

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ВОДЯНОГО УЖА
Natrix tessellata (Reptilia, Colubridae)
НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ (РОССИЯ)

© 2023 г. А. А. Кириллов^а, *, Н. Ю. Кириллова^а, А. Г. Бакиев^а, Р. А. Горелов^б, **

^аСамарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт экологии
Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, Россия

^бЖигулевский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина, Бахилова Поляна, Россия

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

**e-mail: gorelov.roman@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2022 г.

После доработки 30.06.2022 г.

Принята к публикации 05.07.2022 г.

Проведен анализ гельминтофауны водяного ужа *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) из разных местообитаний Астраханской обл. в 2004, 2005, 2008 гг. Сообщество гельминтов рептилии насчитывает 21 вид паразитических червей: 11 трематод, одна цестода, восемь нематод и один скребень. Из них 11 видов присутствуют во всех исследованных локалитетах и составляют основу гельминтофауны водяного ужа. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов встречаются у ужа во всех местообитаниях в результате реализации его основных трофических связей. Сравнение состава гельминтов из разных точек исследования показало относительно высокую степень сходства. Различия в гельминтофауне водяного ужа из разных местообитаний незначительные и касаются редких и случайных видов паразитов. Выявлены достоверные различия в уровне зараженности ужей отдельными видами гельминтов. Большая часть видов гельминтов, паразитирующих у водяного ужа, имеют сложный жизненный цикл. Зараженность рептилий ими определяется в значительной степени биотическими факторами: фауной и численностью беспозвоночных (промежуточных хозяев гельминтов) и позвоночных (паратенических и окончательных хозяев) животных в биоценозе.

Ключевые слова: водяной уж, паразитические черви, разные местообитания, Астраханская область, *Natrix tessellata*, сравнительный анализ, ужеобразные змеи

DOI: 10.31857/S0320965223020110, EDN: MYZUIY

ВВЕДЕНИЕ

Водяной уж *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) (Colubridae) — широко распространенный вид ужеобразных змей Палеарктики. Ареал рептилии охватывает Среднюю и Южную Европу на западе, на юге простирается до Египта и доходит до Пакистана и Западного Китая на востоке (Gasc et al., 1997; Mebert, 2011; Ibrahim 2012; Mebert et al., 2013). Северная граница ареала водяного ужа в России проходит через Среднее Поволжье (Гаранин, 1983; Бакиев и др., 2004).

Водяной уж — полуводный вид рептилий, обитающий в большинстве водотоков, богатых рыбой и имеющих берега с изменчивыми, в основном, каменистыми склонами и обрывами с выходами скальных пород. Этот вид рептилий, трофически связанный с водой, обитает исклю-

чительно в приводных биотопах и не встречается далее 300 м от берега водоемов (Бакиев и др., 2004, 2009).

Гельминтофауну водяного ужа стали изучать сравнительно недавно. В Европе сведения о гельминтах рептилии известны в Украине (Шарпило, 1976), Болгарии (Biserkov, 1996; Kirin 2002), Румынии (Mihalca et al., 2007), Турции (Yildirimhan et al., 2007), Грузии (Murvanidze et al., 2008), Армении (Sargsyan et al., 2014, 2016). Гельминтофауну *N. tessellata* изучали также в Передней Азии (Иране и Ираке) (Al-Moussawi, 2014, 2015; Yossefi et al., 2014).

В Волжском бассейне изучение гельминтов водяного ужа начинается в середине XX в. с исследований в дельте р. Волга, в Астраханской обл. (Дубинин, 1952; Дубинина, 1953; Иванов, 1952, 1954; Марков и др., 1962). Проводятся гельминтологические исследования рептилий (в том числе и водяного ужа) в Волгоградской (Марков и др.,

Сокращения: ИИ — интенсивность инвазии, ИО — индекс обилия, ЭИ — экстенсивность инвазии.

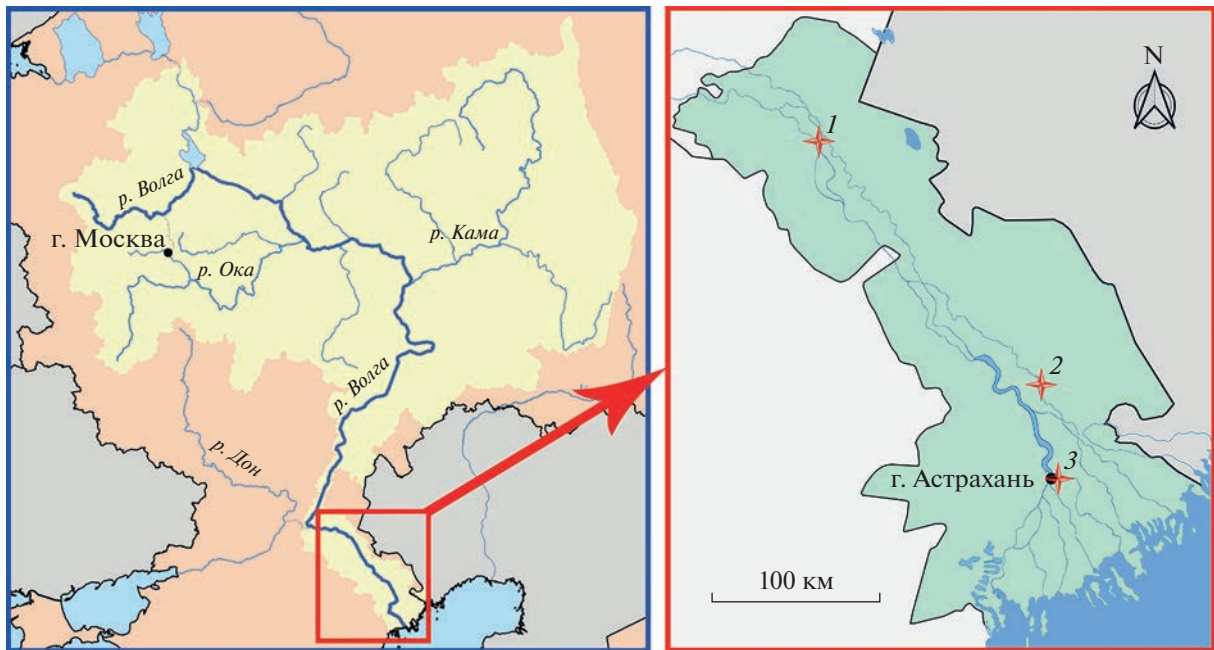


Рис. 1. Карта-схема мест отлова *Natrix tessellata*. 1 – окрестности с. Zubовка, 2 – окрестности пос. Комсомольский, 3 – Янго-аул (Ленинский район г. Астрахань).

1969), Самарской областях (Бакиев, Кириллов, 2000; Кириллов, 2000, 2011; Reshetnikov et al., 2013; Кириллов, Кириллова, 2018, 2019) и Нижнем Поволжье (Иванов, Семенова, 2000, 2009). В работе (Bakiev et al., 2011) дан обзор паразитов водяного ужа Волжского бассейна. В последние годы опубликованы сводки Иванова с соавт. (2012) и Калмыкова с соавт. (2017) по паразитам позвоночных животных дельты р. Волга, включая рептилий. Непосредственно паразитам пресмыкающихся Астраханского заповедника посвящена сводка Калмыкова, Тулендеева (2019).

В Евразии водяной уж обычно обитает синтопично с обыкновенным ужом *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 (Gasc et al., 1997). Часто гельминтологические исследования затрагивают оба вида пресмыкающихся. Причем, все авторы отмечают меньшую зараженность водяного ужа по сравнению с обыкновенным (Yildirimhan et al., 2007; Reshetnikov et al., 2013; Al-Moussawi, 2014, 2015; Yossefi et al., 2014; Кириллов, Кириллова, 2019).

Цель работы – провести экологический анализ видового разнообразия гельминтов водяного ужа *N. tessellata* из разных местообитаний Нижнего Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили сборы гельминтов от 73 особей водяного ужа, отловленных в мае 2004, 2005, 2008 гг. из трех местообитаний Нижнего Поволжья на территории Аст-

раханской обл.: окрестности с. Zubовка, Черныярский р-н (48.126200° с.ш., 46.055383° в.д.); окрестности пос. Комсомольский, Красноярский р-н (46.846110° с.ш., 47.927578° в.д.); г. Астрахань, Ленинский р-н, Янго-аул (46.367796° с.ш., 48.131166° в.д.) (рис. 1). Места исследования расположены на расстоянии 69–250 км друг от друга и различаются геоморфологическими особенностями берегов, гидрологическими характеристиками водотоков, составом флоры и фауны.

Окрестности с. Zubовка. Отловлены рептилии, выходящие из зимовальных убежищ в земляном валу, расположенном между селами Zubовка и Барановка. Место зимовки находилось на прирусловой высокой гриве в ~300 м к западу от ерика Подовский, откуда, по-видимому, ужи мигрировали на зимовку. Ширина ерика в этом месте ~120–150 м со скоростью течения 0.2 м/с. Берег и дно ерика глинисто-песчаный; берега, заросшие прибрежно-водной растительностью.

Окрестности пос. Комсомольский. Место отлова находилось на берегу р. Ахтуба (рис. 1). Ширина реки около поселка 150–300 м. В местах отлова скорость течения не превышала 0.1–0.2 м/с, дно глинисто-песчаное, редкие заросли макрофитов.

Янго-аул. Место отлова рептилий находилось на р. Болда – левом рукаве дельты р. Волги (рис. 1). В месте отлова ширина водотока была ~200 м, скорость течения достигала ~1 м/с. Ужей ловили на суше по окраинам песчаных пляжей с разреженной древесной растительностью и на

мелководье с песчано-илистым дном и редкими зарослями макрофитов.

Рептилий исследовали методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928). Сбор и обработку паразитологического материала проводили по стандартным методикам (Быховская–Павловская, 1985; Аниканова и др., 2007). Гельминтов определяли по работам (Шарпило, 1976; Сударикова и др., 2002).

Для характеристики инвазии водяных ужей гельминтами использовали общепринятые в паразитологии индексы: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.) и индекс обилия гельминтов (ИО). Систематика гельминтов приведена по данным сайта Fauna Europaea (<http://www.fauna-eu.org>).

Для определения видового разнообразия гельминтов водяного ужа рассчитывали индекс Шеннона (H') и выровненность по Шеннону. Оценку достоверности различий между показателями индекса Шеннона проводили по критерию Стьюдента. Степень сходства состава гельминтов выявляли с помощью индексов Жаккара (C_J) (качественные данные) и Серенсена (C_N) (количественные данные) (Мэггаран, 1992). Степень сходства оценивали, как низкое (0–0.33), среднее (0.34–0.66) и высокое (0.67–1).

Доминирование отдельных видов в сообществе паразитических червей определяли с помощью индекса доминирования Ковнацкого (D) (Баканов, 1987). Группы доминирования паразитов: 100–10 – доминанты, 10–1 – субдоминанты, 1–0.001 – адоминанты. Для сравнения общей зараженности водяных ужей из разных местообитаний, а также оценки достоверности различий в инвазии рептилий отдельными видами использовали критерий Краскела–Уоллиса (H) и Манна–Уитни (U). Различия считали достоверными при $p < 0.05$. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Statistica 6.1 и Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего у водяных ужей из разных местообитаний Астраханской обл. зарегистрирован 21 вид паразитических червей: трематод – 11, цестод – 1, нематод – 8 и скребней – 1 (табл. 1). Из них 17 видов гельминтов относятся к облигатным паразитам ужеобразных змей: трематоды *Macrodera longicollis*, *Paralepoderma cloacicola*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Astiotrema monticelli*, *Telorchis assula*, *Strigea strigis*, mtc., *Strigea sphaerula*, mtc., *Strigea falconis*, mtc., *Alaria alata*, msc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., цестода *Ophiotaenia europaea*, 1963, нематоды *Rhabdias fuscovenosa*, *Strongyloides mirzai*, *Dracunculus oesophageus*, *Eustrongylides excisus*, juv., *Spiroxys contor-*

tus, juv. Причем *Macrodera longicollis* – узкоспецифичный бигостальный паразит ужей, остальные виды могут редко или случайно встречаться у других видов змей. К факультативным паразитам относится нематода *Ascarops strongylina*, juv. Три вида гельминтов (нематоды *Camallanus lacustris*, *Streptocara crassicauda*, juv. и скребень *Centrorhynchus aluconis*, juv.) относятся к случайным паразитам рептилии.

Для 10 видов паразитических червей водяной уж служит окончательным хозяином. Одинадцать видов гельминтов паразитируют у рептилии на личиночной стадии. Для них водяной уж является паратеническим хозяином.

Подавляющее число видов гельминтов, зарегистрированных у водяного ужа (19 видов), имеют сложный цикл развития. Только два вида нематод (*Rhabdias fuscovenosa* и *Strongyloides mirzai*) относятся к геогельминтам.

Общая зараженность водяного ужа гельминтами достигает 100%, индекс обилия – 205.8. Наиболее разнообразна у водяного ужа фауна трематод, представленная половозрелыми и личиночными формами. Зараженность рептилии маритами достигала 100%, ИО – 31.3; личиночными формами – 100% и 147.7, соответственно. Наиболее высокие показатели инвазии среди половозрелых трематод имел *Telorchis assula*. Среди личиночных форм наиболее часто встречались метацеркарии *Strigea strigis* и *S. sphaerula* (табл. 1).

Нематоды также представлены взрослыми и личиночными формами. Общая зараженность водяного ужа половозрелыми нематодами была 86.3%, ИО – 11.5, личиночными формами – 57.5%, 8.0, соответственно. У нематод водяного ужа наиболее часто отмечали геогельминта *Rhabdias fuscovenosa*; среди личиночных форм нематод у рептилии чаще регистрировали *Spiroxys contortus* (табл. 1).

У водяного ужа выявлен один вид цестод *Ophiotaenia europaea*, общая зараженность которой достигала 91.8%, ИО – 7.2. Зарегистрированы единичные случаи заражения водяного ужа личиночной формой скребня *Centrorhynchus aluconis*. Инвазия рептилии скребнем составила всего 2.7%, ИО – 0.03.

Фауна гельминтов водяного ужа, число общих видов паразитов, показатели зараженности рептилии в разных местообитаниях Нижнего Поволжья варьировали (табл. 1). У водяного ужа из окрестностей с. Зубовка (рис. 1, точка 1) обнаружено 12 видов гельминтов: семь трематод, одна цестода и четыре нематоды (табл. 1). Общий индекс обилия достигал 73.6. В этом районе исследования отмечена высокая зараженность ужа трематодой *Telorchis assula* (среди взрослых паразитов), из личиночных форм – нематодой *Spiroxys contortus* и трематодой *Strigea strigis* (табл. 1). По показателю индекса доминирования Ковнацкого в составе гель-

Таблица 1. Гельминтофауна водяного ужа *Natrix tessellata* в Астраханской обл.

Вид паразита	с. Зубовка			пос. Комсомольский			Янго-аул (г. Астрахань)		
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО
Cestoda									
<i>Ophioaenia europaee</i> Odening, 1963	96.9 ± 3.1	1–22	6.9 ± 1.0	93.3 ± 6.5	1–36	9.2 ± 2.3	80.8 ± 7.0	2–38	6.4 ± 1.8
Trematoda									
<i>Macrodera longicollis</i> (Abildgaard, 1788)	6.3 ± 4.4	1–4	0.2 ± 0.1	60.0 ± 12.7	1–19	2.7 ± 1.2	57.7 ± 8.7	1–13	3.1 ± 0.8
<i>Paralepoderma cloacicola</i> (Lühe, 1909)	–	–	–	6.7 ± 6.7	2	0.1 ± 0.1	–	–	–
<i>Telorchis assula</i> (Dujardin, 1845)	96.9 ± 3.1	3–129	25.5 ± 5.2	100	1–84	27.7 ± 12.8	88.5 ± 6.3	5–42	18.6 ± 2.4
<i>Strigea strigis</i> (Schrank, 1788), mtc.	65.6 ± 8.5	2–71	10.5 ± 3.1	20.0 ± 10.3	1–21	1.7 ± 1.4	80.8 ± 7.0	4–820	161.0 ± 39.8
<i>S. sphaerula</i> (Rudolphi, 1803), mtc.	28.1 ± 8.2	2–86	4.7 ± 2.7	93.3 ± 6.5	11–825	119.7 ± 53.1	69.2 ± 9.1	2–82	17.3 ± 4.4
<i>S. falconis</i> Szidat, 1928, mtc.	–	–	–	33.3 ± 12.2	1–16	1.5 ± 1.1	–	–	–
<i>Alaria alata</i> (Goeze, 1782), msc.	–	–	–	33.3 ± 12.2	1–3	0.7 ± 0.3	11.5 ± 6.3	3–10	0.7 ± 0.4
<i>Pharyngostomum cordatum</i> (Diesing, 1850), mtc.	28.1 ± 8.0	2–191	8.5 ± 6.0	86.7 ± 8.8	57.7 ± 8.7	14–530	57.7 ± 8.7	14–530	99.8 ± 28.9
<i>Neodiplostomum spathoides</i> Dubois, 1937, mtc.	–	–	–	13.3 ± 8.8	3–21	1.6 ± 1.4	–	–	–
<i>Astiotrema monticelli</i> Stossich, 1904	–	–	–	100	2–67	23.9 ± 5.6	23.1 ± 8.3	1–4	0.5 ± 0.2
<i>Encyclometra colubrimororum</i> (Rudolphi, 1819)	15.6 ± 6.5	1–6	0.4 ± 0.2	40.0 ± 12.7	1–9	1.5 ± 0.7	26.9 ± 8.7	2–8	1.4 ± 0.5
Nematoda									
<i>Rhabdias fuscovenosa</i> (Railliet, 1899)	84.4 ± 6.5	1–18	3.4 ± 0.7	80.0 ± 10.3	1–34	8.7 ± 2.4	80.8 ± 7.0	2–110	21.0 ± 4.9
<i>Strongyloides mirzai</i> Singh, 1954	12.5 ± 5.9	1–2	0.2 ± 0.1	26.7 ± 11.4	1–19	2.5 ± 1.4	3.9 ± 3.9	4	0.2 ± 0.2
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega, 1776)	–	–	–	–	–	–	3.9 ± 3.9	1	0.04 ± 0.04
<i>Dracunculus oesophageus</i> (Polonio, 1859)	–	–	–	20.0 ± 10.3	1–2	0.3 ± 0.2	–	–	–
<i>Spiroxys contortus</i> (Rudolphi, 1819), juv.	71.9 ± 8.1	1–68	13.0 ± 3.2	26.7 ± 11.4	1–2	0.3 ± 0.2	26.9 ± 8.7	2–44	4.8 ± 2.3
<i>Ascarops strongylini</i> (Rudolphi, 1819), juv.	–	–	–	6.7 ± 6.7	2	0.1 ± 0.1	11.5 ± 6.3	1–8	0.4 ± 0.3
<i>Eustrongylides excisus</i> Jägerskiöld, 1909, juv.	18.8 ± 7.0	1–2	0.2 ± 0.1	33.3 ± 12.2	1–4	0.7 ± 0.4	–	–	–
<i>Streptocara crassicauda</i> (Creplin, 1829), juv.	–	–	–	20.0 ± 10.3	1–3	0.4 ± 0.2	–	–	–
Acanthocephala									
<i>Centrothynchus aluconis</i> (Müller, 1780), juv.	–	–	–	–	–	–	7.7 ± 5.2	1	0.08 ± 0.05
Всего видов:	–	12	–	–	19	–	–	15	–
Cestoda	–	1	–	–	1	–	–	1	–
Trematoda	–	7(4)	–	–	11(6)	–	–	8(4)	–
Nematoda	–	4(2)	–	–	7(4)	–	–	5(2)	–
Acanthocephala	–	–	–	–	–	–	–	1	–

Примечание. ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия, ЭИ – экстенсивность инвазии. В круглых скобках – количество личиночных стадий гельминтов, “–” – вид не обнаружен.

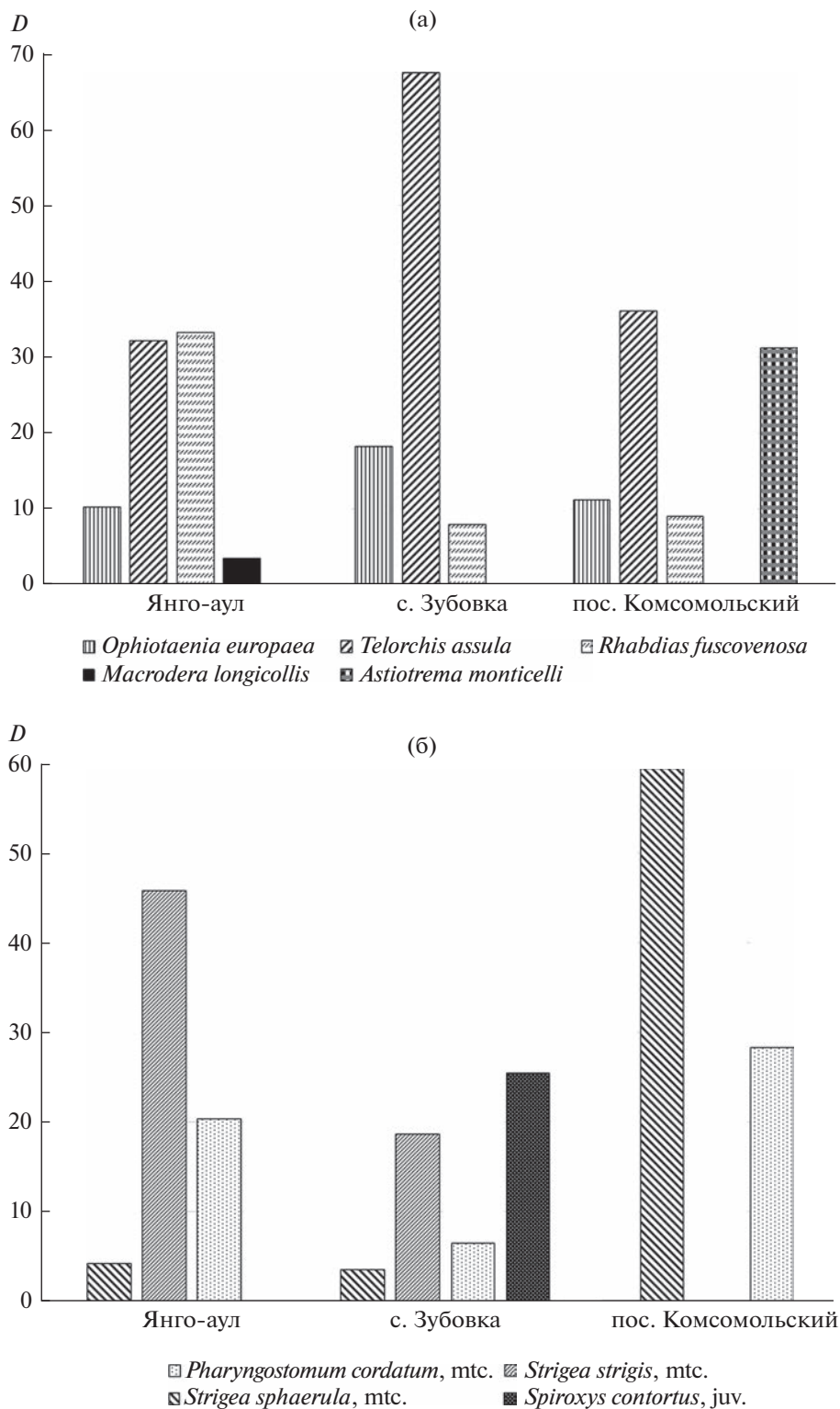


Рис. 2. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов водяного ужа из разных местообитаний Нижнего Поволжья: а – половозрелые паразиты, б – личиночные формы гельминтов. 100–10 – доминанты, 10–1 – субдоминанты.

минтов водяного ужа из этого района доминируют вышеперечисленные виды паразитов, а также цестода *Ophiotaenia europaea*. К субдоминантам относятся

нематода *Rhabdias fuscovenosa*, трематоды *Strigea sphaerula*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. (рис. 2). Остальные пять видов гельминтов – адоминанты.

В окрестностях пос. Комсомольский (рис. 1) у водяного ужа зарегистрировано 19 видов паразитических червей: 11 трематод, одна цестода и семь нематод (табл. 1). Общий индекс обилия – 264.9. Отмечены высокие показатели инвазии рептилии среди взрослых паразитов трематодами *Telorchis assula* и *Astiotrema monticelli*, среди личинок – трематодами *Strigea sphaerula*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. (табл. 1). Данные виды паразитов, а также цестода *Ophiotaenia europaea* доминировали в сообществе гельминтов водяного ужа этого района. К субдоминантам относится только один вид – нематода *Rhabdias fuscovenosa* (рис. 2). Остальные 13 видов паразитов – адоминанты.

У водяного ужа Янго-аула (рис. 1) выявлено 15 видов гельминтов: восемь трематод, одна цестода, пять нематод и один скребень (табл. 1). Общий индекс обилия – 334.3. Наиболее высокие показатели инвазии среди взрослых паразитов отмечены у трематоды *Telorchis assula* и нематоды *Rhabdias fuscovenosa*, среди личиночных форм – у *Strigea strigis*. По показателю индекса Ковнацкого, в фауне гельминтов водяного ужа здесь доминировали вышеперечисленные виды паразитов, а также цестода *Ophiotaenia europaea* и трематода *Pharyngostomum cordatum*, mtc. К субдоминантам отнесены трематоды *Macrodera longicollis* и *Strigea sphaerula*, mtc. (рис. 2). Остальные восемь видов гельминтов – адоминанты.

Из общего числа гельминтов водяного ужа 11 видов обнаружено у рептилии во всех районах исследования (табл. 1). Трематода *Astiotrema monticelli* и нематода *Ascarops strongylina*, juv. отмечены в двух районах исследования (Янго-аул и пос. Комсомольский). Также в двух районах обнаружена нематода *Eustrongylides excisus*, juv. (с. Зубовка и пос. Комсомольский). Пять видов гельминтов (трематоды *Paralepoderma cloacicola*, *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., нематоды *Dracunculus oesophageus*, *Streptocara*).

Из общего числа гельминтов водяного ужа 11 видов обнаружено у рептилии во всех районах исследования (табл. 1). Трематода *Astiotrema monticelli* и нематода *Ascarops strongylina*, juv. отмечены в двух районах исследования (Янго-аул и пос. Комсомольский). Также в двух районах обнаружена нематода *Eustrongylides excisus*, juv. (с. Зубовка и пос. Комсомольский). Пять видов гельминтов (трематоды *Paralepoderma cloacicola*, *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., нематоды *Dracunculus oesophageus*, *Streptocara crassicauda*, juv.) зарегистрированы у водяного ужа только в окрестностях пос. Комсомольский. Скребень *Centrorhynchus aluconis* и нематода *Camallanus lacustris* найдены только у рептилий из Янго-аула (табл. 1).

В сообществе гельминтов водяного ужа из разных районов Нижнего Поволжья состав и коли-

чество доминантных и субдоминантных видов изменялись, как и степень их доминирования. Трематода *Telorchis assula* и цестода *Ophiotaenia europaea* доминировали в сообществах гельминтов водяного ужа во всех точках исследования (рис. 2). Трематоиды *Strigea strigis*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. были доминантами каждый в двух районах исследования: Янго-аул – с. Зубовка и Янго-аул – пос. Комсомольский соответственно.

Сравнение видового состава паразитов водяного ужа из разных местообитаний выявило высокую степень сходства по индексу Жаккара фауны гельминтов рептилий из Янго-аула и с. Зубовка – 0.69. Средняя степень сходства отмечена для гельминтов змей из с. Зубовка и пос. Комсомольский – 0.63, Янго-аул и пос. Комсомольский – 0.62. Высокая степень сходства сообществ гельминтов водяного ужа по индексу Серенсену обнаружена для с. Зубовка и пос. Комсомольский – 0.74. Менее сходна паразитофауна ужа из Янго-аула и пос. Комсомольский, Янго-аула и с. Зубовка, где выявлена средняя степень сходства – 0.63 и 0.43, соответственно.

Анализ видового разнообразия гельминтов водяного ужа из разных точек показал большее разнообразие у рептилии с. Зубовка ($H' = 1.828$). Здесь также выше показатель выровненности по Шеннону – 0.736. Менее разнообразна гельминтофауна рептилии в пос. Комсомольский (1.670) и Янго-ауле (1.448). Значения выровненности по Шеннону в этих районах – 0.568 и 0.535 соответственно. Различия в показателях индекса Шеннона сообществ паразитов водяного ужа из разных районов статистически достоверны ($p < 0.001$).

Сравнение зараженности водяного ужа по критерию Краскела–Уоллиса показало значимые различия в инвазии рептилии из разных местообитаний ($H = 26.3$, $p < 0.0001$). Статистический анализ при парном сравнении зараженности ужей по критерию Манна–Уитни выявил достоверные различия между Янго-аулом и с. Зубовка ($U = 92.5$, $p < 0.0001$), между с. Зубовка и пос. Комсомольский ($U = 117.0$, $p = 0.005$). При сравнении инвазии водяных ужей гельминтами из Янго-аула и пос. Комсомольский различия не отмечены ($U = 151.0$, $p = 0.239$).

Парное сравнение зараженности ужей общими видами гельминтов из разных мест исследования по критерию Манна–Уитни выявило достоверные различия в инвазии рептилий паразитами (табл. 2). Так, водяные ужи из Янго-аула достоверно сильнее заражены трематодами *Macrodera longicollis*, *Strigea sphaerula*, mtc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc. и нематодой *Rhabdias fuscovenosa*, чем рептилии из окрестностей с. Зубовка; а в сравнении с ужами из окрестностей пос. Комсомольский – трематодой *Strigea strigis*, mtc. Водя-

Таблица 2. Достоверность различий в инвазии водяных ужей отдельными видами гельминтов

Вид паразита	Я–З		Я–К		З–К	
	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
<i>Ophiotaenia europaea</i>	327.0	0.164	149.0	0.216	240.0	0.991
<i>Macrodera longicollis</i>	194.5	0.0001	184.5	0.778	109.5	0.0001
<i>Telorchis assula</i>	415.5	1.0	150.5	0.230	171.5	0.12
<i>Astiotrema monticelli</i>	–	–	5.0	0.0001	–	–
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	360.0	0.22	176.5	0.555	179.5	0.065
<i>Strigea strigis</i> , mtc.	173.5	0.0001	48.0	0.0001	116.5	0.003
<i>S. sphaerula</i> , mtc.	223.5	0.0011	72.5	0.0009	32.5	0.0001
<i>Alaria alata</i> , msc.	380.5	0.213	159.0	0.165	170.0	0.006
<i>Pharyngostomum cordatum</i> , mtc.	237.0	0.0018	194.5	1.000	83.0	0.0001
<i>Rhabdias fuscovenosa</i>	201.5	0.0008	143.5	0.166	142.5	0.026
<i>Strongyloides mirzai</i>	382.0	0.282	149.5	0.032	201.5	0.185
<i>Spiroxys contortus</i> , juv.	232.0	0.0023	181.0	0.640	95.5	0.0006
<i>Ascarops strongylina</i> , juv.	–	–	186.0	0.660	–	–
<i>Eustrongylides excisus</i> , juv.	–	–	–	–	200.5	0.228

Примечание. *U* – оценка достоверности различий в инвазии рептилий отдельными видами при парном сравнении по критерию Манна–Уитни (различия достоверны при $p < 0.05$); Я – Янго-аул, З – с. Zubovka, К – пос. Комсомольский.

ные ужи из с. Zubovka, в свою очередь, значительно сильнее заражены нематодой *Spiroxys contortus*, juv., чем змеи из Янго-аула; трематодами *Strigea strigis*, mtc. и *Spiroxys contortus*, juv. – по сравнению с рептилиями пос. Комсомольский (табл. 2). В окрестностях пос. Комсомольский водяные ужи достоверно выше заражены трематодами *Astiotrema monticelli*, *Strigea sphaerula*, mtc. и нематодой *Strongyloides mirzai* по сравнению с ужами из Янго-аула. В остальных случаях достоверных различий в инвазии рептилий общими видами гельминтов не выявлены (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате гельминтологического исследования водяного ужа Нижнего Поволжья нами зарегистрирован 21 вид паразитических червей (табл. 1). Выявленный состав гельминтов характеризует особенности экологии данного вида пресмыкающихся, в частности, полуводный образ жизни и спектр питания рептилии. Этот вид пресмыкающихся тесно связан с водой, обитает в прибрежной зоне и не встречается на суше >300 м от воды. Берег используется водяным ужом только для отдыха, заглатывания пищи и ночевки (Бакиев и др., 2004, 2009; Bakiev et al., 2011).

Водяной уж – ихтиофаг, 90% его пищевого рациона приходится на рыбу, в значительно меньшем количестве потребляются бесхвостые амфибии (Маркузе, 1964; Бакиев, Кириллов, 2000; Бакиев и др., 2004; Weiperth et al., 2014). Кроме рыб и амфибий водяные ужи могут поедать мелких

птиц и мышевидных грызунов (Киреев, 1983; Давревский, 1985).

При питании рыбой водяной уж заражается цестодой *Ophiotaenia europaea*, а также получает нематод *Camallanus lacustris*, *Eustrongylides excisus*, juv., *Spiroxys contortus*, juv. и *Streptocara crassicauda*, juv. Инвазия рептилии нематодой *Camallanus lacustris* свидетельствует о потреблении водяным ужом мелких хищных (главным образом, окуней) и нехищных (карповых рыб) (Определитель..., 1987; Евланов, 1995). Находка данного вида нематод у водяного ужа – случай постциклического паразитизма.

Заражение водяных ужей цестодой *Ophiotaenia europaea* происходит, главным образом, через рыбу, в частности при питании рептилий инвазивным видом – ротаном *Perccottus glenii* Dybowski, 1877 (Sokolov et al., 2011; Reshetnikov et al., 2013). Также экспериментально установлено, что вторыми промежуточными хозяевами цестоды могут быть амфибии и их головастики (Шарпило, Монченко, 1971; Biserkov, Genov, 1988). Однако в природных условиях мероцеркоиды *Ophiotaenia europaea* у земноводных не обнаружены (Reshetnikov et al., 2013; Чихляев и др., 2018; Chikhlyayev, Ruchin, 2020, 2021a, 2021b).

Для нематоды *Eustrongylides excisus* рыбы выполняют роль вторых промежуточных и резервуарных хозяев (Определитель..., 1987), через которых водяной уж получает этого паразита. Окончательные хозяева этой нематоды – рыбоядные птицы (бакланы) (Шарпило, 1976).

Резервуарными хозяевами нематоды *Spiroxys contortus* служат рыбы, земноводные и в том числе рептилии, окончательными хозяевами – черепахи. Личинки *S. contortus* могут сохранять жизнеспособность при переходе из одного резервуарного хозяина в другого (Шарпило, 1976; Определитель..., 1987). Находки *S. contortus* у резервуарных хозяев (водяных ужей) могут служить своеобразным биоиндикатором присутствия в биоценозе окончательного хозяина паразита – болотной черепахи *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) (Хабибуллин, 2001).

Для нематоды *Streptocara crassicauda* резервуарными хозяевами также служат многие виды рыб, окончательными хозяевами – водные и околоводные птицы (пластинчатоклювые, поганки) (Смогоржевская, 1976; Шарпило, 1976).

Заражение водяных ужей *Eustrongylides excisus*, *Spiroxys contortus* и *Streptocara crassicauda* могло произойти и через первых промежуточных хозяев – водных беспозвоночных (Смогоржевская, 1976; Шарпило, 1976; Определитель..., 1987) – при случайном проглатывании их вместе с рыбой (основным кормом), но вероятность этого крайне мала.

Окончательными хозяевами нематоды *Ascarops strongylina* считаются дикие и домашние свиньи (Шарпило, 1976; Roepstorff, Nansen, 1998). Рептилии служат паратеническими хозяевами паразита. Заражение водяного ужа *Ascarops strongylina* могло произойти при случайном проглатывании промежуточных хозяев паразита – жуков-копрофагов, как и в случае со скребнем *Centrorhynchus alucanis*, промежуточные хозяева которого наземные беспозвоночные (насекомые) (Петроченко, 1958).

Для нематод *Eustrongylides excisus*, *Spiroxys contortus* и особенно для *Streptocara crassicauda* и *Ascarops strongylina* рептилия служит абортивным хозяином, поскольку вероятность того, что водяной уж станет добычей окончательных хозяев данных видов паразитов довольно низка.

Всеми видами трематод (11 видов) водяные ужи заражаются при питании амфибиями и их головастиками (Шарпило, 1976; Кириллов и др., 2012; Чихляев и др., 2012). Маритами рептилии заражаются только трофическим путем. Личинок трематод *Alaria alata*, *Pharyngostomum cordatum*, *Neodiplostomum spathoides* и рода *Strigea* ужи могут получать трофическим и топическим путями. Основной путь заражения водяного ужа, по-видимому, топический, при котором выходящие из моллюсков церкарии трематод проникают в змею в водной среде через рот и клоаку. Проникновение церкарий через кожу у ужей невозможно, поскольку чешуйчатый покров тела пресмыкающихся препятствует внедрению личинок трематод (Судариков и др., 2002). Меньшее значение в инвазии ужей личиночными стадиями трематод имеет трофический путь. Инвазия рептилий про-

исходит при питании амфибиями, когда еще не инцистированные в лягушках личинки трематод переходят в организм ужей. Уже инцистированные в амфибиях метацеркарии не могут передаваться от земноводных к змеям (Судариков и др., 2002).

Заражение трематодой *Telorchis assula*, вероятно, может происходить не только через амфибий, но и через рыб. Подтверждением этого может служить большая зараженность паразитом водяного ужа (ихтиофага) по сравнению с обычным ужом (батрахофагом) при их синтопическом обитании (Кириллов, Кириллова, 2019). По-видимому, список вторых промежуточных хозяев трематоды неполон, и в него должны входить еще и рыбы, которые составляют основу рациона водяного ужа. В качестве вторых промежуточных хозяев паразита известны лишь головастики амфибий (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) и *Rana temporaria* Linnaeus, 1768) (Добровольский, 1967). Кроме того, в качестве пищевых объектов водяных ужей в Волжском бассейне зарегистрированы лишь единичные находки личинок земноводных (Bakiev et al., 2011). Исследования гельминтофауны земноводных Волжского бассейна не обнаружили метацеркарий *Telorchis assula* у амфибий (Reshetnikov et al., 2013; Чихляев и др., 2018; Chikhlyayev, Ruchin, 2020, 2021a, 2021b).

Через земноводных (паратенических хозяев) также происходит заражение рептилий нематодой *Dracunculus oesophageus*. Заражение ужей возможно также при проглатывании промежуточных хозяев нематоды – циклопов, но, по мнению Шарпило (1976), это маловероятно.

Заражение ужей нематодами с прямым циклом развития *Rhabdias fuscovenosa* и *Strongyloides mirzai* происходит топическим путем. Инвазионные личинки этих геогельминтов проникают в хозяев через ротовую полость во влажной среде или при заглатывании добычи (Chu, 1936; Singh, 1954; Brannian, 1984; Anderson, 2000).

Биоценотические связи водяного ужа с другими животными многообразны. Водяной уж встречается в пище многих видов хищных птиц и млекопитающих (Бакиев, 2007). Это обуславливает участие рептилии в циркуляции гельминтов позвоночных высших трофических уровней. Окончательными хозяевами *Strigea sphaerula* служат врановые птицы. Трематоды *Strigea strigis*, *S. falconis* и *Neodiplostomum spathoides* завершают свое развитие в дневных и ночных хищных птицах. *Pharyngostomum cordatum* достигает половозрелости в хищниках семейств Canidae и Felidae (Шарпило, 1976; Судариков и др., 1991, 2002).

Изучение гельминтофауны водяного ужа Нижнего Поволжья из разных мест обитаний показало, что наиболее богат видовой состав паразитических червей рептилии в окрестностях

пос. Комсомольский (табл. 1). Наименьшее число видов гельминтов отмечено у ужей в окрестностях с. Зубовка. В то же время анализ видового разнообразия по индексу Шеннона гельминтов водяного ужа из разных местообитаний показал, что фауна паразитов рептилий из с. Зубовка более разнообразна. Это обусловлено равномерностью распределения видов по обилию в сообществе паразитов ужа из данной точки исследования. Менее разнообразна гельминтофауна *Natrix tessellata* в Янго-ауле. Здесь высокое обилие и доминирование метацеркарий *Strigea strigis* и *Pharyngostomum cordatum* в сообществе паразитов ужа приводит к снижению индекса Шеннона, как и в случае с паразитофауной ужей из пос. Комсомольский. В этой точке исследования отмечено высокое обилие и доминирование метацеркарий *Strigea sphaerula* и *Pharyngostomum cordatum*.

Несмотря на достаточно большие расстояния между точками исследования в Астраханской обл., сравнение сообществ гельминтов водяного ужа из разных местообитаний по индексу Жаккара показало относительно высокую степень сходства (от среднего до высокого), что обусловлено большим числом общих видов паразитов во всех местообитаниях. Эти виды гельминтов считаются обычными и широко распространенными паразитами водяного ужа и встречаются по всему ареалу рептилии (Шарпило, 1976; Bakiev et al., 2011). Они составляют основу гельминтофауны водяного ужа. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов встречаются у рептилии во всех исследованных локалитетах в результате реализации основных трофических связей водяного ужа.

Кроме того, высокая степень сходства гельминтофауны ужа свидетельствует о присутствии во всех исследуемых биоценозах примерно одинакового состава промежуточных, резервуарных и окончательных хозяев этих видов гельминтов, которые обеспечивают циркуляцию паразитических червей, а также об узкой экологической специализации водяного ужа (строго полуводный образ жизни и питание преимущественно рыбой).

В то же время, выявленные достоверные различия в зараженности ужей общими видами гельминтов могут быть обусловлены неодинаковой численностью и соотношением их хозяев разного ранга в разных местообитаниях, например в случае с нематодой *Spiroxys contortus*, зараженность которой достоверно выше в окрестностях с. Зубовка. Это свидетельствует о том, что в биоценозе данного района высока плотность популяции болотной черепахи — окончательного хозяина *Spiroxys contortus*, по сравнению с другими точками исследования. Это ведет к интенсивному поступлению инвазионного начала (яиц нематоды) в окружающую среду и, соответственно, к повышению вероятности заражения промежуточных (циклопов) и резерву-

арных (рыб, амфибий, ужей) хозяев нематодой. В свою очередь последние обеспечивают заражение окончательных хозяев паразита — черепах.

Ранее показано, что на видовой состав и численность трематод в биоценозе могут влиять разнообразие и численность окончательных и промежуточных (моллюсков) хозяев (Шевченко, 1965; Фролова, 1975; Гинецинская, 1983; Hechinger, Lafferty, 2005; Tomba, 2006; Altman, 2010; Poulin, 2014; Johnson et al., 2016).

Кроме того, на животных-хозяев и их паразитов существенное влияние оказывают абиотические факторы среды, которые по-разному могут проявляться в исследованных районах. Так, в росте, развитии гельминтов и инвазии ими хозяев важную роль играет температура окружающей среды (Hanzelova, Zitnan, 1985; Koyun et al., 2015; Світін, 2016; Kirillova, Kirillov, 2021). На зараженность моллюсков трематодами влияют скорость течения в водоеме, структура субстрата дна (Томба, 2006).

Отмеченные различия в гельминтофауне водяного ужа в разных местообитаниях Нижнего Поволжья связаны, главным образом, с наличием и/или отсутствием редких или случайных паразитов водяного ужа — *Paralepoderma cloacicola*, *Streptocara crassicauda* juv., *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, *Camallanus lacustris*, *Dracunculus oesophageus* и *Centrorhynchus aluconis*, juv. (табл. 1). Это обусловлено тремя факторами: низкой численностью гельминтов в исследуемых биоценозах (*Paralepoderma cloacicola*, *Dracunculus oesophageus*, *Streptocara crassicauda*, juv., *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc.), случайным потреблением водяным ужом промежуточных хозяев паразита (*Centrorhynchus aluconis*, juv.) или переходом паразита в ужей от их пищевых объектов (*Camallanus lacustris*) — постциклический паразитизм. Единичные находки у водяного ужа трематоды *Paralepoderma cloacicola* и нематоды *Dracunculus oesophageus* могут быть связаны с сезонностью и малой долей головастика амфибий (вторых промежуточных хозяев этих паразитов) в рационе рептилии.

Фауна гельминтов водяного ужа Нижнего Поволжья более разнообразна по сравнению с таковой Среднего Поволжья. Проведенные ранее исследования паразитических червей водяного ужа Самарской Луки (Среднее Поволжье) выявили 14 видов гельминтов (Кириллов, 2000, 2011; Reshetnikov et al., 2013; Кириллов, Кириллова, 2019), в Нижнем Поволжье нами зарегистрирован 21 вид. Расширение видового состава гельминтов ужа Астраханской обл. происходит за счет трематод *Strigea falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., нематод *Strongyloides mirzai*, *Camallanus lacustris*, *Dracunculus oesophageus*, *Spiroxys contortus*, juv., *Ascarops strongylina*, juv., *Eustrongylides excisus*, juv.,

скребня *Centrorhynchus aluconis*. В Среднем Поволжье по Самарской обл. проходит северная граница ареала водяного ужа (Бакиев и др., 2004). Обедненный состав паразитов водяного ужа в Среднем Поволжье по сравнению с Астраханской обл. подтверждает одно из правил экологической паразитологии Догеля (1962), что зараженность и видовое разнообразие паразитов на границах ареала животных снижается.

Настоящее исследование дополнило список паразитов водяного ужа фауны Волжского бассейна тремя видами гельминтов: нематодами *Strongyloides mirzai*, *Camallanus lacustris* и скребнем *Centrorhynchus aluconis*, larvae. Таким образом, список паразитических червей водяного ужа к настоящему времени включает 37 видов: трематоды *Astiotrema monticelli*, *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham, 1844), *Opisthoglyphe ranae* (Frölich, 1791), *Paralepoderma cloacicola*, *Plagiorchis elegans* (Rudolphi, 1802) (*mentulatus*), *Encyclometra colubrimurorum*, *Macrodera longicollis*, *Telorchis assula*, *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819), mtc., *Strigea strigis*, mtc., *S. sphaerula*, mtc., *S. falconis*, mtc., *Alaria alata*, mtc, *Pharyngostomum cordatum*, mtc., *Neodiplostomum attenuatum* (Linstow, 1906), mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., *Conodiplostomum corvinum* (Dubinina et Kulakova, 1960), mtc., цестоды *Ophiotaenia europaea*, *Spirometra erinacei-europaei* (Rudolphi, 1819), plc., нематоды *Aplectana acuminata* Schrank, 1788, *Eustrongylides excisus*, *Rhabdias fuscovenosa*, *Strongyloides mirzai*, *Oswaldocruzia filiformis* Goeze, 1782, *Hexameta dalmatina* (Kreis, 1940), *Camallanus lacustris*, *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814), *Dracunculus oesophageus*, *Spiroxys contortus*, juv., *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860), juv., *Ascarops strongylina*, juv., *Spirocerca lupi* (Rudolphi, 1819), juv., *Streptocara crassicauda*, juv., *Agamospirura naticis* (Dubinin, 1952), juv., скребни *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802), larvae, *Sphaerirostris teres* (Rudolphi, 1819), juv. и *Centrorhynchus aluconis*, juv. (Шарпило, 1976; Иванов, Семенова, 2000; Кириллов, 2000; Bakiev et al., 2011; Иванов и др., 2012; Калмыков и др., 2017; Калмыков, Тулендеев, 2019; данное исследование).

Из обнаруженных у водяного ужа 21 вида гельминтов три вида (*Alaria alata*, *Ascarops strongylina* и *Streptocara crassicauda*) имеют эпизоотологическое значение. Трематода *Alaria alata* — возбудитель аляриоза, опасного заболевания пушных зверей (Любашенко, Петров, 1962). Нематода *Streptocara crassicauda* вызывает у домашних гусиных стрептокарроз (Смогоржевская, 1976). Нематода *Ascarops strongylina* является возбудителем аскаропсоза — опасного гельминтоза домашних свиней и кабанов (Roepstorff, Nansen, 1998).

Выводы. Экологический анализ гельминтофауны водяного ужа из разных местообитаний Нижнего Поволжья показал, что различия в зара-

женности пресмыкающихся гельминтами касаются и качественных, и количественных характеристик. Различия в видовом составе гельминтов рептилии незначительные и связаны с наличием и/или отсутствием редких и случайных видов паразитов. Выявлены существенные различия в зараженности ужей отдельными видами гельминтов. Сходство состава паразитов водяного ужа разных локалитетов определяется большим числом общих видов гельминтов, которые образуют ядро гельминтофауны рептилии по всему ее ареалу. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов встречаются у водяного ужа во всех местообитаниях в результате реализации его основных трофических связей. Большинство видов гельминтов, паразитирующих у водяного ужа, имеют сложный жизненный цикл со сменой хозяев. Инвазия рептилий ими обусловлена преимущественно биотическими факторами, такими как видовой состав и численность беспозвоночных и позвоночных животных в биоценозе, которые могут быть промежуточными, паратеническими и окончательными хозяевами гельминтов. Также имеют значение микроклиматические условия стадий обитания и плотность популяции хозяина.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проведено по тематике Института экологии Волжского бассейна РАН (филиала Самарского федерального исследовательского центра РАН), № 1021060107212-5-1.6.20; 1.6.19 “Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П. 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Баканов А.И. 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок. 64 с. Деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В87.
- Бакиев А.Г. 2007. Змеи Волжского бассейна в питании позвоночных животных // Совр. герпетол. Т. 7. Вып. 1/2. С. 124.
- Бакиев А.Г., Кириллов А.А. 2000. Питание и гельминтофауна совместно обитающих в Среднем Поволжье змей *Natrix natrix* и *N. tessellata* (Colubridae) // Изв. Самарск. науч. центра РАН. № 3. С. 330.
- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А. и др. 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Самарск. науч. центр РАН.
- Бакиев А.Г., Кириллов А.А., Поклонцева А.А. 2009. Изучение пищевых связей водяного ужа в Самарской

- области // Вестн. Волжск. ун-та им. В.Н. Татищева. Т. 8. С. 4.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб, руководство по изучению. Ленинград: Наука.
- Гаранин В.И. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. Москва: Наука.
- Гинецинская Т.А. 1983. Экология паразитов беспозвоночных // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция): Тр. биол. науч.-исслед. ин-та ЛГУ. № 34. С. 189.
- Даревский И.С. 1985. Семейство Ужобразные змеи (Colubridae) // Жизнь животных. Т. 5. Москва: Просвещение. С. 280.
- Добровольский А.А. 1967. Расшифровка жизненного цикла *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) Dolffus, 1957 (Trematoda, Telorchidae) // Матер. науч. конф. Всесоюз. об-ва гельминтол. Ч. 5. Москва: Изд-во АН СССР. С. 132.
- Догель В.А. 1962. Общая паразитология. Ленинград: Изд-во Ленинград. гос. ун-та.
- Дубинин В.Б. 1952. Фауна личинок паразитических червей позвоночных дельты Волги // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 14. С. 213.
- Дубинина М.Н. 1953. Динамика паразитофауны ужей приморской части дельты Волги // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 13. С. 171.
- Евланов И.А. 1995. Репродуктивная структура группировок паразитической нематоды *Camallanus truncatus* и факторы, определяющие ее изменение // Паразитология. Т. 29. № 5. С. 417.
- Иванов А.С. 1952. Паразитические черви рептилий дельты Волги (сосальщики) // Тр. Астрахан. пед. ин-та. Т. 10. С. 325.
- Иванов А.С. 1954. Паразитические черви рептилий дельты Волги (круглые черви) // Тр. Астрахан. пед. ин-та. Т. 11. С. 458.
- Иванов В.М., Семенова Н.Н. 2000. Видовой состав и экологические особенности трематод рептилий дельты Волги // Паразитология. Т. 34. Вып. 3. С. 228.
- Иванов В.М., Семенова Н.Н. 2009. Рептилии как промежуточные хозяева трематод в дельте Волги // Тр. Астрахан. гос. заповедника. Вып. 14. С. 317.
- Иванов В.М., Семенова Н.Н., Калмыков А.П. 2012. Гельминты в экосистеме дельты Волги. Т. 1. Трематоды позвоночных. Астрахань: ИПК Волга.
- Калмыков А.П., Семенова Н.Н., Иванов В.М. 2017. Гельминты в экосистеме дельты Волги. Т. 2. Нематоды позвоночных. Ижевск: ООО Принт.
- Калмыков А.П., Тулендеев Р.Н. 2019. К гельминтофауне рептилий Астраханской области // Природные экосистемы Каспийского региона: прошлое, настоящее, будущее: Матер. Всерос. науч. конф., посвященной 100-летию Астраханского гос. заповедника. Астрахань: Мир. С. 205.
- Киреев В.А. 1983. Земноводные и пресмыкающиеся. Элиста: Калмык. книж. изд-во.
- Кириллов А.А. 2000. Фауна гельминтов пресмыкающихся Самарской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. № 3. С. 324.
- Кириллов А.А. 2011. Гельминтофауна пресмыкающихся Самарской области. 2. Водяной уж *Natrix tessellata* L. (Colubridae) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 20. № 2. С. 177.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2018. Обзор гельминтов пресмыкающихся национального парка "Самарская Лука" (Россия) // Nat. Conserv. Res. Т. 3. Прил. 1. С. 73.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.049>
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2019. Сравнительный анализ гельминтофауны *Natrix natrix* и *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) Национального парка "Самарская Лука" (Россия) // Nat. Conserv. Res. Т. 4(4). С. 12.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2019.059>
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. 2012. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти: Кассандра.
- Любашенко С.Я., Петров А.М. 1962. Болезни пушных зверей. Москва: Сельхозиздат.
- Марков Г.С., Иванов В.П., Никулин В.П., Чернобай В.Ф. 1962. Гельминтофауна пресмыкающихся дельты Волги и прикаспийских степей // Тр. Астрахан. гос. заповедника. Вып. 6. С. 145.
- Марков Г.С., Косарева Н.А., Кубанцев Б.С. 1969. Материалы по экологии и паразитологии ящериц и змей в Волгоградской области // Паразитические животные. Волгоград: Волгоград. пед. ин-т. С. 198.
- Маркузе В.К. 1964. Практическое значение озерной лягушки, обыкновенного и водяного ужей в нересто-во-выростных хозяйствах дельты Волги // Вопросы герпетологии. Ленинград: Изд-во Лен. гос. ун-та. С. 46.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ч. 2. Ленинград: Наука.
- Петроченко В.И. 1958. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 2. Москва: Изд-во АН СССР.
- Світін Р.С. 2016. Нематоды роду *Oswaldocruzia* Travassos 1917 Західної Палеарктики: Дис. ... канд. біол. наук. Київ.
- Скрябин К.И. 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. Москва: Изд-во Мос. гос. ун-та.
- Смогоржевская Л.А. 1976. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. Киев: Наукова думка.
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Семенова Н.Н. 1991. Трематода *Pharyngostomum cordatum* (Alariidae, Hall et Wigdor, 1918) и ее жизненный цикл в условиях дельты Волги // Гельминты животных. Москва: Наука. С. 142.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В. и др. 2002. Метациркурии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метациркурии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 1. Москва: Наука.
- Фролова Е.Н. 1975. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии. Ленинград: Наука.

- Хабибуллин В.Ф. 2001. Опыт использования гельминтологических данных при изучении распространения пресмыкающихся // Вопросы герпетологии. 1-й съезд Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. Пушино; Москва: МГУ. С. 307.
- Чихляев И.В., Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2012. Характеристика жизненных циклов трематод (Trematoda) наземных позвоночных Среднего Поволжья // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 14. Вып. 5. С. 132.
- Чихляев И.В., Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2018. Экологический анализ трематод (Trematoda) озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Ranidae, Anura) из разных местообитаний национального парка "Самарская Лука" (Россия) // Nat. Conserv. Res. Т. 3. Suppl. 1. С. 36.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.039>
- Шарпило В.П. 1976. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев: Наукова думка.
- Шарпило В.П., Монченко В.И. 1971. О жизненном цикле офиотении европейской – *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae) // Вест. зоол. № 6. С. 90.
- Шевченко Н.Н. 1965. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Харьков.
- Al-Moussawi A.A. 2014. The cestode *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Proteocephalidae) in two colubrid snakes from Baghdad city, Central Iraq // Int. J. Cur. Microbiol. Appl. Sci. V. 3(5). P. 410.
- Al-Moussawi A.A. 2015. Incidence of *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) (Digenea: Telorchidae) in two colubrid snakes in Baghdad city, Central Iraq // J. Entomol. Zool. Stud. V. 3(2). P. 321.
- Altman I. 2010. Trematode parasites of the mudsnail *Ilyanassa obsoleta*: an analysis of parasite communities at different scales: Ph.D. Dissertation. Durham; New Hampshire: Univ. of New Hampshire.
- Anderson R.C. 2000. Nematode parasites of vertebrates: Their development and transmission. Wallingford, UK: CAB International.
- Bakiev A., Kirillov A., Mebert K. 2011. Diet and parasitic helminths of dice snakes from the Volga Basin, Russia // Mertensiella. V. 18. P. 325.
- Biserkov V.Y. 1996. New records of platyhelminth parasites from snakes in Bulgaria // Comp. Rend. Acad. Bulg. Sci. V. 49. P. 73.
- Biserkov V., Genov T. 1988. On the life cycle of *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae) // Khelmintologiya. V. 25. P. 7.
- Brannian R.E. 1984. Lungworms // Diseases of Amphibians and Reptiles. New York: Plenum Press. P. 213.
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. 2020. Helminths of amphibians (Amphibia) in beaver ponds in the Central Russia // AACL Bioflux. 2020. V. 13. Iss. 6. P. 3810.
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. 2021a. An overview of the helminths of Moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) in the Volga basin // Diversity. V. 13. № 2. 61.
<https://doi.org/10.3390/d13020061>
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. 2021b. An overview of helminths of the European fire-bellied toad *Bombina orientalis* (Amphibia, Anura) in the Volga River Basin // Biosystems Diversity. V. 29. № 4. P. 407.
<https://doi.org/10.15421/10.15421/012152>
- Chu T.V. 1936. Studies on the life history of *Rhabdias fuscovenosa* var. *catanensis* (Rizzo, 1902) // J. Parasitol. V. 22(2). P. 140.
<https://doi.org/10.2307/3271839>
- Gasc J.P., Cabela A., Crnobrnja-Isailović J. et al. 1997. Atlas of amphibians and reptiles in Europe. Collection Patrimoine Naturels 29. Societas Europaea Herpetologica, Muséum National d'Histoire Naturelle & Service du Patrimoine Naturel. Paris, France.
- Hanzelova V., Zithan R. 1985. Epizootiologic importance of the concurrent monogenean invasion in carp // J. Helminthol. V. 22. P. 277.
- Hechinger R., Lafferty K. 2005. Host diversity begets parasite diversity: Bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts // Proceed. Royal Soc. B: Biol. Sci. V. 272(1567). P. 1059.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3070>
- Johnson P.T.J., Wood Ch.L., Joseph M.B. et al. 2016. Habitat heterogeneity drives the host-diversity-begets parasite-diversity relationship: evidence from experimental and field studies // Ecol. Letters. V. 19. P. 752.
<https://doi.org/10.1111/ele.12609>
- Ibrahim A.A. 2012. New records of the dice snake, *Natrix tessellata*, in the Suez Canal zone and Sinai // Amph. Rept. Conserv. V. 6(2). P. 2.
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2021. Life cycle of *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae), a parasite of amphibians // Inland Water Biol. V. 14. № 3. P. 316.
<https://doi.org/10.1134/S1995082921020061>
- Kirin D. 2002. New records of the helminth fauna from grass snake, *Natrix natrix* L., 1758 and dice snake, *Natrix tessellata* Laurenti, 1768 (Colubridae: Reptilia) in South Bulgaria // Acta Zool. Bulg. V. 54. P. 49.
- Koyun M., Birlık S., Sumer N., Yildirimhan H.S. 2015. Helminth fauna of Eurasian marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) from Bingol, Eastern Anatolia, Turkey // Biharean Biologist. V. 9. № 2. P. 128.
- Mebert K. 2011. The dice snake, *Natrix tessellata*: biology, distribution and conservation of a palaeartic species // Mertensiella. V. 18. Rheinbach: DGHT.
- Mebert K., Masroor R., Chaudhry M.J.I. 2013. The dice snake, *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae) in Pakistan: analysis of its range limited to few valleys in the Western Karakoram // Pakistan J. Zool. V. 45(2). P. 395.
- Mihalca A.D., Gherman C., Ghira I., Cozma V. 2007. Helminth parasites of reptiles (Reptilia) in Romania // Parasitol. Res. V. 101. P. 491.
<https://doi.org/10.1007/s00436-007-0486-y>
- Murvanidze L., Lomidze Ts., Nikolaishvili K., Jankarashvili E. 2008. The annotated list of reptile helminthes of Georgia // Proceed. Inst. Zool. V. 23. P. 54.
- Poulin R. 2014. Parasite biodiversity revisited: Frontiers and constraints // Int. J. Parasitol. V. 44(9). P. 581.
<https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.02.003>
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyayev I.V. et al. 2013. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes // Copeia. V. 1. P. 103.
<https://doi.org/10.1643/CE-12-007>

- Roepstorff A., Nansen P. 1998. Epidemiology, diagnosis, and control of helminth parasites of swine. FAO of the UN. Rome.
- Sargsyan N., Arakelyan M., Danielyan F., Vartanyan L. 2014. Helminthes of some species of reptiles from republic of Armenia // Nat. Sci. El. J. Nation. Acad. Sci. Rep. Arm. V. 1(22). P. 50.
- Sargsyan N.H., Arakelyan M.S., Danielyan F.D. 2016. Infestation of dice snake *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) by helminths in Armenia // Biol. J. Arm. V. 1(68). P. 89.
- Singh S.N. 1954. Studies on the Morphology and Life-History of *Strongyloides mirzai* n.sp. from Snakes in India // J. Helminthol. V. 28(1–2). P. 25.
<https://doi.org/10.1017/S0022149X00032697>
- Sokolov S.G., Protasova E.N., Kholin S.K. 2011. Parasites of the introduced Amur sleeper, *Perccottus glenii* (Osteichthyes): Alpha-diversity of parasites and age of the host // Biol. Bul. V. 38(5). P. 500.
<https://doi.org/10.1134/S1062359011>
- Tomba A.M. 2006. Effects of trematode parasites on habitat use and disturbance response of freshwater snails in the genus *Elimia*: Ph.D. Dissertation. Auburn, Alabama. 76 p.
- Weiperth A., Gaebele T., Potyó I., Puky M. 2014. A global overview on the diet of the dice snake (*Natrix tessellata*) from a geographical perspective: foraging in atypical habitats and feeding spectrum widening helps colonization and survival under suboptimal conditions for a piscivorous snake // Zool. Stud. V. 53(1). P. 42.
<https://doi.org/10.1186/s40555-014-0042-2>
- Yildirimhan H.S., Bursey C.R., Goldberg S.R. 2007. Helminth parasites of the Grass snake, *Natrix natrix*, and the Dice snake, *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae), from Turkey // Comp. Parasitol. V. 74(2). P. 343.
<https://doi.org/10.1654/4285.1>
- Yossefi M.R., Nikzad R., Nikzad M. et al. 2014. High helminthic infection of the European grass snake, *Natrix natrix* and the dice snake, *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae) from Iran // As. Pac. J. Trop. Dis. V. 4(1). P. S263.
[https://doi.org/10.1016/S2222-1808\(14\)60452-7](https://doi.org/10.1016/S2222-1808(14)60452-7)

Ecological Analysis of the Helminth Fauna in the Dice Snake *Natrix tessellata* (Reptilia, Colubridae) from the Low Volga Region (Russia)

A. A. Kirillov^{1, *}, N. Yu. Kirillova¹, A. G. Bakiev¹, and R. A. Gorelov^{2, **}

¹Samara Federal Research Scientific Center of Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology, of Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

²Zhiguli State Natural Biosphere Reserve named after V.I. Sprygin, Bahilova poljana, Russia

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

**e-mail: gorelov.roman@mail.ru

The ecological analysis of the helminth fauna of the Dice snake *Natrix tessellata* from different habitats of the Astrakhan region in 2004, 2005, 2008 was carried out. The helminth community of the reptile includes 21 species of parasitic worms: 11 trematodes, 1 cestode, 8 nematodes and 1 acanthocephalan. Of these, 11 species are found in all the studied localities and form the basis of *N. tessellata* helminth fauna. Dominant and subdominant helminth species are found in snakes in all habitats as a result of the implementation of its main trophic relationships. Comparison of the helminth composition from different study sites showed a relatively high degree of similarity. Differences in the helminth fauna of the dice snake from different habitats are insignificant and relate to rare and accidental parasite species. Significant differences in the infection level of snakes with certain species of helminths were revealed. Most of the helminth species that parasitize the water snake have a complex life cycle. The infection of reptiles by them is determined to a large extent by biotic factors: fauna and the number of invertebrates (intermediate hosts of helminths) and vertebrates (paratenic and final hosts) in biocenosis.

Keywords: dice snake, parasitic worms, various habitats, Astrakhan region, *Natrix tessellata*, comparative analysis, colubrid snakes