomyia elegans, larve	Bigot, 1862		9		
Blephariceridae, nymphe	Loew, 1861		3		
Liponeura bischoffi, larve	Edwards, 1928		104		
Liponeura cortensis, larve	Giudicelli, 1963		1	1	
Liponeura edwardsiana, larve	Mannheims, 1954		31		
Atrichopogon latipygus, larve	Vaillant, 1957	1			

Organisme	Autorité	Fium'Orbo, Ghisonaccia, lent	Fium'Orbo, Ghisoni, rapide	Golo, Barchetta, rapide	Abatesco, Prunelli-di-Fium'Orbo, lent
Forcipomya sp., larve	Lenz, 1934			1	
Chironomidae, nymphe	Newman, 1834		11	16	1
Orthocladiinae, larve	Kieffer, 1911		60	9	
Tanypodinae sp.	Skuse, 1889			40	1
Tanytarsini sp., larve	Zavřel, 1917	2			
Hexatoma (Eriocera), larve				3	
Hexatoma schnusei, larve	(Kuntze, 1913)				2
Psychoda sp., larve	Latreille, 1796		3		
Simulium auricoma, nymphe	Meigen, 1818		4		1
Simulium sp., larve		1	110		
Simulium sp., nymphe		1			
Simulium variegatum, larve	Meigen, 1818		2		12
Simulium variegatum, nymphe	Meigen, 1818		21		
Stratiomyidae, larve	Latreille, 1802			1	
Tabanus autumnalis, larve	Linnaeus, 1761	1			
Thaumalea sp., larve	Ruthe, 1831		1		
Tipula sp., larve	Linnaeus, 1758	7			2
Diptera, nymphe	Linnaeus, 1758			1	5
Ordre Ephemeroptera					
Allainites (Baetis) albinatii, larve	(Sartori & Thomas, 1989)				1
Baetis ingridae, larve	Thomas & Soldán, 1987		51	74	1
Centroptilum luteolum, larve	(O.F. Müller, 1776)				10
Caenis martae, larve	Belfiore, 1984	6	3	447	9
Seratella ignita, larve	(Poda, 1761)				18
Anapos (Electrogena) zebratus, larve	(Hagen, 1864)				1
Ecdyonurus corsicus, larve	Esben-Petersen, 1912		56		
Electrogena fallax, larve	(Hagen, 1864)				
Electrogena sp., larve	Zurwerra & Tomka, 1985		48	16	
Habrophlebia eldae, larve	Jacob & Sartori, 1984			27	13
Ordre Hemiptera					
Aphelocheirus aestivalis, larve	(Fabricius, 1794)			2	
Gerris costae costae, adulte	(Herrich-Schäffer, 1850)	1			1
Plea minutissima, adulte	Leach, 1817	19	1	275	19
Ordre Odonata					
Calopteryx (Agrion) haemorrhoidalis haemorrhoidalis, larve	(Vander Linden, 1825)	2	8		1
Paragomphus genei, larve	(Selys, 1841)	5			
Libellula sp., larve	Linnaeus, 1758				8
Ordre Plecoptera					
Leuctra budtzi, larve	Esben-Petersen, 1912		6	2	3
Leuctra geniculata, larve	Stephens, 1836				8
Protonemura corsicana, larve	(Morton, 1930)		15		
Ordre Trichoptera					
Beraeodina palpalis, larve	Mosely, 1931				1
Micrasema cinereu, larve	Mosely, 1930		223		
Micrasema togatum, larve	(Hagen, 1864)				2
Ecnomus tenellus, larve	(Rambur, 1842)	1			
Agapetus cyrnensis, larve	Mosely, 1930		9		1
Silonella aurata, larve	(Hagen, 1864)		1	83	20
Hydropsyche cyrnotica, larve	Botosaneanu & Giudicelli, 1981		44	1	3
Hydropsyche fumata, larve	Tobias, 1972		80		
Allotrichia pallicornis, larve	(Eaton, 1873)			1	

Organisme	Autorité	Fium'Orbo, Ghisonaccia, lent	Fium'Orbo, Ghisoni, rapide	Golo, Barchetta, rapide	Abatesco, Prunelli-di-Fium'Orbo, lent
Hydroptila uncinata, larve	Morton, 1893		2		
Hydroptila vectis, larve	Curtis, 1834	48		145	102
Oxyethira hartigi, larve	Moretti, 1981				11
Lepidostoma hirtum, larve	(Fabricius, 1775)				39
Athripsodes genei, larve	(Rambur, 1842)	1			
Mystacides azureus, larve	(Linnaeus, 1761)				6
Setodes argentipunctellus, larve	McLachlan, 1877	1	13	78	10
Polycentropus mortoni, larve	Mosely, 1930	1	1		3
Psychomyia pusilla, larve	(Fabricius, 1781)		3		44
Tinodes agaricinus, larve	Mosely, 1930		4		1
Rhyacophila pallida, larve	Mosely, 1930		3		
Rhyacophila pallida, nymphe	Mosely, 1930		9		
Rhyacophila pubescens, larve	Pictet, 1834		1		
Sericostoma clypeatum, larve	Hagen, 1864				1
Trichoptera, larve	Kirby, 1813	7			
Classe Malacostraca					
Ordre Amphipoda					
Gammarus sp.	Fabricius, 1775				21
Ordre Decapoda					
Atyaephyra desmaretii	(Millet, 1831)	2			3
Embranchement Mollusca					
Classe Gastropoda					
Lymnea sp.	Lamarck, 1799			1	
Physella (Physa) acuta	(Draparnaud, 1805)	2		1	
Ancylus fluviatilis	O.F. Müller, 1774			1	2
Ordre Littorinimorpha					
Bythinella ligurica	(Paladilhe, 1867)				4
Potamopyrgus antipodarum	(J.E.Gray, 1843)			11	13
Embranchement Platyhelminthes					
Ordre Tricladida					
Dugesia benazzii	Lepori, 1951		11	53	2

Annexe 4 : Composition des communautés parasitaires d'*Anguilla anguilla* dans les lagons corses en 2009-2013 d'après Filippi et al. (2013)

Composition des communautés parasitaires d'*Anguilla anguilla* dans les lagunes de Corse en 2009-2013, avec des informations sur la prévalence, l'abondance moyenne (± écart-type), l'intensité moyenne (± écart-type), et les indices de diversité : Indice de diversité de Shannon et Indice de dominance de Berger-Parker. Données obtenues auprès de Filippi et al. (2013) ; dans cet article, les kystes d'Acanthocephala n'ont pas été identifiés, mais étant donné leur lieu de signalement (lagune d'Urbino) identique à ceux trouvés dans l'article présenté en chapitre 3, il est supposé qu'il s'agît de la même espèce (*Southwellina hispida*).

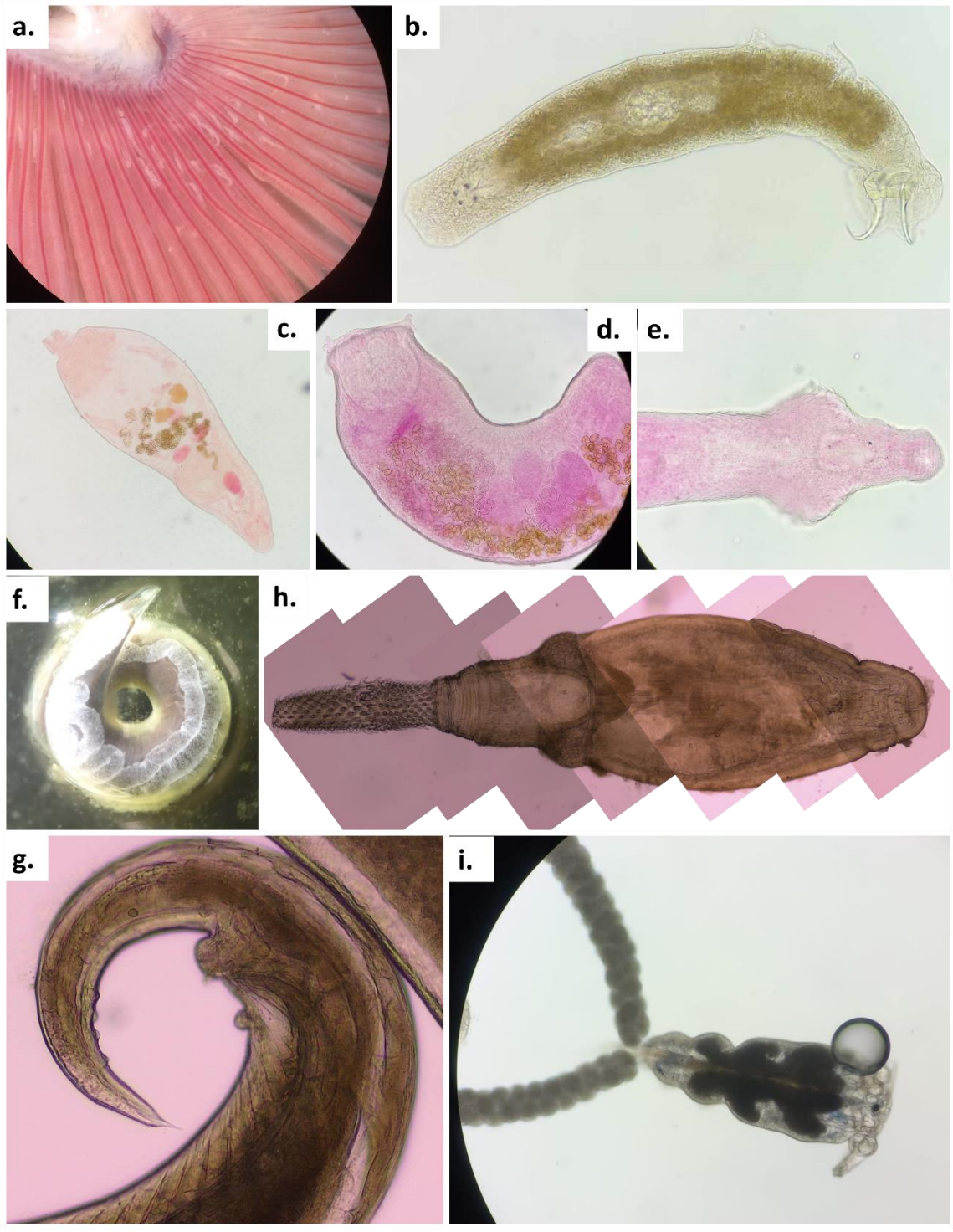
	Biguglia Lagoon											
	Spring 2010/2011			Summer 2010/2011			Fall 2010/2011			Winter 2010/2011		
Shannon index	0.67 ± 0.29 (0-1.23)			0.56 ± 0.41 (0-1.56)			0.53 ± 0.29 (0-1.1)			0.76 ± 0.37 (0-1.18)		
Berger-Parker dominance index	0.71 ± 0.17 (0.35-1)			0.76 ± 0.2 (0.31-1)			0.79 ± 0.16 (0.45-1)			0.65 ± 0.19 (0.33-1)		
	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity
Copepoda												
Ergasilus gibbus	94.64	22.23 ± 36.48	23.49 ± 37.11	86.67	19.83 ± 22.64	22.88 ± 22.85	95	26.95 ± 27.77	28.37 ± 27.78	82.35	11.15 ± 10.86	13.54 ± 10.52
Cestoda												
Proteocephalus macrocephalus	14.29	0.55 ± 1.88	3.88 ± 3.60	3.33	0.27 ± 1.46	8 ± -	5	0.4 ± 1.79	8 ± -	8.82	0.26 ± 0.96	3 ± 1.73
Bothriocephalus claviceps	3.57	0.88 ± 6.28	24.5 ± 31.82	3.33	0.17 ± 0.91	5 ± -	5	0.05 ± 0.22	1 ± -	11.76	0.76 ± 2.32	6.5 ± 3.11
Myzophyllobothrium sp.	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Digenea												
Bucephalus anguillae	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Deropristis inflata	60.71	12.21 ± 24.12	20.12 ± 28.39	26.67	1.03 ± 2.09	3.88 ± 2.36	50	1.8 ± 2.55	3.6 ± 2.55	73.53	22.85 ± 71.43	31.08 ± 82.16
Lecithochirium musculus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-

	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity
Monogenea												
Pseudodactylogyrus anguillae + P. bini	71.43	23.89 ± 57.02	33.45 ± 65.24	73.33	526.23 ± 2331.58	717.59 ± 2713.56	75	86.85 ± 118.05	115.8 ± 123.78	82.35	12.5 ± 20.61	15.18 ± 21.84
Acanthocephala												
Southwellina hispida	1.79	0.02 ± 0.14	1 ± -	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Paracanthocephaloides incrassatus	3.57	0.04 ± 0.19	1 ± 0	0	-	-	5	0.05 ± 0.22	1 ± -	2.94	0.03 ± 0.17	1 ± -
Nematoda												
Anguillicola crassus	51.79	2.88 ± 5.02	5.55 ± 5.84	50	2.67 ± 4.44	5.33 ± 5.07	35	0.8 ± 1.85	2.29 ± 2.63	35.29	2.18 ± 6.92	6.17 ± 10.81
Contracaecum sp.	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Goezia anguillae	0	-	-	3.33	0.07 ± 0.37	2 ± -	0	-	-	0	-	-

	Urbino Lagoon											
	Spring 2009/2010/2011			Summer 2010/2011			Fall 2010/2011			Winter 2009/2010/2011/2012		
Shannon index	0.5 ± 0.39 (0-1.28)			0.38 ± 0.37 (0-1.12)			0.36 ± 0.4 (0-1.17)			0.39 ± 0.38 (0-1.47)		
Berger-Parker dominance index	0.76 ± 0.19 (0.33-1)			0.81 ± 0.19 (0.43-1)			0.82 ± 0.2 (0.43-1)			0.83 ± 0.18 (0.33-1)		
	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity
Copepoda												
Ergasilus gibbus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Cestoda												
Proteocephalus macrocephalus	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
Bothriocephalus claviceps	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0.8	0.01 ± 0.09	1 ± -
Myzophyllobothrium sp.	2.6	0.04 ± 0.25	1.5 ± 0.71	16	0.22 ± 0.55	1.38 ± 0.52	12.12	0.24 ± 0.75	2.00 ± 1.15	6.4	0.11 ± 0.54	1.75 ± 1.39
Digenea												
Bucephalus anguillae	38.96	9.30 ± 25.91	23.87 ± 37.42	56	11.8 ± 21.97	21.07 ± 25.94	30.3	13.42 ± 34.77	44.3 ± 52.72	40	23.25 ± 84.67	58.12 ± 126.81
Deropristis inflata	55.84	8.64 ± 22.88	15.47 ± 28.96	26	0.8 ± 1.86	3.08 ± 2.56	60.61	8.88 ± 12.56	14.65 ± 13.29	57.6	7.14 ± 19.55	12.40 ± 24.53
Lecithochirium musculus	49.35	3 ± 10.53	6.08 ± 14.44	40	2.36 ± 5.09	5.9 ± 6.70	51.51	2.42 ± 3.38	4.71 ± 3.39	31.2	0.99 ± 2.27	3.18 ± 3.12
Monogenea												
Pseudodactylogyrus anguillae + P. bini	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-

	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean abundance	Mean intensity
Acanthocephala												
Southwellina hispida	20.78	0.92 ± 2.55	4.44 ± 4.03	20	1.28 ± 5.60	6.4 ± 11.60	9.09	0.97 ± 3.33	10.67 ± 4.73	31.2	1.82 ± 3.74	5.85 ± 4.63
Paracanthocephaloides incrassatus	20.78	0.56 ± 1.33	2.69 ± 1.70	4	0.04 ± 0.20	1 ± -	3.03	0.03 ± 0.17	1 ± -	3.2	0.032 ± 0.18	1 ± -
Nematoda												
Anguillicola crassus	23.38	0.78 ± 2.22	3.33 ± 3.60	22	1.04 ± 3.56	4.73 ± 6.54	9.09	0.15 ± 0.57	1.67 ± 1.15	16.8	0.48 ± 1.55	2.86 ± 2.80
Contracaecum sp.	49.35	49.87 ± 87.04	101.05 ± 101.24	34	26.72 ± 53.52	78.59 ± 66.64	6.06	2.03 ± 8.16	33.5 ± 4.95	49.6	29.48 ± 52.18	59.44 ± 61.04
Goezia anguillae	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-

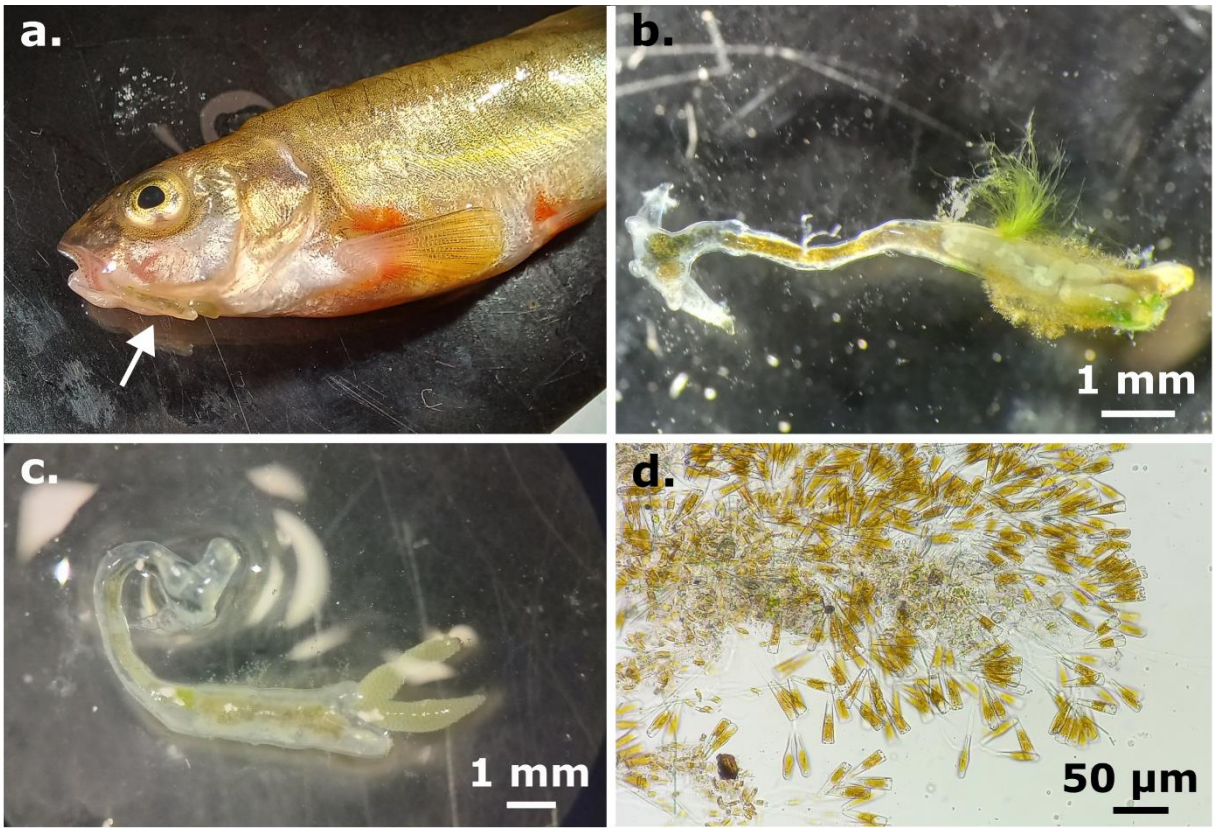
Annexe 5 : Parasites observés chez les anguilles



Parasites les plus couramment observés chez *Anguilla anguilla* en Corse : Monogenea, *Pseudodactylogyrus anguillae et Pseudodactylogyrus bini*, a) position sur les branchies, b) individu de *P. anguillae* ; Digenea, c) *Lecithochirium musculus*, d) *Bucephalus anguillae*, e) *Deropristis inflata* ; Nematoda, f) *Anguillicola crassus*, g) détail du pôle postérieur de *Paraquimperia tenerrima* ; Acanthocephala, h) *Southwellina hispida* ; et Copepoda, i) *Ergasilus gibbus*.

Annexe 6 : Parasites observés chez les vairons (campagne 2021)

Deux parasites ont été observé chez les vairons en 2021. Le premier est un Copepoda du genre *Lernaea*, retrouvé chez seulement deux individus dans le Tavignano (site Saint-Georges). Les deux individus de *Lernaea* retrouvés dans le Tavignano étaient fixés dans deux sites différents : un dans la cavité buccale et l'autre dans l'anus de son hôte (Figure 27). Les deux parasites présentaient des communautés d'épibiontes, ce qui est un phénomène déjà rapporté chez ce genre dans de nombreuses régions du monde *e.g.* (Winemiller and Winsborough 1990; Carnevia and Letamendía 2018; Rahmati-Holasoo et al. 2023).



Lernaea chez *Phoxinus* spp. a. individu (flèche blanche) ancré dans la cavité buccale de son hôte, b. et c. parasites avec leur structure d'ancrage clairement visible et leurs communautés d'épibiontes, d. diatomées épibiontes observées en microscopie optique.

Le second parasite observé chez les *Phoxinus* en Corse est la métacercaire (stades larvaires) d'un Digenea considéré suite à la campagne 2022 comme étant très probablement *Posthodiplostomum cuticola*. Ce parasite a été observés en 2021 dans le Fium'Orbo (Ghisonaccia) (prévalence de 47 %, abondance moyenne de 0,8 parasites par hôte et intensité moyenne de 1,7 parasite par hôte infesté) et dans la Tartagine (Castifao), où les intensités d'infestations étaient très élevées puisque jusqu'à 129 métacercaires ont été comptées sur un

vairon. Les métacercaires de ce parasite forment des kystes subcutanés sur la surface du poisson, les opercules, les nageoires et parfois les arcs branchiaux. Ils attirent les mélanocytes des poissons et provoquent l'apparition de taches noires, ce qui donne à cette infestation le nom de « maladie des taches noires ».

Annexe 7 : Occurrence des parasites signalés chez *Phoxinus* spp. chez leurs hôtes respectifs

Parasites species	*Phoxinus csikii*	*Phoxinus lumaireul*	*Phoxinus marsilii*	*Phoxinus c.f. morella*	*Phoxinus phoxinus*	*Phoxinus septimaniae*	*Phoxinus ujmonensis*	*Phoxinus* sp. 7	*Phoxinus* sp.	Uncertain
Phylum Ciliophora										
Apiosoma campanulatum (Timofeev in Shulman, 1962) Lom, 1966										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Apiosoma phoxini Lom, 1966										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Apiosoma piscicolum Blanchard, 1885										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Apiosoma sp. Blanchard, 1885								X		
Ichthyophthirius multifiliis Fouquet, 1876										*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Family Trichodinidae										
Paratrichodina incissa (Lom, 1959) Lom, 1963 (*Paratrichodina incisa*)								X		*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Paratrichodina phoxini Lom, 1963			X							*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Trichodina acuta Lom, 1961								X		
Trichodina intermedia Lom, 1960										*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Trichodina mira Kaschkovsky, 1974										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Trichodina reticulata Hirschmann and Partsch, 1955										*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Trichodina sp. Ehrenberg, 1830 (*Trichodia* sp., mispelling)					X	X			X	
Tripartiella copiosa (Lom, 1959) Raabe, 1963										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*

Parasites species	***Phoxinus csikii***	***Phoxinus lumaireul***	***Phoxinus marsilii***	***Phoxinus c.f. morella***	***Phoxinus phoxinus***	***Phoxinus septimaniae***	***Phoxinus ujmonensis***	***Phoxinus* sp. 7**	***Phoxinus* sp.**	**Uncertain**
Capriniana sp. Strand, 1928								X		
Phylum Euglenozoa										
Trypanosoma cobitis Mitrophanow, 1883					X					
Trypanosoma sp. Gruby, 1843					X					
Phylum Acanthocephala										
Neoechinorhynchus rutili (Müller, 1780) Hamann in Stiles & Hassall, 1905					X	X		X	X	
Echinorhynchus truttae Schrank, 1788					X					
Pomphorhynchus laevis (Zoega in Müller, 1776) Porta, 1908			X		X					*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Phylum Arthropoda										
Ergasilus briani Markevich, 1933										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Ergasilus sieboldi von Nordmann, 1832						X				*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Argulus foliaceus (Linnaeus, 1758)						X				
Phylum Cnidaria										
Chloromyxum carassii Achmerov, 1960										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Chloromyxum phoxini Quadri, 1962					X					
Myxidium macrocapsulare Auerbach, 1910									X	
Myxidium rhodei Lèger, 1905								X	X	
Myxobolus bramae Reuss 1906								X	X	
Myxobolus buckei Longshaw and Feist, 2003 (uncertain)								X	X	
Myxobolus cybinae Mitenev, 1971									X	
Myxobolus dogieli Bykhovskaya-Pavlovskaya & Bykhovski, 1940										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*

Parasites species	***Phoxinus csikii***	***Phoxinus lumaireul***	***Phoxinus marsilii***	***Phoxinus c.f. morella***	***Phoxinus phoxinus***	***Phoxinus septimaniae***	***Phoxinus ujmonensis***	***Phoxinus* sp. 7**	***Phoxinus* sp.**	**Uncertain**
Myxobolus ellipsoides Thélohan, 1892										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Myxobolus lomi Donets and Kulakovskaya in Shulman, 1962									X	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Myxobolus mongolicus Pronin, 1973										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Myxobolus muelleri Bütschli, 1882								X		*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Myxobolus musculi Keysselitz, 1908								X	X	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Myxobolus sp.					X			X		
Zschokkella nova Klokacheva, 1914										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Extrasporogonic type 1								X		
Plasmodial type 1								X		
Buddenbrockia sp. Schröder, 1910	X									
Phylum Mollusca										
Anodonta anatina (Linnaeus, 1758)								X		*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus csikii* or *Phoxinus cf. morella*
Unio crassus Philipsson, 1788	X				X			X		*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus csikii* or *Phoxinus cf. morella*, *Phoxinus marsilii*
Unionidae sp.						X				
Phylum Nematoda										
Camallanus lacustris (Zoega in Müller, 1776) Railliet & Henry, 1915						X				
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) Skrjabin, 1916										X

Parasites species	***Phoxinus csikii***	***Phoxinus lumaireul***	***Phoxinus marsilii***	***Phoxinus c.f. morella***	***Phoxinus phoxinus***	***Phoxinus septimaniae***	***Phoxinus ujmonensis***	***Phoxinus* sp. 7**	***Phoxinus* sp.**	**Uncertain**
Contracaecum rudolphii Hartwich, 1964										*Phoxinus cf. morella* or *Phoxinus marsilii*
Philometra ovata (*Philometra abdominalis*) (Zeder, 1803) Skrjabin, 1923			X	X				X	X	*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Paraquimperia tenerrima (von Linstow, 1878) Baylis, 1934					X					*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Hysterothylacium aduncum (Rudolphi, 1802) Deardorff & Overstreet, 1981										X
Raphidascaris acus (*Raphidascaris cristata*) (Bloch, 1779) Railliet & Henry, 1915		X	X		X	X			X	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Raphidascaris sp. Railliet & Henry, 1915										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Rhabdochona denudata (Dujardin, 1845) Railliet, 1916					X					
Rhabdochona phoxini Moravec, 1968			X					X	X	
Cystidicoloides sp. Skinker, 1931									X	
Salmonema ephemeridarum (Cystidicoloides ephemeridarum) (von Linstow, 1872) Moravec, Santos & Brasil-Sato, 2008										X
Pseudocapillaria tomentosa (Dujardin, 1843) Lomakin & Trofimenko, 1982										X
Schulmanela petruschewskii (Schulman, 1948) Ivashkin, 1964										X
Eustrongylides excisus Jägerskiöld, 1909										X
Phylum Platyhelminthes										
Class Cestoda										

Parasites species	***Phoxinus csikii***	***Phoxinus lumaireul***	***Phoxinus marsilii***	***Phoxinus c.f. morella***	***Phoxinus phoxinus***	***Phoxinus septimaniae***	***Phoxinus ujmonensis***	***Phoxinus* sp. 7**	***Phoxinus* sp.**	**Uncertain**
Ligula intestinalis (Linnaeus, 1758) Gmelin, 1790					X	X		X		
Ligula sp. Bloch, 1782										*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Caryophyllaeides fennica (Schneider, 1902) Nybelin, 1922					X					
Proteocephalus torulosus (Batsch, 1786) Nufer, 1905										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Proteocephalus exiguus					X					
Triaenophorus nodulosus (Pallas, 1781) Rudolphi, 1793	X									
Class Monogenea										
Cleidodiscus brachus Mueller, 1938										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Dactylogyrus auriculatus (*Dactylogyrus auricularis*) (von Nordmann, 1832) Diesing, 1850										*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Dactylogyrus borealis Nybelin, 1937							X	X	X	
Dactylogyrus phoxini Malevitskaia, 1949					X	X				
Dactylogyrus sp. Diesing, 1850								X	X	
Pellucidhaptor merus (*Dactylogyrus merus*) (Zaika, 1961) Chien & Rogers, 1970							X	X	X	
Diplozoon paradoxum von Nordmann, 1832										*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Paradiplozoon homoion (Bychowsky & Nagibina, 1959)						X		X		
Paradiplozoon homoion gracile (*Diplozoon gracile*) (Reichenbach-Klinke, 1961)						X				

Parasites species	***Phoxinus csikii***	***Phoxinus lumaireul***	***Phoxinus marsilii***	***Phoxinus c.f. morella***	***Phoxinus phoxinus***	***Phoxinus septimaniae***	***Phoxinus ujmonensis***	***Phoxinus* sp. 7**	***Phoxinus* sp.**	**Uncertain**
Gyrodactylus albolacustris Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017							X	X		
Gyrodactylus albolacustris x *Gyrodactylus botnicus* hybrid								X		
Gyrodactylus aphyae Malmberg, 1957				X	X		X	X	X	
Gyrodactylus botnicus Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017								X		
Gyrodactylus carassii Malmberg, 1957										X
Gyrodactylus danastriae Lumme, Ziętara & Lebedeva, 2017			X							
Gyrodactylus elegans von Nordmann, 1832					X					*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Gyrodactylus jussii Ziętara & Lumme, 2003										X
Gyrodactylus konovalovi Ergens, 1976										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Gyrodactylus laevis Malmberg, 1957				X	X		X	X	X	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Gyrodactylus limneus Malmberg, 1964				X	X			X	X	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Gyrodactylus llewellyni Ergens & Dulmaa, 1967							X			
Gyrodactylus macronychus Malmberg, 1957				X	X	X	X	X	X	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Gyrodactylus magnificus Malmberg, 1957							X	X	X	*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Gyrodactylus malmbergensis Prost, 1974										X
Gyrodactylus medius Kathariner, 1895								X		
Gyrodactylus minimus Malmberg, 1957					X		X			

Parasites species	***Phoxinus csikii***	***Phoxinus lumaireul***	***Phoxinus marsilii***	***Phoxinus c.f. morella***	***Phoxinus phoxinus***	***Phoxinus septimaniae***	***Phoxinus ujmonensis***	***Phoxinus* sp. 7**	***Phoxinus* sp.**	**Uncertain**
Gyrodactylus montanus Bychowsky, 1957										X
Gyrodactylus pannonicus Molnár, 1968			X	X				X	X	
Gyrodactylus phoxini Malmberg, 1957						X	X	X		
Gyrodactylus prostae Ergens, 1963							X			
Gyrodactylus salaris Malmberg, 1957								X		X
Gyrodactylus somnaensis Ergens & Yukhimenko, 1990					X			X		
Gyrodactylus turnbulli Harris, 1986										X
Gyrodactylus vimbi Shulman, 1954								X		
Gyrodactylus sp. von Nordmann, 1832					X					
Class Trematoda (Subclass Digenea)										
Allocreadium carparum (*Macrolecithus papilliger*) Odening, 1959	X				X			X		
Allocreadium isoporum (Looss, 1894) Looss, 1902					X			X	X	
Allocreadium transversale (Rudolphi, 1802) Odhner, 1901						X				
Bunodera luciopercae (Müller, 1776) Lühe, 1909										*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*
Rhipidocotyle campanula (*Rhipidocotyle illense*) (Dujardin, 1845) Dollfus, 1968					X					
Diplostomum commutatum (Diesing, 1850) Dubois, 1937						X				
Diplostomum phoxini (*Diplostomulum pelmatoides, Tetracotyle phoxini, Distomum phoxini* mispelling) (Faust, 1919) Arvy & Buttner, 1954	X				X	X		X		*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*, *Phoxinus csikii* or *Phoxinus septimaniae* or *Phoxinus lumaireul*

Parasites species	***Phoxinus csikii***	***Phoxinus lumaireul***	***Phoxinus marsilii***	***Phoxinus c.f. morella***	***Phoxinus phoxinus***	***Phoxinus septimaniae***	***Phoxinus ujmonensis***	***Phoxinus* sp. 7**	***Phoxinus* sp.**	**Uncertain**
Diplostomum sp. von Nordmann, 1832							X	X		*Phoxinus* sp. or *Rhynchocypris percnurus*, *Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Hysteromorpha triloba (Rudolphi, 1819) Lutz, 1931						X				
Posthodiplostomum cuticola (*Diplostomum cuticola*) (von Nordmann, 1832) Dubois, 1936					X	X				*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Tylodelphys clavata (von Nordmann, 1832) Diesing, 1850						X				*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Phyllodistomum folium (Olfers, 1816) Braun, 1899					X				X	
Plagioporus angusticolle (*Allocreadium angusticolle*) (Hausmann, 1896) Dobrovolny, 1939								X		
Sphaerostoma bramae (Müller, 1776) Lühe, 1909					X					*Phoxinus phoxinus* or *Phoxinus* sp. 7
Apatemon sp. Szidat, 1928									X	
Ichthyocotylurus platycephalus (Creplin, 1825) Odening, 1969						X				

Annexe 8 : Framework moléculaire pour comparaison du COI (*Phoxinus*)

Liste des séquences utilisées pour la comparaison du COI des vairons.

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus bigerri	MT975705	France	Gave de Pau	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975706	France	Gave d'Aspe	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975711	France	Rimbez	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975717	France	Nive d'Arneguy	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975718	France	Nive d'Arneguy	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975743	France	Lausset	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975744	France	Lausset	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975755	France	Adour	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975756	France	Echez	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975761	France	Canal de Branc	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975767	France	Luy	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975770	France	Saison	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	MT975784	France	Ruisseau de Cabanes	Denys et al. 2020
Phoxinus bigerri	KJ554275	Spain	Ugarana	Geiger et al. 2014
Phoxinus bigerri	KJ554288	Spain	Ugarana	Geiger et al. 2014
Phoxinus bigerri	KJ554128	Spain	Ugarana	Geiger et al. 2014
Phoxinus colchicus	MW564267	Georgia	Oravisghele	
Phoxinus csikii	KM286833	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	ON097657	Austria	Inn	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	MF407712	Montenegro	Ibar	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407713	Montenegro	Ibar	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407714	Montenegro	Ibar	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407715	Montenegro	Ibar	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407716	Montenegro	Ibar	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407717	Montenegro	Ibar	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407731	Serbia	Moravica	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407732	Serbia	Moravica	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407733	Serbia	Moravica	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407734	Serbia	Skrapez	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407735	Serbia	Skrapez	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407736	Serbia	Skrapez	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407738	Serbia	Skrapez	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407737	Serbia	Skrapez	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	ON097687	Austria	Traisen	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097813	Austria	Inn	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097496	Austria	Traisen	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	KM286848	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	ON097741	Austria	Danube	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097332	Austria	Danube	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097809	Austria	Danube	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097824	Austria	Traun	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	MG806862	Bosnia Herzegovina	Una	Schonhuth et al. 2018
Phoxinus csikii	KM286981	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	MT975740	France	La Thur	Denys et al. 2020
Phoxinus csikii	MT975741	France	La Thur	Denys et al. 2020
Phoxinus csikii	MT975742	France	La Thur	Denys et al. 2020
Phoxinus csikii	MT975737	France	L'Eichel	Denys et al. 2020
Phoxinus csikii	Cas1 - PP735526	France	Casaluna	This study
Phoxinus csikii	Cas16 - PP735533	France	Casaluna	This study
Phoxinus csikii	Cas19 - PP735536	France	Casaluna	This study
Phoxinus csikii	Cas4 - PP735540	France	Casaluna	This study
Phoxinus csikii	Cas6 - PP735542	France	Casaluna	This study
Phoxinus csikii	Cas8 - PP735544	France	Casaluna	This study
Phoxinus csikii	Gol5 -PP735610	France	Golo	This study
Phoxinus csikii	KM286803	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286809	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus csikii	KM286824	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286847	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286849	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286850	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286854	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286855	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286856	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286861	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286862	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286873	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286876	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286916	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286918	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286919	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286921	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286924	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286935	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286944	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286945	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286947	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286950	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286951	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286954	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286956	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286957	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286958	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286964	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286965	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286967	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286970	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286973	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286975	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286976	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286978	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286979	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286983	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286986	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286987	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286988	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286990	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286991	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286994	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286996	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286997	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287000	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287001	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287003	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287004	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287005	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287006	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287008	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287012	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287017	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287018	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287019	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287020	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287021	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287022	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287023	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287025	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287026	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM373657	Germany	Rhin	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM373662	Germany	Rhin	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM373664	Germany	Main	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus csikii	MW472766	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus csikii	MW472769	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472771	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472777	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472793	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472812	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472813	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472815	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472819	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472837	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472838	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472848	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472850	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472865	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472884	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472896	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472911	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472942	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472947	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472950	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472963	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472968	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472972	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472973	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472991	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473000	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473004	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473018	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473029	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473047	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473056	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473058	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473059	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473091	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473104	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473105	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473107	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473129	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473159	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473162	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473169	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473187	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473193	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473203	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473208	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473235	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473241	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473250	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473255	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473273	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473275	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473304	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473308	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473313	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473316	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473340	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473341	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473357	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473377	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473378	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473392	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473396	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473426	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473437	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473441	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473455	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus csikii	MK984821	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus csikii	MK984822	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus csikii	KM286885	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	MW472757	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472898	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472981	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW472994	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473013	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473081	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473097	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473225	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473231	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473386	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MW473447	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	MK310229	France	Rupt-de-Mad	Denys & Manné, 2019
Phoxinus csikii	KM286931	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287013	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286952	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286977	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286989	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286805	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286948	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287011	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286995	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	MW473436	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	ON097847	Austria	Inn	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	KM286857	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM287016	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	MW473280	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus csikii	KM286836	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286972	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286974	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286980	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286984	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286999	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KM286853	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	ON097854	Austria	Sulzkarsee	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	KM373651	Germany	Kessel	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus csikii	KR477082	Austria	Griersee	Thalinger et al. 2016
Phoxinus csikii	KR477237	Austria	Griersee	Thalinger et al. 2016
Phoxinus csikii	KR477238	Austria	Griersee	Thalinger et al. 2016
Phoxinus csikii	ON097392	Austria	Mondsee	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097563	Austria	Enns	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097581	Austria	Enns	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097348	Austria	Enns	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097533	Austria	Enns	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097615	Austria	Enns	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097647	Austria	Enns	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097769	Austria	Plannersee	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097892	Austria	Enns	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097565	Austria	Inn	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	ON097382	Austria	Mondsee	Zangl et al. 2022
Phoxinus csikii	MF407724	Serbia	Krupacko Barje	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407725	Serbia	Krupacko Barje	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407726	Serbia	Krupacko Barje	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407728	Serbia	Krupacko Barje	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407727	Serbia	Krupacko Barje	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407718	Serbia	Brestovacka	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407719	Serbia	Brestovacka	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407720	Serbia	Brestovacka	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407721	Serbia	Brestovacka	Palandacic et al. 2017
Phoxinus csikii	MF407722	Serbia	Brestovacka	Palandacic et al. 2017
Phoxinus dragarum	MT975753	France	Triouzoune	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975746	France	Ciron	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	Aba11 - PP735491	France	Abatesco	This study

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus dragarum	Aba13 - PP735493	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba2 - PP923018	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba3 - PP735501	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba7 - PP735505	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	MT975793	France	Doustre	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975708	France	Boralde Flaujac	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975710	France	Rimbez	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	Cor1 - PP735546	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor10 - PP735547	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor12 - PP735549	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor13 - PP735550	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor15 - PP735552	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor16 - PP735553	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor17 - PP735554	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor2 - PP735557	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor20 - PP735558	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor4 - PP735560	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor5 - PP735561	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor6 - PP735562	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor7 - PP735563	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor8 - PP735564	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	MT975715	France	Tavignano	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975716	France	Tavignano	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975720	France	Vere	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	TAl1 - PP735611	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl10 - PP735612	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl11 - PP735613	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl12 - PP735614	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl13 - PP735615	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl14 - PP735616	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl15 - PP735617	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl16 - PP735618	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl17 - PP735619	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl18 - PP735620	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl19 - PP735621	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl2 - PP735622	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl20 - PP735623	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl3 - PP7356214	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl5 - PP735626	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl6 - PP735627	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl8 -PP735629	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl9 - PP735630	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG10 - PP735632	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG13 - PP735635	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG15 - PP735637	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG16 - PP735638	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG18 - PP735640	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG5 - PP735646	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG6 - PP735647	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG7 - PP735648	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG8 - PP735649	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG9 - PP735650	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG1 - PP735671	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG10 - PP735672	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG11 - PP735672	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG12 - PP735674	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG13 - PP735675	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG14 - PP735676	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG15 - PP735677	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG19 - PP735681	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG2 - PP735682	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG20 - PP735683	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG3 - PP735684	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG4 - PP735685	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG5 - PP735686	France	Tavignano	This study

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus dragarum	Vec1 - PP735691	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec10 - PP735692	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec11 - PP735693	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec12 - PP735694	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec13 - PP735695	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec14 - PP735696	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec17 - PP735699	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec18 - PP735700	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec19 - PP735701	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec2 - PP735702	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec20 - PP735703	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec3 - PP735704	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec4 - PP735705	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec6 - PP735707	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Vec7 - PP735708	France	Vecchio	This study
Phoxinus dragarum	Cor11 - PP735548	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor18 - PP735555	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor19 - PP735556	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	Cor9 - PP735565	France	Corsigliese	This study
Phoxinus dragarum	TPG14 - PP735636	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TAl7 - PP735628	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG19 - PP735641	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG2 - PP735642	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TPG20 - PP735643	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG17 - PP735679	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG18 - PP735680	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	TSG8 - PP735689	France	Tavignano	This study
Phoxinus dragarum	Aba1 -PP923017	France	Abatesco	this study
Phoxinus dragarum	Aba10 - PP735490	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba12 - PP735492	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba14 - PP735502	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba15 - PP735495	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba16 - PP735496	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba17 - PP735497	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba18 - PP735498	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba19 - PP735499	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba20 - PP735500	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba4 - PP735502	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba5 - PP735503	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba6 - PP735504	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba8 - PP735506	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	Aba9 - PP735507	France	Abatesco	This study
Phoxinus dragarum	FiB10 - PP735587	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB11 - PP735588	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB12 - PP735589	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB13 - PP735590	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB14 - PP735591	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB15 - PP735592	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB16 - PP735593	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB17 -PP735594	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB18 - PP735595	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB19 -PP735596	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB2 - PP735597	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB20 - PP735598	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB3 - PP735599	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB4 - PP735600	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB5 - PP735601	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB6 - PP735602	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB7 - PP735603	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB8 - PP735604	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	FiB9 - PP735605	France	FiumOrbo	This study
Phoxinus dragarum	MT975709	France	Avance	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975745	France	Ciron	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975757	France	Douctouyre	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975760	France	Salat	Denys et al. 2020

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus dragarum	MT975762	France	Job	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975788	France	Pique	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975787	France	Pique	Denys et al. 2020
Phoxinus dragarum	MT975732	France	Arrat-Davant	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975707	France	Boralde-Flaujac	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975724	France	Ouatier	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975725	France	Ouatier	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975733	France	Boron	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975734	France	Boron	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975735	France	Sèvre niortaise	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975752	France	Dejoune	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975766	France	Semme	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975768	France	Ance du Nord	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975769	France	Aurence	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975702	France	Allier	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975703	France	Varenne	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975704	France	Sarthe	Denys et al. 2020
Phoxinus fayollarum	MT975736	France	Sèvre niortaise	Denys et al. 2020
Phoxinus marsilii	MF407956	Austria	Black Sea	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MT975714	France	Epte	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975729	France	Oise	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975790	France	Cure	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	ON097666	Austria	Vocherabach	Zangl et al. 2022
Phoxinus phoxinus	ON097780	Austria	Vocherabach	Zangl et al. 2022
Phoxinus phoxinus	Asc10 - PP735509	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc16 - PP735515	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Cas5 - PP735541	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas9 - PP735545	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Fal13 - PP735570	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal19 - PP735576	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal20 - PP735578	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal3 - PP735579	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal4 - PP735580	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal6 - PP735582	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal8 - PP735584	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	MT975796	France	Golo	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	Trt13 - PP735655	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt20 - PP735663	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt9 - PP735670	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	MW473458	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	Asc1 -PP735508	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc11 - PP735510	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc12 - PP735511	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc13 - PP735512	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc14 - PP735513	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc15 - PP735514	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc17 - PP735516	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc18 - PP735517	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc19 - PP923015	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc2 - PP735518	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc20 - PP923016	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc3 - PP735519	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc4 - PP735520	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc5 - PP735521	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc6 - PP735522	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc7 - PP735523	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc8 - PP735524	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Asc9 - PP735525	France	Asco	This study
Phoxinus phoxinus	Cas10 - PP735527	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas11 - PP735528	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas13 - PP735530	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas14 - PP735531	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas15 - PP735532	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas17 - PP735534	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas18 - PP735535	France	Casaluna	This study

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus phoxinus	Cas2 - PP735537	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas20 - PP735538	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas3 - PP735539	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Cas7 - PP735543	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	Fal1 - PP735566	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal10 - PP735567	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal11 - PP735568	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal12 - PP735569	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal14 - PP735571	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal15 - PP735572	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal16 - PP735573	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal17 - PP735574	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal18 - PP735575	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal2 - PP735577	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal5 - PP735581	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal7 - PP735583	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Fal9 - PP735585	France	FiumAlto	This study
Phoxinus phoxinus	Gol1 - PP735606	France	Golo	This study
Phoxinus phoxinus	Gol2 - PP735607	France	Golo	This study
Phoxinus phoxinus	Gol3 - PP735608	France	Golo	This study
Phoxinus phoxinus	Gol4 -PP735609	France	Golo	This study
Phoxinus phoxinus	MT975750	France	Anger	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975751	France	Anger	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975799	France	Houille	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975800	France	Houille	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	TPG3 - PP735644	France	Tavignano	This study
Phoxinus phoxinus	TPG4 - PP735645	France	Tavignano	This study
Phoxinus phoxinus	Trt1 - PP735651	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt10 - PP735652	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt11 - PP735653	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt12 - PP735654	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt14 - PP735656	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt15 - PP735657	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt16 - PP735658	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt17 - PP735659	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt18 - PP735660	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt19 - PP735661	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt2 - PP735662	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt3 - PP735664	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt4 - PP735665	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt5 - PP735666	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt6 - PP735667	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt7 - PP735668	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	Trt8 - PP735669	France	Tartagine	This study
Phoxinus phoxinus	TSG6 - PP735687	France	Tavignano	This study
Phoxinus phoxinus	TSG9 - PP735690	France	Tavignano	This study
Phoxinus phoxinus	Vec8 - PP735709	France	Vecchio	This study
Phoxinus phoxinus	Vec9 - PP735710	France	Vecchio	This study
Phoxinus phoxinus	KM286804	Germany	Sieg	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286811	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286812	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286813	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286814	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286815	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286816	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286817	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286818	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286819	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286821	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286822	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286823	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286825	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286826	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286827	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286828	Germany	Agger	Knebelsberger et al. 2015

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus phoxinus	KM286829	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286830	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286831	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286834	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286835	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286837	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286841	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286842	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286843	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286844	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286845	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286846	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286851	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286852	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286858	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286863	Germany	Heltenbach	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286864	Germany	Heltenbach	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286866	Germany	Heltenbach	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286868	Germany	Albaumer Bach	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286871	Germany	Albaumer Bach	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286872	Germany	Albaumer Bach	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286874	Germany	Albaumer Bach	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286875	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286882	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286883	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286884	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286886	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286887	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286888	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286889	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286891	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286895	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286897	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286898	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286900	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286901	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286902	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286903	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286905	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286906	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286907	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286908	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286909	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286911	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286912	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286913	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286914	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286915	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286917	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286922	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286925	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286926	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286927	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286929	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286930	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286932	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286933	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286934	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286936	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286937	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286938	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286939	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286940	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286941	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286942	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015

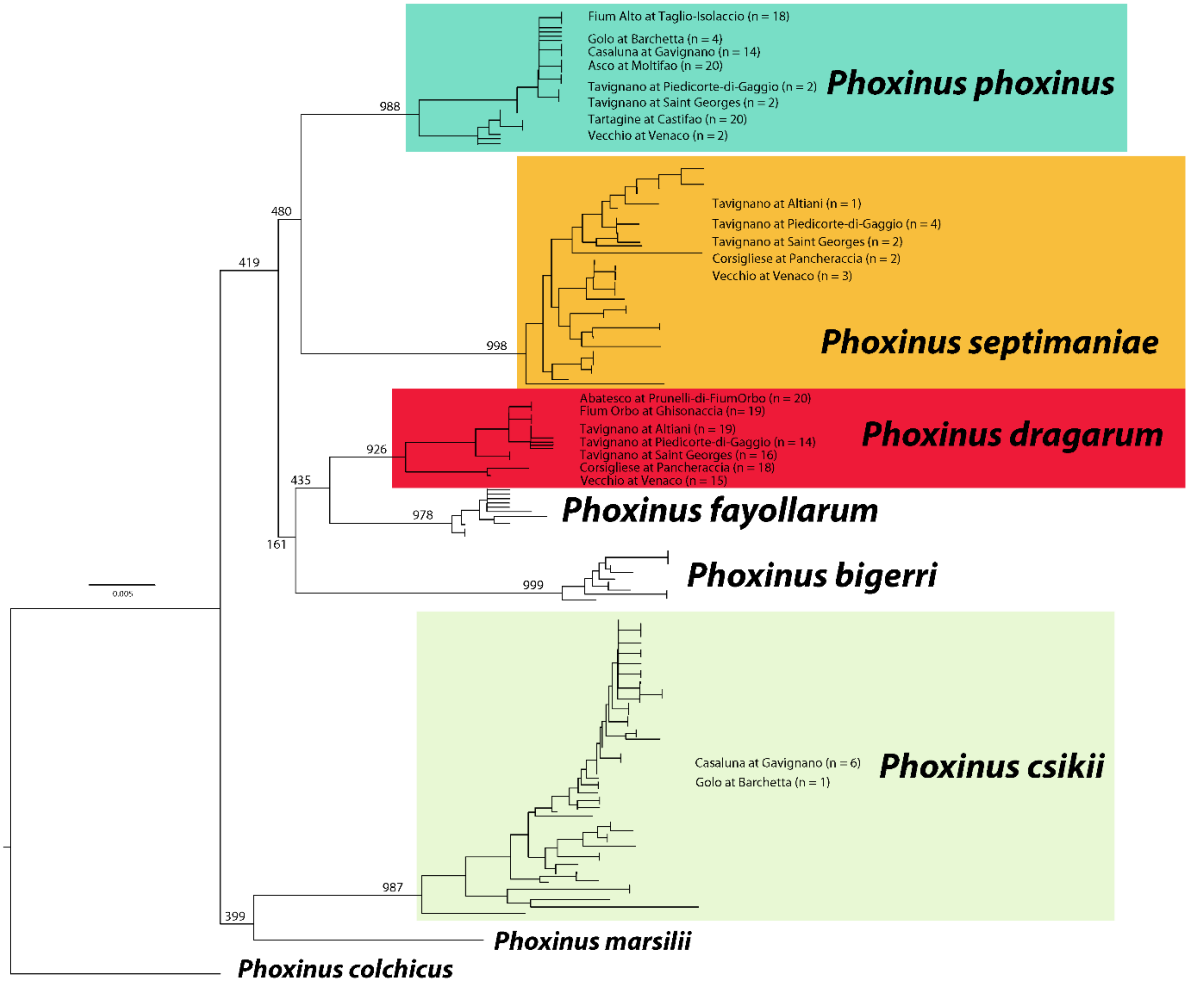
Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus phoxinus	KM286943	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286946	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286949	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286953	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286960	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286961	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286962	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286963	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286968	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286969	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286985	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286992	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM287009	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KU729257	Germany	Agger	Behrens-Chapuis et al. 2016
Phoxinus phoxinus	KU729258	Germany	Agger	Behrens-Chapuis et al. 2016
Phoxinus phoxinus	MF407769	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407770	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407771	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407772	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407773	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407774	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407775	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407776	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407777	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MF407778	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	MW472783	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472791	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472794	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472798	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472801	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472816	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472817	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472824	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472829	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472831	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472832	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472841	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472846	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472857	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472862	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472864	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472866	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472872	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472875	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472881	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472887	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472891	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472904	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472914	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472915	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472917	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472928	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472933	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472948	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472998	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473003	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473026	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473048	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473064	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473094	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473096	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473103	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473146	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473148	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473149	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus phoxinus	MW473177	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473183	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473186	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473191	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473199	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473213	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473240	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473242	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473245	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473260	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473288	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473289	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473301	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473320	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473328	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473334	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473337	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473344	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473345	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473355	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473361	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473363	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473381	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473384	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473388	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473389	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473412	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473419	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473427	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473454	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473464	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	KU729256	Ireland	Boyne	Behrens-Chapuis et al. 2016
Phoxinus phoxinus	KM286840	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	MF407768	Germany	Auelsbach	Palandacic et al. 2017
Phoxinus phoxinus	KM286865	Germany	Heltenbach	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	MW473063	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473137	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	Cas12 - PP735529	France	Casaluna	This study
Phoxinus phoxinus	KM287014	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	MW472835	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473136	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473322	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW473410	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MT975739	France	Beuvron	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975747	France	Ornain	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975738	France	Beuvron	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975791	France	Seine	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975713	France	Seulles	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975785	France	Saires	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	MT975786	France	Saires	Denys et al. 2020
Phoxinus phoxinus	KM286892	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286820	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286832	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286896	Germany	Agger	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286904	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	MW472860	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	MW472902	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus phoxinus	KM286893	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus phoxinus	KM286894	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus septimaniae	MT975749	France	Luech	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975765	France	Tet	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975700	France	Boulzane	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MT975701	France	Boulzane	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MT975721	France	Ilouvre	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975722	France	Ilouvre	Denys et al. 2020

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus septimaniae	MT975723_	France	Ilouvre	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975726	France	Herault	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975727	France	Herault	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975754	France	Agly	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975758	France	Desix	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975782	France	Orbieu	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975783	France	Orbieu	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975794	France	Herault	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975795	France	Herault	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975759	France	Tanyari	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975763	France	Massane	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975798	France	Tech	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MK984818	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MK984817	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MK984813	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MK984816	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MK984820	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MF407783	Italy	Ceresole	Palandacic et al. 2017
Phoxinus septimaniae	MF407784	Italy	Ceresole	Palandacic et al. 2017
Phoxinus septimaniae	MK984819	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MT975771	France	Bueges	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975772	France	Garel	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975730	France	Bourne	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MK984814	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MF407782	Italy	Ceresole	Palandacic et al. 2017
Phoxinus septimaniae	MK984812	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MK984815	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	Cor3 - PP735559	France	Corsigliese	This study
Phoxinus septimaniae	MT975728	France	Vannon	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975731	France	Suran	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975780	France	Lez	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975792	France	Orain	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975797	France	Tech	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	TPG11 - PP735633	France	Tavignano	This study
Phoxinus septimaniae	TSG16 - PP735678	France	Tavignano	This study
Phoxinus septimaniae	TSG7 - PP735688	France	Tavignano	This study
Phoxinus septimaniae	Vec15 - PP735697	France	Vecchio	This study
Phoxinus septimaniae	Vec5 - PP735706	France	Vecchio	This study
Phoxinus septimaniae	KM286838	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus septimaniae	KM286839	Germany	Pleisbach (Sieg)	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus septimaniae	KM286867	Germany	Rhin	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus septimaniae	KM286920	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus septimaniae	KM286955	Germany	Sieg	Knebelserger et al. 2015
Phoxinus septimaniae	MW473035	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MW473061	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MW473262	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MW473319	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MW473325	Germany	Pleisbach (Sieg)	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MW473326	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MW473360	Germany	Sieg	Behrens-Chapuis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MT385940	Italy	Po	De Santis et al. 2021
Phoxinus septimaniae	MT975712	France	Rhone	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975781	France	Lez	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975776	France	Crieulon	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975778	France	Crieulon	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975779	France	Crieulon	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	TPG17 - PP735639	France	Tavignano	This study
Phoxinus septimaniae	Cor14 - PP735551	France	Corsigliese	This study
Phoxinus septimaniae	TAl4 - PP735625	France	Tavignano	This study
Phoxinus septimaniae	TPG1 - PP735631	France	Tavignano	This study
Phoxinus septimaniae	TPG12 - PP735634	France	Tavignano	This study
Phoxinus septimaniae	Vec16 - PP735698	France	Vecchio	This study
Phoxinus septimaniae	MT975777	France	Crieulon	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975748	France	Luech	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975789	France	Ouche	Denys et al. 2020

Species	GenBank accession numbers	Country	River	Reference
Phoxinus septimaniae	MF458587	France	Durance	Palandacic et al. 2017
Phoxinus septimaniae	MF458588	France	Durance	Palandacic et al. 2017
Phoxinus septimaniae	MT975764	France	Boulzane	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975773	France	Le Sals	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975774	France	Le Sals	Denys et al. 2020
Phoxinus septimaniae	MT975775	France	Le Sals	Denys et al. 2020

Annexe 9 : Arbre phylogénétique des vairons incluant les séquences de Corse



Arbre phylogénétique (Neighbour-Joining, modèle K2P) basé sur les données COI (589 bp) de *Phoxinus* spp. (777 spécimens) identifiant les 223 spécimens de Corse. Les valeurs indiquées aux nœuds correspondent aux valeurs de bootstrap (1000 réplicats). Les zones colorées correspondent aux différentes espèces de *Phoxinus* retrouvées en Corse.

Annexe 10 : Variabilité génétique des vairons

Paramètre de variabilité génétique des vairons *Phoxinus*, par espèces. N, nombre de séquences incluent dans l'analyse ; S, nombre de sites polymorphiques ; h, nombre d'haplotypes ; Hd, diversité haplotype ; k, nombre moyen de différences par paire ; π, diversité nucléotidique.

	N	Length (pb)	S	h	Hd	k	π
Phoxinus phoxinus	300	589	21	17	0.2907	0.821	0.001
Phoxinus csikii	231	589	50	36	0.622	2.31	0.003
Phoxinus dragarum	137	589	18	11	0.663	1.194	0.002
Phoxinus septimaniae	77	589	39	26	0.8698	4.4	0.007

Annexe 11 : Indices parasitaires par espèce de vairon

Indice parasitologique pour les deux parasites principaux des vairons, *Posthodiplostomum cuticola* et *Gyrodactylus* spp. pour chaque espèce de *Phoxinus*. P, prévalence (%) ; MA, abondance Moyenne; MI, Intensité Moyenne.

	***Phoxinus phoxinus* (*n* = 84)**			***Phoxinus dragarum* (*n* = 120)**			***Phoxinus septimaniae* (*n* = 12)**			***Phoxinus csikii* (*n* = 7)**		
	P	**MA**	**MI**	**P**	**MA**	**MI**	**P**	**MA**	**MI**	**P**	**MA**	**MI**
Trematoda												
Black spot disease, metacercariae	19.0	4.0 ± 27.0	21.3 ± 60.3	9.2	0.4 ± 1.9	4.3 ± 4.9	0	-	-	14.3	0.1 ± 0.4	1 ± -
Monogenea												
Gyrodactylus spp.	53.6	16.0 ± 51.7	29.9 ± 68.0	54.2	4.4 ± 13.3	8.1 ± 17.2	33.3	1.2 ± 2.2	3.5 ± 2.6	57.1	1.3 ± 1.8	2.3 ± 1.9

Annexe 12 : Valeurs indicatrices pour les principaux parasites des vairons

Spécificité (%) – fidélité (%) (valeur indicatrice) des deux espèces majeures de parasites pour chaque site d'échantillonnage. **p-value < 0.01; ***p-value < 0.001. Site d'échantillonnage : (1) Moltifao, (2) Gavignano, (3) Castifao, (4) Barchetta, (5) Taglio-Isolaccio, (6) Venaco, (7) Altiani, (8) Piedicorte-di-Gaggio, (9) Saint-Georges, (10) Pancheraccia, (11) Ghisonaccia, (12) Prunelli-di-Fium'Orbo

Locality	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**
Number of minnows	20	20	20	5	20	20	20	20	20	20	20	20
Monogenea												
Gyrodactylus spp.	4.0-65.0 (2.6)	4.0-70.0 (2.8)	**62.5-90.0 (56.3)*** **	0.2-20.0 (0.0)	0.1-5.0 (0.0)	0.4-25.0 (0.1)	2.1-45.0 (0.9)	3.2-65.0 (2.1)	2.5-70.0 (1.7)	17.6-85.0 (15.0)	2.7-50.0 (1.4)	0.6-25.0 (0.1)
Digenea												
Black spot disease, metacercariae	5.9-15.0 (0.9)	1.3-15.0 (0.2)	**80.7-55.0 (44.4)** **	0.0-0.0 (0.0)	0.0-0.0 (0.0)	0.3-5.0 (0.0)	0.0-0.0 (0.0)	0.0-0.0 (0.0)	1.0-5.0 (0.1)	0.0-0.0 (0.0)	7.5-15.0 (1.1)	3.4-30.0 (1.0)

Annexe 13 : Framework moléculaire pour comparaison du COI et ITS (*Eustrongylides* et *Clinostomum*)

Liste des séquences utilisées pour la construction des arbres phylogénétiques et des réseaux d'haplotypes d'*Eustrongylides* et *Clinostomum complanatum*.

Marker	GenBank Accession number	Parasite species	Country	Host species	Source
COI	AM086693	*Xiphinema citricolum*	USA		Lazarova et al. 2006
COI	GQ215600	*Eustrongylides sp*	China	*Odontobutis obscura*	Xiong et al. 2013
COI	GQ215639	*Eustrongylides sp*	China	*Monopterus albus*	Xiong et al. 2013
ITS	JF718623	*Clinostomum complanatum*	Italy	*Squalius cephalus*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718624	*Clinostomum complanatum*	Italy	*Lepomis gibbosus*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718629	*Clinostomum complanatum*	Italy	*Barbus barbus*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718631	*Clinostomum marginatum*	Canada	*Micropterus salmoides*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718632	*Clinostomum marginatum*	Canada	*Ambloplites rupestris*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718633	*Clinostomum marginatum*	Canada	*Ambloplites rupestris*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718634	*Clinostomum marginatum*	Canada	*Perca flavescens*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718635	*Clinostomum marginatum*	Canada	*Ardea herodias*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718636	*Clinostomum marginatum*	Canada	*Ardea herodias*	Caffara et al. 2011
ITS	JF718641	*Clinostomum marginatum*	Canada	*Perca flavescens*	Caffara et al. 2011
ITS	JN108032	*Clinostomum marginatum*	Canada	*Etheostoma marginatum*	Caffara et al. 2011
ITS	JX631045	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631046	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631047	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631048	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631049	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631050	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631051	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631052	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631053	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631054	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631055	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631056	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631057	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631058	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631059	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631060	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631061	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631062	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631063	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631064	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631065	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631066	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631067	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631068	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631069	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631070	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013

Marker	GenBank Accession number	Parasite species	Country	Host species	Source
ITS	JX631071	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631072	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631073	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631074	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631075	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631076	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631077	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631078	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631079	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631080	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631081	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631082	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631083	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631084	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631085	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Characodon lateralis*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631087	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Cyprinodon meeki*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631088	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Catostomus nebuliferus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631089	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Catostomus sp*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631090	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Neotropis sp*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631091	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Catostomus nebuliferus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631092	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Catostomus nebuliferus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631093	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Neotropis sp*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631094	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Neotropis sp*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631095	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Neotropis sp*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631096	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631097	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631098	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631099	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631100	*Clinostomum marginatum*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631107	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631108	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631109	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631110	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631111	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631112	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631113	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631114	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631115	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631116	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631117	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea alba*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631118	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631119	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631120	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631121	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631122	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631123	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631124	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013

Marker	GenBank Accession number	Parasite species	Country	Host species	Source
ITS	JX631125	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631126	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator latifrons*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631127	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631128	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631129	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631130	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Ardea herodias*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631131	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631132	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631133	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Dormitator maculatus*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631134	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Tigrisoma mexicanum*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631135	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Tigrisoma mexicanum*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631136	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Tigrisoma mexicanum*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631137	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Petenia splendida*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631138	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Petenia splendida*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631139	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Petenia splendida*	Sereno-Uribe et al. 2013
ITS	JX631140	*Clinostomum tataxumui*	Mexico	*Petenia splendida*	Sereno-Uribe et al. 2013
COI	KJ925005	*Eustrongylides sp*	China	*Monopterus albus*	Tang unpublished data
ITS	KU963206	*Eustrongylides excisus*	Iran	*Esox lucius*	Youssefi et al. 2023
ITS	LC483163	*Clinostomum complanatum*	Japan	*Oryzias sakaizumii*	Nitta & Ishikawa 2019
ITS	MF741713	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741714	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741715	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741716	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741717	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741718	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741719	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741720	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741721	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741722	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741723	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741724	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741725	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741726	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741727	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741728	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741729	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741730	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741731	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741732	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741733	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741734	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741735	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741736	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741737	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741738	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MF741739	*Clinostomum complanatum*	China	*Myxocyprinus asiaticus*	Li et al. 2018
ITS	MH845233	*Clinostomum complanatum*	Iran		Maleki et al. 2018

Marker	GenBank Accession number	Parasite species	Country	Host species	Source
ITS	MH845234	*Clinostomum complanatum*	Iran		Maleki et al. 2018
ITS	MH845235	*Clinostomum complanatum*	Iran		Maleki et al. 2018
ITS	MH845236	*Clinostomum complanatum*	Iran		Maleki et al. 2018
COI	MK013341	*Eustrongylides excisus*	Turkey	*Sander lucioperca*	Pekmezci et al. 2021
ITS	MK796829	*Clinostomum complanatum*	Romania	*Scardinius erythrophthalmus*	Locke et al. 2019
ITS	MK796830	*Clinostomum complanatum*	Romania	*Perca fluviatilis*	Locke et al. 2019
ITS	MK811210	*Clinostomum complanatum*	Italy	*Squalius cephalus*	Locke et al. 2019
COI	PP887879	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
COI	PP887880	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
COI	PP887881	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
COI	PP887882	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
COI	PP887883	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
COI	PP887884	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
COI	PP887885	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
COI	PP887886	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
COI	PP887887	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888044	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888045	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888046	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888047	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888048	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888049	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888050	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888051	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888052	*Eustrongylides sp*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888083	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888084	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888085	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888086	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888087	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888088	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888089	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888090	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888091	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study
ITS	PP888092	*Clinostomum complanatum*	Corsica	*Perca fluviatilis*	This study

Annexe 14 : Proposition de protocole de traitement

1) **Capture** : les individus sont prélevés en pêche électrique, méthode la plus adaptée au type de cours d'eau. La faible biomasse de poissons dans la rivière (1,2 kg.1000m^{-2} à Veraculongu en 2016) permettrait d'en prélever une très forte proportion. Un inventaire complet est réalisé en utilisant un équipement lourd (type « héron »), relié à un groupe électrogène, et couplé avec des équipements portatifs (type « martin-pêcheur ») pour couvrir l'amont et l'aval du site d'inventaire et augmenter le nombre de captures. L'intérêt d'un inventaire complet est d'avoir la connaissance de la structure du peuplement dans la phase initiale de l'étude et de déceler notamment la présence d'alevins et/ou truitelles et donc d'un éventuel recrutement. Un inventaire complet au printemps 2021 et au printemps 2022 aurait permis de comparer la structure de la population. La constitution d'un lot témoin, dans un tronçon séparé du tronçon traité par des infranchissables, est envisagée. Un tel lot témoin permettrait d'évaluer l'efficacité du traitement et de vérifier que les éventuelles variations des charges parasitaires/prévalences entre les différentes campagnes soient bien dues au traitement et pas à d'autres paramètres. Une contrainte est de s'assurer que les conditions environnementales soient les mêmes dans les deux tronçons et que des arrêtoirs soient présents entre ceux-ci. Une limite est l'incertitude concernant l'effet de la pêche à l'électricité et du passage dans les épuisettes sur les parasites, constituant donc un biais potentiel.
2) **Transfert dans des cages immergées dans le cours d'eau** : les poissons capturés sont placés dans la rivière et retenus par des grilles (cage immergée) afin de garantir l'oxygénation de l'eau. Il est nécessaire de prévoir de quoi couvrir la cage afin d'empêcher les poissons de s'enfuir en sautant par-dessus la grille. L'avantage de cette méthode est que les paramètres d'eau sont identiques à ceux de la rivière. Néanmoins il est primordial d'assurer un contrôle de la température, de l'oxygénation et de la charge en matière en suspension de l'eau. Il est également nécessaire de vérifier le comportement des poissons durant cette étape et, éventuellement, d'isoler les poissons qui se montreraient agressifs. Il y a donc un besoin de prévoir une cage supplémentaire ou une cage compartimentée.
3) **Anesthésie ou sédation et dénombrement des parasites d'un lot de 15 individus avant traitement** : Un lot de poissons est transféré dans un bac sur la berge contenant

de l'eau de la rivière. L'eau des bacs doit être oxygénée en continu afin de maintenir l'oxygénation la plus élevée possible (> 7 mg/L), ce qui peut être mis en place à l'aide de bulleurs à pile. L'oxygénation étant dépendante de la température, il est essentiel de maintenir une température basse en plaçant les bacs dans une zone ombragée et préférant les périodes fraiches. La nécessité d'éviter à la fois la période estivale en raison des trop fortes température et l'hiver en raison du gel et de la prise en compte de la sécurité des intervenants conforte le choix d'intervenir au printemps et à l'automne. Au cours de la manipulation, la surveillance des principaux paramètres à l'aide d'une sonde portative est nécessaire. L'anesthésie ou la sédation des poissons se fait par l'administration de MS222 (tricaïne/métacaïne). La dose est à définir en fonction des paramètres biotiques et abiotiques (température, masse des poissons, profondeur d'anesthésie souhaitée). La taille des truites est importante pour déterminer la dose d'anesthésiant/sédatif à administrer aux poissons. Pour cette raison, il est nécessaire de faire des lots de poissons en fonction des classes de tailles/poids. Dans les sites considérés, les truites ne dépassent qu'exceptionnellement 25 cm, et pèsent généralement moins de 250 g. L'étape de dénombrement des parasites nécessite la mise en place d'un poste de travail avec une loupe binoculaire et une cuvette peu profonde remplie d'eau, manipulable sous la loupe binoculaire. La loupe binoculaire doit être équipée d'une caméra ou d'un système de caméra grossissant qui permet l'acquisition d'images suffisamment nettes pour permettre un comptage des parasites a posteriori. En effet, le comptage total des parasites serait trop long et trop stressant pour le poisson. Cette approche doit être complétée par une approche classique de prélèvement des parasites par raclage. Le problème de cette approche classique est qu'elle pourrait aggraver les lésions cutanées occasionnées par les parasites et rendre l'information obtenue peu fiable quantitativement et peu répétable d'un individu à l'autre. D'après les données de 2016, les Gyrodactylus présent sur ces populations de *S. trutta* se répartissent préférentiellement sur les nageoires (branchies < 10%, peau environ 20% et nageoires environ 70%). Il est envisageable de cibler le dénombrement sur des nageoires qui sont les plus représentative de l'infestation totale du poisson. L'étape de dénombrement doit être réalisée le plus rapidement possible car le temps passé par les poissons hors de la rivière est un facteur de stress important. Le temps maximum d'anesthésie/sédation envisageable pour un poisson est de l'ordre de 5 min, ce qui impose de réaliser les étapes sous anesthésie en moins de 5 min, avant de devoir placer le poisson dans un bac de réveil. Le poisson peut être hors de l'eau pendant ce temps-

là. Il est important de noter que tout anesthésiant implique un temps d'attente avant la consommation des poissons. Le site d'étude est en réserve, et la pêche est interdite toute l'année. S'il y a un risque de dévalaison de poissons anesthésiés et de prélèvement par les pêcheurs en aval, il est nécessaire d'annoncer l'étude et de prévoir un affichage ou d'interdire temporairement la pêche en aval.

4) **Biométrie** : L'étape de biométrie correspond à la prise de la longueur totale, masse totale et d'une photographie pour la totalité des individus prélevés. Ces mesures ne doivent pas prendre plus d'1 min par individu.
5) **Marquage** : Les individus prélevés sont marqués collectivement.
6) **Stabulation** : Les poissons qui sont passés par les étapes d'anesthésie, de dénombrement et de marquage sont placés dans un bac de repos avant l'étape de traitement. Encore une fois, une attention particulière doit être portée à la gestion du stress et à la qualité de l'eau *i.e.* température et oxygénation dans les bacs de repos. Il est envisageable d'ajouter aussi des caches dans les bacs afin de limiter le stress.
7) **Traitement** : La salinité du bain et la durée du traitement doivent permettre aux truites d'y survivre. Les doses de sels doivent donc être adaptées à la taille/masse des poissons, les plus petits étant plus sensibles. La posologie est la suivante, pour des bains de 1 – 4 min : [NaCl] = 10 g/l pour les poissons de moins de 5 g ; [NaCl] = 20 g/l pour les poissons de 5 – 100 g ; [NaCl] = 30 g/l pour les poissons de plus de 100 g. Il convient néanmoins de noter que les données bibliographiques révèlent des disparités dans l'efficacité des traitements par bain, en fonction de la salinité, de la durée et de l'espèce de parasite concernée. Les poissons doivent être réveillés au moment du traitement car il est primordial de pouvoir surveiller les éventuels signes de stress afin de pouvoir interrompre le traitement si besoin. Les sels utilisés pour le traitement ne doivent pas contenir d'additifs anti-agglomérants contenant des dérivés cyanurés. Des bacs d'un volume de 100 l sont idéals pour faciliter le calcul de la masse de sel à dissoudre. Il est préférable d'effectuer un bain unique afin de limiter les manipulations, le stress et les blessures de la barrière cutanée.
8) **Réacclimatation à l'eau douce** : Les poissons sont transférés directement depuis l'eau salée dans un bac d'eau douce. Aucun bain de salinité intermédiaire n'est nécessaire.
9) **Anesthésie ou sédation et dénombrement des parasites d'un lot de 15 individus après traitement :** Un second lot de poissons est anesthésié et les parasites sont dénombrés sur le même principe que le premier. Le lot de poissons de cette seconde étape de dénombrement doit être différents du premier. Le dénombrement des parasites

d'un même lot de poissons avant et après le traitement nécessiterait deux anesthésies des mêmes individus, ce qui constitueraient des manipulations trop lourdes pour ces poissons déjà fragilisés.

10) **Repos** : Les poissons sont transférés dans des cages immergées ou viviers dans la rivière jusqu'à leur récupération.
11) **Remise en liberté** : Les poissons sont transférés depuis les cages dans la rivière après leur récupération totale. Les individus doivent être répartis le long du linéaire prélevé.
12) **Devenir de l'eau de traitement** : L'eau de traitement contiendra du sel et très certainement des parasites, et ne doit donc pas être rejetée dans la rivière. De même, l'eau ayant servi à l'anesthésie contiendra de l'anesthésiant et ne doit pas être rejetée sans traitement. Le rejet pourrait être envisagé après filtration pour récupération des parasites. Pour l'eau du traitement, le rejet à l'évier est possible mais un éventuel problème au niveau de la station d'épuration étant imprévisible, il est donc préférable de traiter l'eau d'abord. Une solution proposée est la filtration sur charbon actif.

Plusieurs difficultés techniques sont attachées au protocole. Les *S. trutta* sont des poissons fragiles, qui supportent parfois mal les opérations de pêche. Ces poissons sont très sensibles au manque d'oxygène, et les populations considérées pour le traitement sont déjà fragilisées par les *Gyrodactylus* qu'elles hébergent. Une seconde limitation est la difficulté d'acquisition des images pour le comptage des parasites et donc l'évaluation de la charge parasitaire. Les *Gyrodactylus* sont des parasites de petite taille et doivent être recherchés à la loupe binoculaire pour être observables. Or, il est difficile de transporter et d'alimenter en électricité ce type de matériel sur le terrain. Du matériel portatif (caméra grossissante connectée à un téléphone) a été testé, mais sans succès, la stabilisation de l'image étant très complexe, surtout sur le terrain.

Annexe 15 : Cas humains impliquant les genres *Clinostomum* et *Eustrongylides*

Annexe 12.1. Cas humains impliquant le genre *Clinostomum*.

Espèce	Pays	Voie d'infestation	Symptômes	Référence
Clinostomum complanatum	Japon	-	-	(Yamashita 1938)
Clinostomum complanatum	Japon	*Carassius carassius*	Dysphagie	(Hori 1942)
Clinostomum complanatum	Liban, Syrie	Consommation de poisson insuffisamment cuit	-	(Witenberg 1944)
Clinostomum sp.	Japon	*Carassius carassius*, *Acanthogobius flavimanus*	Irritation aigue de la gorge	(Kamo et al. 1962)
Clinostomum sp.	Japon	*Carassius carassius*	Douleur et sensation de corps étranger dans le pharynx	(Sakaguchi et al. 1966)
Clinostomum sp.	Japon	-	Sensation anormale dans la cavité orale	(Sano et al. 1980)
Clinostomum sp.	Japon	*Cyprinus carpio*	Toux, enrouement, douleur dans le pharynx, expectoration	(Kumada et al. 1983)
Clinostomum sp.	Japon	-	-	(Furukawa and Miyazato 1987)
Clinostomum complanatum	Japon	*Carassius carassius*	Douleur et irritation du pharynx	(Hirai et al. 1987)
Clinostomum sp.	Japon	-	-	(Hayashida and Takao 1988)
Clinostomum complanatum	Japon	*Cyprinus carpio*	Irritation de la gorge, laryngite aigue	(Umezaki 1990)
Clinostomum sp.	Japon	*Carassius carassius*, *Cyprinus carpio*	Sensation anormale dans le pharynx	(Yamane et al. 1990)
Clinostomum complanatum	Japon	Consommation de poisson d'eau douce cru (*Hypomesus japonicus*, *Carassius carassius*)	Irritation et douleur à la gorge, toux, douleur à la déglutition, lacrimation, fatigue	(Yoshimura et al. 1991)
Clinostomum sp.	Japon	-	-	(Isobe et al. 1992)
Clinostomum sp.	Japon	Consommation de poisson d'eau douce cru ("*silver carp*")	Inconfort et douleur à la gorge	(Isobe et al. 1994)
Clinostomum sp.	Japon	-	-	(Kifune and Kousaka 1994)

Espèce	**Pays**	**Voie d'infestation**	**Symptômes**	**Référence**
Clinostomum sp.	Japon	-	-	(Kifune et al. 1994)
Clinostomum complanatum	Corée	Consommation de poisson d'eau douce cru	Irritation et douleur dans le pharynx	(Chung et al. 1995)
Clinostomum sp.	Japon	-	-	(Maejima et al. 1996)
Clinostomum sp.	Japon	-	Inconfort dans la gorge, pharyngite, expectoration d'un vers	(Shirai et al. 1998)
Clinostomum sp.	Thaïlande	Consommation de poisson cru	Douleur et sensation de corps étranger dans l'œil droit, douleur dans la zone du sinus frontal	(Tiewchaloern et al. 1999)
-	Japon	-	-	(Kifune et al. 2000)
Clinostomum complanatum	Japon	Consommation de poisson d'eau douce cru ("*carp sashimi*")	Inconfort et douleur à la gorge	(Kitagawa et al. 2003)
Clinostomum complanatum	Corée	Consommation de poisson d'eau saumâtre cru (*Lateolabrax japonicus*)	Inconfort et douleur à la gorge, hémorragie pétéchiale	(Park et al. 2009)
Clinostomum complanatum	Japon	Consommation de poisson d'eau douce cru ("*carp sashimi"*)	Irritation de la gorge	(Hara et al. 2014)
Clinostomum complanatum	Corée	Consommation de poisson d'eau saumâtre cru ("*mullet sashimi*")	Sensation de corps étranger mobile dans la gorge	(Jung et al. 2015)
Clinostomum complanatum	Corée	Consommation de poisson d'eau saumâtre cru ("*perch and mullet*")		(Lee et al. 2017)
Clinostomum complanatum	Corée	Consommation de poisson d'eau saumâtre cru ("*mullet*")	Sensation de corps étranger dans la gorge	(Song et al. 2018)
Clinostomum complanatum	Corée	Consommation de poisson d'eau douce cru	Sensation de corps étranger dans le pharynx	(Kim et al. 2019)

Annexe 12.2. Cas humains impliquant le genre *Eustrongylides*.

Espèce	Pays	Voie d'infestation	Symptômes	Référence
Eustrongylides sp.	USA	Consommation de poisson vivant ("*minnows Fundulus spp.*")	Crampes abdominales progressives, côlon ecchymotique, hémorragies ponctuées et exsudats.	(Guerin et al. 1982)
Eustrongylides sp.	USA	Consommation de poisson vivant ("*bait minnows*")	Ver traversant la paroi intestinale	(Gunby 1982)
Eustrongylides sp.	USA	Consommation de poisson vivant ("*minnows*")	Douleur abdominale intense dans le quadrant inférieur droit	(Eberhard et al. 1989)
Eustrongylides sp.	USA	Consommation de sushi ou sashimi	Douleur dans le quadrant inférieur droit, simulant une appendicite	(Wittner et al. 1989)
Eustrongylides ignotus	USA	Consommation de poisson vivant ("*minnows*")	Douleur dans le quadrant inférieur droit, simulant une appendicite	(Narr et al. 1996)
Eustrongylides sp.	Sud Soudan	Consommation de nourriture insuffisament cuite, probablement du poisson	Emergence d'un ver par la peau	(Eberhard and Ruiz-Tiben 2014)