

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ *Natrix natrix* И *Natrix tessellata* (REPTILIA, COLUBRIDAE) НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «САМАРСКАЯ ЛУКА» (РОССИЯ)

А. А. Кириллов*, Н. Ю. Кириллова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

Поступила: 23.05.2019. Исправлена: 24.07.2019. Принята к опубликованию: 13.08.2019.

Проведен сравнительный анализ гельминтофауны обыкновенного *Natrix natrix* и водяного *Natrix tessellata* ужей, исследованных в 1996–2011 гг. в 4 разных местообитаниях национального парка «Самарская Лука». Установлено, что видовое разнообразие паразитов выше у обыкновенного ужа. Фауна гельминтов водяного ужа представляет собой обедненную гельминтофауну ужа обыкновенного. У обыкновенного ужа обнаружено 18 видов гельминтов, у водяного – 14. Общими для ужеобразных змей являются 13 видов паразитов. Обыкновенный и водяной ужи населяют сходные местообитания и обладают средней степенью сходства состава гельминтов. Выявленные различия в гельминтофауне объясняются, с одной стороны, пищевыми предпочтениями разных видов ужей, с другой – особенностями их микроstationного размещения. Гельминтофауна обыкновенного ужа указывает на питание, главным образом, бесхвостыми амфибиями и обитание в околородных стациях на мелководье. Состав паразитов водяного ужа обусловлен полуродным образом жизни и потреблением рыбы. Инвазия двух видов рептилий общими видами гельминтов изменяется в разных районах исследования. В одних стациях выше зараженность водяного ужа, в других – обыкновенного ужа. Это обусловлено разной численностью промежуточных хозяев паразитов – объектов питания ужей в разных местообитаниях. Для *Natrix natrix* характерна большая зараженность трематодами; для *Natrix tessellata* – цестодой *Ophiotaenia europaea* и нематодой *Rhabdias fuscovenosa*. Полученные данные подтверждают частичное перекрытие экологических ниш симпатрических видов рептилий обыкновенного и водяного ужей, главным образом, в пространственном и трофическом компоненте. Анализ гельминтофауны обыкновенного и водяного ужей показал, что в условиях Самарской Луки может существовать слабо выраженная конкуренция рептилий за кормовые объекты.

Ключевые слова: водяной уж, гельминты, обыкновенный уж, паразиты, ужеобразные змеи

Введение

В последние десятилетия все большее значение приобретает изучение биологии симпатрических видов животных. Близкородственные виды нередко обитают в сходных экологических условиях и могут испытывать конкурентные отношения, особенно в синтопических популяциях (Sale, 1974; Connell, 1983; Schoener, 1983; Werner & Gilliam, 1984).

Межвидовая конкуренция ведет к разделению пространственных ниш у экологически сходных видов животных (Hofner et al., 2004). Интерес представляет перекрытие экологических ниш симпатрических видов при использовании одних и тех же ресурсов среды (Пианка, 1981; Одум, 1986). Возникающая конкуренция может быть основным биотическим фактором, влияющим на популяции животных, и приводит к появлению различий в экологии и поведении близкородственных видов. Наиболее часто наблюдается расхождение видов в пространственном компоненте экологической ниши, в меньшей степени – в пищевом, редко – во временном (Schoener, 1974).

Изучение паразитов симпатрических видов животных, обитающих в синтопии, представляет особый интерес для паразитологов. Формирование гельминтофауны таких животных определяется сходством или отличием в образе жизни, спектре питания, stationном размещении. Так, рацион животных оказывает сильное влияние на состав их паразитов. Догель (1948) отмечал, что наибольшим разнообразием эндопаразитов отличаются всеядные животные. Юшков (1998) в своем исследовании показал, что близкородственные виды млекопитающих со сходной экологией обладают и сходной фауной гельминтов, и, наоборот, у млекопитающих с разной экологией и далеких в таксономическом отношении состав паразитов различается. У синтопических популяций близкородственных видов грызунов отмечены высокая степень сходства гельминтофауны и достоверные различия в зараженности общими видами гельминтов (Ondrikova et al., 2010; Simoes et al., 2011). На симпатрических видах птиц показано, что состав их гельминтов в значительной мере сходен. Он зависит от предпочитаемых местообитаний, главным образом, – от ширины спектра питания

(Fedynich et al., 1997; Navarro et al., 2005; Smith & Fedynich, 2012). В ряде работ по гельминтофауне синтопически обитающих видов амфибий установлено, что близкородственные виды обладают средним и высоким сходством состава паразитов. А у далеких в филогенетическом отношении видов земноводных фауна гельминтов обладает низким сходством вплоть до отсутствия общих видов паразитов (Yoder & Coggins, 2007; Ручин и др., 2009; Ручин, Чихляев, 2013; Буракова, Вершинин, 2016). Установлена связь между экологическими условиями местообитаний и пищевыми предпочтениями симпатрических видов амфибий с составом их гельминтов (Bolek & Coggins, 2003).

Работ по изучению гельминтов симпатрических и синтопических видов рептилий, в частности, ужеобразных змей, крайне мало. Следует отметить работу Yildirimhan et al. (2007), где при изучении гельминтофауны *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 и *Natrix tessellata* Laurenti, 1768 в Турции отмечена большая зараженность водяного ужа по сравнению с обыкновенным ужом всеми общими для них видами гельминтов (4 вида). Причем, все исследованные водяные ужи оказались инвазированными гельминтами (100%), в отличие от обыкновенного ужа (90.5%). В Иране также установили большую зараженность водяного ужа гельминтами по сравнению с обыкновенным ужом (Yossefi et al., 2014). Подобные результаты были получены Al-Moussawi (2014, 2015) по общим для обыкновенного и водяного ужей видам паразитов в окрестностях г. Багдад (Ирак).

Обыкновенный и водяной ужи – широко распространенные виды ужеобразных змей Палеарктики. Ареал обыкновенного ужа охватывает Европу, северо-западную Африку; на востоке доходит до Средней Азии (Yildirimhan et al., 2007). Водяной уж распространен от Средней и Южной Европы до Западного Китая (Meber, 2011). На территории Евразии оба вида часто заселяют одни и те же местообитания. В Среднем Поволжье известны зоны синтопии этих симпатрических видов пресмыкающихся в околородных станциях Самарской Луки. Ранее была изучена гельминтофауна обыкновенного и водяного ужей из синтопических популяций Змеиного затона и оз. Клюквенное Болото (Национальный парк «Самарская Лука» (Бакиев, Кириллов, 2000; Reshetnikov et al., 2013; Кириллов, Кириллова, 2018)).

Цель настоящей работы – сравнительный анализ гельминтофауны синтопических популяций обыкновенного и водяного ужей в разных местообитаниях национального парка «Самарская Лука».

Материал и методы

Исследования гельминтофауны ужеобразных змей проводились в 1996–2011 гг. на территории национального парка «Самарская Лука» по берегам пойменных водоемов Саратовского водохранилища.

Методом полного гельминтологического вскрытия исследовано по 77 особей обыкновенного и водяного ужей из четырех местообитаний: 1) Мордовинская пойма (2000–2004 гг.); 2) Змеиный затон (1996–1998 гг.); 3) окрестности с. Шелехметь (2007, 2008 гг.); 4) оз. Клюквенное Болото (2010, 2011 гг.) (рис. 1). Все исследованные районы расположены в южной части Самарской Луки и отличаются геоморфологическими и гидрологическими характеристиками, составом флоры и фауны.

Мордовинская пойма расположена в юго-западной части национального парка «Самарская Лука» вдоль правого берега Саратовского водохранилища (рис. 1). Территорию поймы составляют собственно правобережье Волги и остров Кольцово, разделенные Кольцовской ложкой. Основными структурными элементами ландшафта являются пойменные леса, луга и водоемы, характеризующиеся разнообразием флоры и фауны. Влажные леса поймы образованы преимущественно ивняками с примесью ольхи черной, тополей и дуба. Мордовинская пойма богата множеством мелководных озер-старич в межгривьях с илистым дном и отсутствием течения. Берега озер и проток заняты зарослями разнообразной древесно-кустарниковой растительности и прибрежным высоко-травьем (Малиновская, 1999).

Змеиный затон находится в юго-восточной части Самарской Луки в пойме реки Волга у подножия Шелехметских гор (рис. 1). От Саратовского водохранилища Змеиный затон отделяет узкая полоска пойменного леса, чередующегося с участками пойменных лугов. Влажные пойменные леса сформированы ивняками (*Salix* spp.) с примесью *Populus nigra* L., *Quercus robur* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Луга образованы осоково-рогозовыми заболоченными, осоково-ситниковыми и осоково-бобово-злаковыми сообществами (Ерофеев, 1995). Другой берег Змеиного затона образуют Шелехметские горы – горный массив, расположенный на юго-востоке Самарской Луки, является южным окончанием Жигулей. Непосредственно на Змеиный затон со стороны гор выходят скальные породы, известняки.



Рис. 1. Карта пунктов отлова обыкновенного и водяного ужей в национальном парке «Самарская Лука». Условные обозначения: звездами на карте обозначены места отлова рептилий; 1 – Мордовинская пойма; 2 – Змеиный затон; 3 – с. Шелехметь; 4 – оз. Клюквенное Болото.

Fig. 1. Map of trapping stations of *Natrix natrix* and *N. tessellata* in the Samarskaya Luka National Park. Designations: asterisks indicate the catching places of reptiles; 1 – Mordovinskaya floodplain; 2 – backwater Zmeinyi; 3 – village Shelekhmet; 4 – Lake Klyukvennoe Boloto.

Село Шелехметь расположено на юго-востоке Самарской Луки. Район изобилует озерами, старицами, ериками, перемежающихся лесами, лугами и перелесками. Южнее села находится длинное (4 км) и узкое (60–70 м) Большое Шелехметское озеро – старица Волги. Озеро тянется вдоль заболоченного края поймы. Берега озера поросли высоким разнотравьем и кустарниками (Павлов, 1995).

К северу-востоку от села Шелехметь находится оз. Клюквенное Болото. Образовалось на месте торфяного карьера после создания Саратовского водохранилища в результате подъема грунтовых вод. Озеро в длину 4 км имеет площадь около 0.15 км² и среднюю глубину 1.2 м. Относится к кустарничково-травяно-сфагновому мезотрофному бореальному типу. Мелкий край шириной 4–8 м покрыт макрофитами. Травянистые берега частично закрыты кустами ивы и частично подвержены воздействию солнечных лучей (Reshetnikov et al., 2013; Сенатор, 2016).

Сбор паразитологического материала, фиксацию и камеральную обработку гельминтов выполняли по стандартным методикам (Ивашкин и др., 1971; Быховская-Павловская, 1985). Систематика паразитов приведена по данным сайта Fauna Europaea (<http://www.fauna-eu.org/>). Гельминтов определяли по сводкам Шарпило (1976) и Сударикова и др. (2002). Для характе-

ристики зараженности рептилий паразитами использовались общепринятые в паразитологии индексы: экстенсивность инвазии (ЭИ, %) и индекс обилия гельминтов (ИО).

Для определения видового разнообразия гельминтов ужей рассчитывали индексы Шеннона (H'), Маргалефа (D_{Mg}), доминирования Симпсона (d) и выровненности по Шеннону (E). При этом учитывались только взрослые гельминты, поскольку личиночные формы гельминтов накапливаются в организме хозяина на протяжении нескольких лет. Оценку достоверности различий между показателями индекса Шеннона проводили с использованием критерия Стьюдента. Степень сходства состава паразитов змей оценивали с помощью индексов Жаккара (C_J) (качественные данные) и Серенсена (C_N) (количественные данные, учитывались только половозрелые паразиты) (Мэгарран, 1992). Степень сходства: 0.00–0.33 – низкое; 0.34–0.66 – среднее; 0.67–1.00 – высокое.

Доминирование отдельных видов в сообществе гельминтов рептилий определяли с помощью индекса доминирования Ковнацкого (D) (Баканов, 1987). Группы доминирования паразитов: 10–100 – доминанты; 1–10 – субдоминанты; 0.001–1 – адоминанты. Сравнение общей зараженности ужей из разных местообитаний, а также оценку достоверности различий в инвазии рептилий отдельными видами гельминтов выполняли с использованием критерия Манна-Уитни (U). Различия считали достоверными при $p < 0.05$. Статистическую обработку данных проводили с использованием Statistica 6.1 и Microsoft Excel 2003.

Результаты

Всего у обыкновенного и водяного ужей Самарской Луки обнаружено 19 видов гельминтов: 14 трематод, 1 цестода, 3 нематоды, 1 скребень (табл. 1). 15 видов относятся к специфичным паразитам ужеобразных змей. Из них только один вид трематода *Macrodera longicollis* (Abildgaard, 1788) является узкоспецифичным бигостальным паразитом обыкновенного и водяного ужей. К факультативным паразитам ужей относятся четыре вида: трематоды *Opisthoglyphe ranae* (Frölich, 1791) и *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (облигатные паразиты амфибий), скребень *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776) и нематода *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814) (облигатные паразиты рыб).

Таблица 1. Зараженность *Natrix natrix* и *Natrix tessellata* отдельными видами гельминтов в разных местообитаниях национального парка «Самарская Лука»**Table 1.** Parameters of invasion of *Natrix natrix* and *Natrix tessellata* by helminths on different locations in the Samarskaya Luka National Park

Паразит	Мордовинская пойма		Змеинный затон		оз. Клюквенное Болото		окрестности с. Шелехметь	
	<i>N.n.</i> (22 экз.)	<i>N.t.</i> (16)	<i>N.n.</i> (20)	<i>N.t.</i> (20)	<i>N.n.</i> (18)	<i>N.t.</i> (18)	<i>N.n.</i> (17)	<i>N.t.</i> (23)
	ЭИ / ИО	ЭИ / ИО	ЭИ / ИО	ЭИ / ИО	ЭИ / ИО	ЭИ / ИО	ЭИ / ИО	ЭИ / ИО
<i>Ophiotaenia europaea</i> Odening, 1963	36.4/1.3	75.0/7.5	75.0/5.0	70.0/10.5	100/5.0	100/26.9	100/6.8	91.3/14.9
<i>Leptophallus nigrovenosus</i> (Bellingham, 1844)	90.9/11.6	12.5/1.1	75.0/4.3	–	77.9/4.9	5.6/0.2	100/7.0	–
<i>Macrodera longicollis</i> (Abildgaard, 1788)	72.7/1.8	–	80.0/3.2	5.0/0.1	88.9/3.8	22.2/0.3	64.7/2.7	34.8/0.6
<i>Paralepoderma cloacicola</i> (Lühe, 1909)	54.6/4.8	25.0/2.6	35.0/2.9	–	77.7/6.3	–	70.6/3.0	4.3/0.3
<i>Pleurogenes claviger</i> (Rudolphi, 1819)	9.1/0.1	–	–	–	–	–	11.8/0.2	–
<i>Telorchis assula</i> (Dujardin, 1845)	63.6/6.6	62.5/12.5	95.0/32.6	60.0/10.7	66.7/7.9	94.5/20.0	100/44.7	91.3/16.1
<i>Opisthoglyphe ranae</i> (Frölich, 1791)	9.1/0.2	–	–	–	5.6/0.1	–	17.6/0.2	–
<i>Astiotrema monticelli</i> Stossich, 1904	63.3/22.1	–	30.0/11.6	–	83.3/10.8	5.6/1.2	17.6/1.0	–
<i>Encyclometra colubrimurorum</i> (Rudolphi, 1819)	–	–	90.0/9.4	–	100/8.6	5.6/0.1	100/7.7	–
<i>Strigea falconis</i> Szidat, 1928, mtc.	27.7/13.3	–	–	–	38.9/2.3	–	–	–
<i>Strigea strigis</i> (Schränk, 1788), mtc.	18.2/0.7	12.5/0.1	90.0/20.9	15.0/1.2	100/21.4	22.2/1.8	100/57.5	43.5/11.7
<i>Strigea sphaerula</i> (Rudolphi, 1803), mtc.	72.7/19.6	–	95.0/138.4	25.0/4.7	72.2/6.1	–	82.4/16.4	–
<i>Alaria alata</i> (Goeze, 1782), msc.	72.7/6.6	–	20.0/5.1	–	100/40.8	11.1/6.1	29.4/15.0	13.0/0.4
<i>Pharyngostomum cordatum</i> (Diesing, 1850), mtc.	63.6/96.7	12.5/4.8	85.0/194.1	20.0/3.5	61.1/93.6	22.2/17.2	100/632.0	47.8/7.1
<i>Neodiplostomum spathoides</i> Dubois, 1937, mtc.	–	–	45.0/62.5	–	38.9/37.9	–	–	–
<i>Rhabdias fuscovenosa</i> (Railliet, 1899)	81.8/13.1	62.5/26.0	40.0/1.8	60.0/14.2	100/16.4	88.9/20.4	82.4/18.2	100/34.7
<i>Strongyloides mirzai</i> Singh, 1954	–	–	60.0/4.4	–	44.4/1.5	–	17.6/0.8	–
<i>Camallanus truncatus</i> (Rudolphi, 1814)	–	12.5/0.1	–	10.0/0.1	–	–	–	–
<i>Acanthocephalus lucii</i> (Müller, 1776)	–	–	10.0/0.1	–	–	–	–	–
Всего видов	14 (5)	8 (2)	15 (5)	8 (3)	16 (6)	10 (3)	15 (4)	8 (3)
Cestoda	1	1	1	1	1	1	1	1
Trematoda	12 (5)	5 (2)	11 (5)	5 (3)	13 (6)	8 (3)	12 (4)	6 (3)
Nematoda	1	2	2	2	2	1	2	1
Acanthocephala	–	–	1	–	–	–	–	–

Примечание: *N.n.* – *Natrix natrix*, *N.t.* – *Natrix tessellata*, ЭИ – экстенсивность инвазии (%); ИО – индекс обилия гельминтов.

13 видов гельминтов паразитируют у ужей на взрослой стадии. Для них ужеобразные змеи служат окончательными хозяевами. Для 6 видов трематод, паразитирующих у змей на личиночной стадии, ужи являются резервуарными хозяевами.

У обыкновенного ужа отмечено 18 видов гельминтов, у водяного – 14 видов. Общими для 2 видов змей являются 12 видов гельминтов. Только у обыкновенного ужа были обнаружены трематоды *Opisthoglyphe ranae*, *Pleurogenes claviger*, *Neodiplostomum spathoides* Dubois, 1937, mtc. и *Strigea falconis* Szidat, 1928, mtc., нематода *Strongyloides mirzai* Singh, 1954 и скребень *Acanthocephalus lucii*; только у водяного ужа – нематода *Camallanus truncatus*.

В гельминтофауне ужеобразных змей преобладают трематоды, представленные взрослыми и личиночными формами. Общая зараженность обыкновенного и водяного ужей трематодами составила 100%, по индексу обилия 411.3 и 31.2, соответственно. Наиболее высокие показатели заражения среди мариот отме-

чены у *Telorchis assula* (Dujardin, 1845), как у обыкновенного, так и у водяного ужей. Среди личиночных форм наиболее часто у рептилий встречаются метацеркарии *Pharyngostomum cordatum* (Diesing, 1850) (табл. 1).

Общая зараженность ужей нематодами значительно ниже: обыкновенного ужа – 81.8%, 13.1; водяного ужа – 79.2%, 26.4. Из нематод наиболее часто регистрируется у ужей геогельминт *Rhabdias fuscovenosa* (Railliet, 1899) (табл. 1).

Отмечены единичные случаи инвазии рептилий (только обыкновенного ужа) скребнем *Acanthocephalus lucii*. Зараженность ужей скребнем составила 2.6%, 0.03.

У обоих видов змей отмечен только один вид цестод *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963. Общая зараженность обыкновенного и водяного ужей паразитом составила 75.3%, 4.2 и 84.4%, 15.0, соответственно. Видовой состав гельминтов обыкновенного и водяного ужей, число общих видов паразитов, показатели инвазии ужей гельминтами в разных местообитаниях изменяются (табл. 1). Следует отметить,

что во всех районах исследования общая зараженность ужей гельминтами составила 100%.

У ужей оз. Клюквенное Болото зарегистрировано 16 видов гельминтов. Все они отмечены у обыкновенного ужа: 10 видов на половозрелой стадии, 6 – на личиночной. Общая зараженность обыкновенного ужа по индексу обилия гельминтов составила 271.9. Наиболее высокие показатели инвазии среди взрослых паразитов имеет нематода *Rhabdias fuscovenosa*; среди личиночных форм – мезоцеркарии *Alaria alata* (Goeze, 1782). По показателю индекса доминирования Ковнацкого, в гельминтофауне обыкновенного ужа этой точки доминируют *Rhabdias fuscovenosa*, *Encyclometra colubrimurorum* (Rudolphi, 1819), *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904, *Strigea strigis* (Schrank, 1788), mtc., *Alaria alata*, msc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc. К субдоминантам относятся *Telorchis assula*, *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham, 1844), *Ophiotaenia europaea*, *Neodiplostomum spathoides*, mtc. и *Strigea sphaerula* (Rudolphi, 1803), mtc. (рис. 2). Остальные 4 вида паразитов – адоминанты.

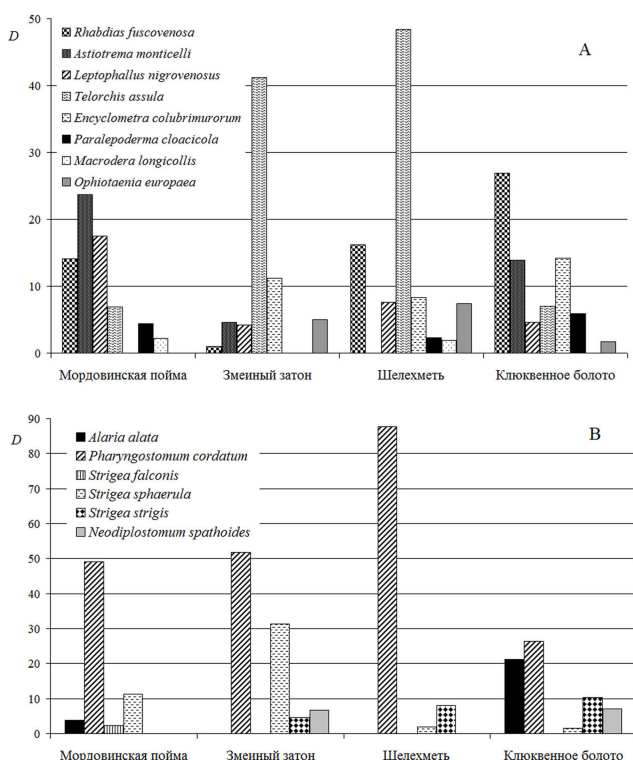


Рис. 2. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов *Natrix natrix* из разных локалитетов национального парка «Самарская Лука». Условные обозначения: А – половозрелые паразиты; В – личиночные формы гельминтов.

Fig. 2. Dominant and subdominant helminth species of *Natrix natrix* from different locations in the Samarskaya Luka National Park. Designations: A – adult parasites; B – helminth larval stages.

У водяного ужа оз. Клюквенное Болото обнаружено 10 видов гельминтов: 7 половозрелых паразитов и 3 – на личиночной стадии. Общий индекс обилия гельминтов составил 103.1. Наиболее высокие показатели заражения отмечены у половозрелых форм цестоды *Ophiotaenia europaea* и трематоды *Telorchis assula*; у личиночных форм – *Pharyngostomum cordatum*. Доминантами в гельминтофауне водяного ужа данной точки являются вышеперечисленные виды, а также нематода *Rhabdias fuscovenosa*. К субдоминантам относятся *Strigea strigis*, mtc. и *Alaria alata*, msc. (рис. 3а, б). Остальные виды паразитов – адоминанты. Общими для обыкновенного и водяного ужей оз. Клюквенное Болото являются 10 видов паразитов.

У рептилий Змеиного затона отмечено 16 видов гельминтов. У обыкновенного ужа зарегистрировано 15 видов: 10 видов половозрелых паразитов, 5 – на личиночной стадии. Общий индекс обилия гельминтов составил 495.5. Наиболее высокие показатели инвазии среди взрослых паразитов отмечены у *Telorchis assula*, а среди личиночных форм – у метацеркарий *Strigea sphaerula* и *Pharyngostomum cordatum*. Данные паразиты вместе с *Encyclometra colubrimurorum*, *Neodiplostomum spathoides*, mtc. относятся к доминантам. Субдоминантами в Змеином затоне являются *Leptophallus nigrovenosus*, *Astiotrema monticelli*, *Ophiotaenia europaea* и *Rhabdias fuscovenosa* (рис. 2). Остальные семь видов являются адоминантами. Только в этом районе исследования у ужей был отмечен скребень *Acanthocephalus lucii*.

У водяного ужа Змеиного затона обнаружено 8 видов гельминтов: 5 взрослых форм паразитов и 3 – на личиночной стадии. Общий индекс обилия гельминтов составил 44.9. Высока зараженность ужа цестодой *Ophiotaenia europaea* и нематодой *Rhabdias fuscovenosa*; из личиночных форм – *Strigea sphaerula*. Все эти виды являются доминантами в гельминтофауне водяного ужа. К субдоминантам относятся *Pharyngostomum cordatum*, mtc. (рис. 3). Остальные три вида паразитов относятся к адоминантам. Общими для двух видов ужей в Змеином затоне являются семь видов паразитов.

В окрестностях с. Шелехмень у ужеобразных змей отмечены 15 видов паразитов. Все эти виды обнаружены у обыкновенного ужа. Из них 11 видов – на половозрелой стадии, 4 – на личиночной. Общий индекс обилия гельминтов составил 813.1. Наиболее высокие показатели заражения среди взрослых паразитов зафиксиро-

ваны у *Telorchis assula*, а среди личиночных форм – у метацеркарий *Pharyngostomum cordatum*. Эти виды гельминтов, а также нематода *Rhabdias fuscovenosa* относятся к доминантам. Субдоминантами являются *Encyclometra colubrimurorum*, *Leptophallus nigrovenosus*, *Macrodera longicollis*, *Paralepoderma cloacicola*, *Strigea sphaerula*, mtc., *Strigea strigis*, mtc., цестода *Ophiotaenia europaea* (рис. 2). Остальные пять видов – адоминанты.

У водяного ужа (с. Шелехметь) обнаружено восемь видов гельминтов: пять – на половозрелой стадии и три – на личиночной. Общий индекс обилия гельминтов составил 86.0. Наиболее часто у ужа встречается нематода *Rhabdias fuscovenosa*; из личиночных форм – *Strigea strigis*. Эти виды, а также цестода *Ophiotaenia europaea*, трематоды *Telorchis assula*, *Pharyngostomum cordatum*, mtc. являются доминантами в гельминтофауне рептилии (рис. 3). Субдоминанты в данном районе исследования не выявлены. Остальные три вида паразитов относятся к адоминантам. Общими для двух видов ужей являются восемь видов паразитов.

У змей Мордовинской поймы зарегистрировано 15 видов гельминтов. Из них 14 видов обнаружено у обыкновенного ужа: девять видов взрослых паразитов и пять видов – на личиночной стадии. Общий индекс обилия гельминтов составил 199.0. Наиболее высокие показатели заражения среди взрослых паразитов отмечены у *Rhabdias fuscovenosa*, *Astiotrema monticelli* и *Leptophallus nigrovenosus*, а среди личиночных форм – у метацеркарий *Pharyngostomum cordatum*. Данные паразиты вместе с *Strigea sphaerula*, mtc. являются доминантами в гельминтофауне обыкновенного ужа этого района. Субдоминанты – *Macrodera longicollis*, *Paralepoderma cloacicola*, *Strigea falconis*, mtc., *Alaria alata*, msc. (рис. 2). Остальные пять видов являются адоминантами.

У водяного ужа Мордовинской поймы обнаружено восемь видов гельминтов, из которых шесть видов на половозрелой стадии и два вида – на личиночной стадии. Общий индекс обилия гельминтов составил 53.4. Отмечены высокие показатели заражения ужей нематодой *Rhabdias fuscovenosa*, из личиночных форм – *Pharyngostomum cordatum*, mtc. Эти два вида гельминтов, а также *Telorchis assula* и цестода *Ophiotaenia europaea* относятся к доминантам. Субдоминантом является *Paralepoderma cloacicola* (рис. 3). Остальные три вида паразитов принадлежат к адоминантам. Общими для обыкновенного и водяного ужей в Мордовинской пойме являются семь видов паразитов.

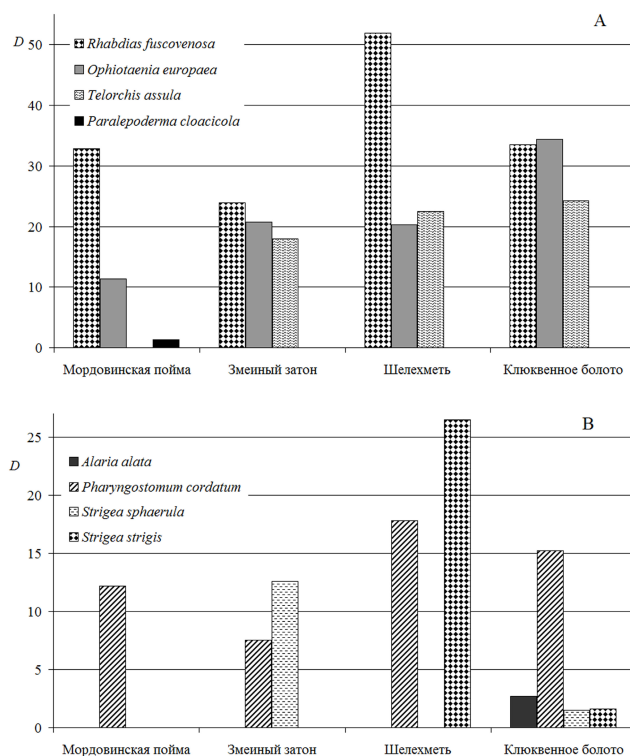


Рис. 3. Доминантные и субдоминантные виды гельминтов водяного ужа из разных местообитаний национального парка «Самарская Лука». Условные обозначения: А – половозрелые паразиты; В – личиночные формы гельминтов.
Fig. 3. Dominant and subdominant helminth species of dice snake from different habitats in the National Park «Samarskaya Luka». Legend: А – adult parasites; В – helminth larval stages.

Из общего числа гельминтов только пять видов отмечены во всех районах исследования, как у обыкновенного ужа, так и у водяного ужа: трематоды *Telorchis assula*, *Pharyngostomum cordatum*, mtc., *Strigea strigis*, mtc., цестода *Ophiotaenia europaea* и нематода *Rhabdias fuscovenosa*.

В гельминтофауне обыкновенного и водяного ужей из разных местообитаний Самарской Луки состав и количество доминантных и субдоминантных видов изменяются. Только три вида (*Telorchis assula*, *Pharyngostomum cordatum*, mtc. и *Rhabdias fuscovenosa*) являются фоновыми видами паразитов во всех районах исследования для обоих видов рептилий (рис. 2, рис. 3).

Сравнение гельминтофауны обыкновенного и водяного ужей из разным местообитаний показало, что наиболее сходен по индексу Жаккара состав гельминтов рептилий из оз. Клюквенное Болото, менее подобен – в Мордовинской пойме и окрестностях с. Шелехметь. Наименьшее сходство состава паразитов ужей отмечено в Змеином затоне (табл. 2).

Таблица 2. Показатели видового разнообразия гельминтов *Natrix natrix* и *N. tessellata* в разных местообитаниях национального парка «Самарская Лука»**Table 2.** Indicators of helminth species diversity of *Natrix natrix* and *N. tessellata* on different locations in the Samarskaya Luka National Park

	Мордовинская пойма		Змеиный затон		с. Шелехметь		оз. Клюквенное Болото	
	<i>N.n.</i>	<i>N.t.</i>	<i>N.n.</i>	<i>N.t.</i>	<i>N.n.</i>	<i>N.t.</i>	<i>N.n.</i>	<i>N.t.</i>
Индекс Маргалефа, D_{Mg}	1.113	0.749	1.230	0.609	1.359	0.545	1.273	0.828
Индекс Шеннона, H'	1.669	1.222	1.770	1.127	1.601	0.865	2.010	1.224
Индекс доминирования Симпсона, d	4.444	2.762	4.587	2.994	3.413	2.639	6.410	3.831
Индекс выровненности по Шеннону, E	0.757	0.682	0.769	0.700	0.668	0.538	0.873	0.628
Индекс Жаккара C_j	0.50		0.41		0.53		0.63	
Индекс Серенсена C_{α}	0.75		0.64		0.99		0.91	

В количественном отношении (индекс Серенсена) высокое сходство отмечено для гельминтофауны обыкновенного и водяного ужей в окрестностях села Шелехметь, оз. Клюквенное Болото и Мордовинской пойме. Менее сходна гельминтофауна рептилий в Змеином затоне (табл. 2).

Анализ видового разнообразия гельминтов рептилий показал, что у обыкновенного ужа состав паразитов более разнообразен по сравнению с водяным во всех местообитаниях (табл. 2). У водяного ужа индексы разнообразия гельминтофауны значительно ниже. Различия в показателях индекса видового разнообразия Шеннона гельминтофауны двух видов рептилий во всех точках исследования статистически достоверны ($p < 0.001$).

Следует отметить, что наименьшее разнообразие гельминтофауны у водяного ужа, как и у обыкновенного, обнаружено в окрестностях села Шелехметь. Здесь ниже, чем в других местообитаниях индексы разнообразия Шеннона (H'), выровненности (E), Маргалефа (D_{Mg}) и Симпсона (d). Относительно выше показатели видового разнообразия состава паразитов у

обоих видов рептилий оз. Клюквенное Болото. Только показатель индекса Маргалефа в этой точке у обыкновенного ужа несколько ниже, чем в окрестностях села Шелехметь.

Общая зараженность обыкновенного и водяного ужей гельминтами составила 100%, индекс обилия гельминтов – 428.5 и 72.8, соответственно. Сравнение зараженности двух видов рептилий по критерию Манна-Уитни показало значимые различия в инвазии обыкновенного и водяного ужей из разных местообитаний ($U = 336.5$, $p = 0.000001$). Статистический анализ при парном сравнении общей зараженности ужеобразных змей показал достоверные различия между всеми районами исследований (табл. 3). Отмечены достоверные различия при парном сравнении инвазии обыкновенного и водяного ужей только личиночными формами паразитов во всех местообитаниях; только взрослыми гельминтами – между обоими видами рептилий из Змеиного затона. В остальных районах различия в зараженности половозрелыми паразитами ужей статистически недостоверны (табл. 3).

Таблица 3. Достоверность различий в инвазии *Natrix natrix* и *N. tessellata* общими видами гельминтов в разных районах национального парка «Самарская Лука»**Table 3.** Reliability of differences in invasion of *Natrix natrix* and *N. tessellata* by shared helminth species on different locations in the Samarskaya Luka National Park

Паразит	Мордовинская пойма		Змеиный затон		оз. Клюквенное Болото		с. Шелехметь	
	U	p	U	p	U	p	U	p
<i>Ophiotaenia europaea</i>	85.5	0.008	146.0	0.2	20.0	0.000001	106.0	0.014
<i>Leptophallus nigrovenosus</i>	38.0	0.00001	–	–	50.5	0.0004	–	–
<i>Macrodera longicollis</i>	–	–	49.0	0.00001	34.0	0.0001	114.0	0.026
<i>Paralepoderma cloacicola</i>	128.0	0.2	–	–	–	–	69.5	0.001
<i>Telorchis assula</i>	142.0	0.3	50.5	0.003	86.0	0.02	65.0	0.0004
<i>Astiotrema monticelli</i>	–	–	–	–	41.0	0.0001	–	–
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	–	–	–	–	2.0	0.000001	–	–
<i>Strigea strigis</i> , mtc.	176.0	1.0	41.5	0.00002	19.5	0.00001	39.0	0.0002
<i>Strigea sphaerula</i> , mtc.	–	–	12.5	0.000001	–	–	–	–
<i>Alaria alata</i> , msc.	–	–	–	–	18.0	0.000001	156.0	0.3
<i>Pharyngostomum cordatum</i> , mtc.	84.0	0.006	41.0	0.00002	99.0	0.046	1.0	0.000001
<i>Rhabdias fuscovenosa</i>	156.5	0.6	119.5	0.03	117.0	0.2	144.5	0.2
Взрослые паразиты	153.5	0.5	84.0	0.002	143.0	0.6	126.5	0.06
Личиночные формы	12.0	0.000001	1.0	0.000001	18.0	0.00001	6.0	0.000001
Общее	22.0	0.00001	1.0	0.000001	21.0	0.00001	16.0	0.000001

Примечание: серым цветом выделены недостоверные различия ($p > 0.05$).

Парное сравнение инвазии обыкновенного и водяного ужей общими видами гельминтов в разных местообитаниях Самарской Луки по критерию Манна-Уитни показало: в Мордовинской пойме обыкновенный уж достоверно сильнее заражен трематодами *Leptophallus nigrovenosus* и *Pharyngostomum cordatum*, mtc., а у водяного ужа значительно выше зараженность цестодой *Ophiotaenia europaea*. В Змеином затоне обыкновенный уж интенсивнее заражен трематодами *Macrodera longicollis*, *Telorchis assula*, *Strigea strigis*, mtc., *Strigea sphaerula*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. У водяного ужа этого же района выше зараженность нематодой *Rhabdias fuscovenosa*. Водяной уж из оз. Клюквенное Болото достоверно сильнее инвазирован цестодой *Ophiotaenia europaea* и трематодой *Telorchis assula*. Обыкновенный уж в этой точке сильнее заражен трематодами *Leptophallus nigrovenosus*, *Macrodera longicollis*, *Astiotrema monticelli*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Strigea strigis*, mtc. и *Alaria alata*, msc. В окрестностях села Шелехметь обыкновенный уж достоверно сильнее заражен трематодами *Macrodera longicollis*, *Telorchis assula*, *Paralepoderma cloacicola*, *Strigea strigis*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. (табл. 3).

Обсуждение

Сравнительный анализ состава гельминтов двух видов ужеобразных змей из разных местообитаний Самарской Луки показал, что более разнообразна гельминтофауна обыкновенного ужа. Фауна паразитов водяного ужа представляет собой обедненную в качественном отношении гельминтофауну ужа обыкновенного.

Анализ зараженности двух видов ужей гельминтами в четырех местообитаниях показал различия не только в видовом составе паразитов, но и в показателях инвазии рептилий отдельными видами гельминтов, о чем свидетельствуют данные табл. 1 и табл. 3. Для обыкновенного ужа характерна большая зараженность трематодами (как половозрелыми, так и личиночными формами); для водяного ужа – цестодой *Ophiotaenia europaea* и нематодой *Rhabdias fuscovenosa*.

Гельминтофауна обыкновенного и водяного ужей из разных местообитаний обладает средним сходством (по индексу Жаккара) (табл. 2). Следует учесть тот факт, что индекс Жаккара не учитывает обилия видов (Мегарран, 1992). Сравнение гельминтофауны ужеобразных змей по индексу Серенсена (учитывающий численность паразитов) показал высокую степень сходства состава

гельминтов обыкновенного и водяного ужей в 3 из 4 исследованных районах (табл. 2).

Использованные нами индексы видового разнообразия показали различия в гельминтофауне обыкновенного и водяного ужей в разных местообитаниях Самарской Луки. Выявленные различия в составе гельминтов ужей объясняются, с одной стороны, наличием, либо отсутствием единичных и случайных паразитов. С другой более разнообразная гельминтофауна обыкновенного ужа во всех районах исследования (по сравнению с водяным) обусловлена наличием у *Natrix natrix* большего числа обильных (доминантных и субдоминантных) видов паразитов. Как следствие, это ведет к повышению индексов Шеннона и Симпсона (табл. 2, рис. 2, рис. 3). Соответственно, показатель выровненности выше у обыкновенного ужа, у которого также выше видовое разнообразие гельминтов. Индекс Маргалефа, сочетающий как видовое богатство, так и общее число особей гельминтов, значительно выше у обыкновенного ужа во всех местообитаниях (табл. 2).

Снижение показателей видового разнообразия гельминтофауны ужеобразных змей в отдельных местообитаниях обусловлено выпадением из состава гельминтов доминантных и субдоминантных видов паразитов. Вероятно, это связано с наличием или отсутствием промежуточных и/или окончательных хозяев паразитов, а также численностью их популяций в каждом конкретном районе Самарской Луки.

Инвазия обыкновенного и водяного ужей большинством видов паразитов (за исключением геогельминтов и личиночных форм трематод) происходит трофическим путем. Ужеобразные змеи обладают схожим спектром питания, который более разнообразен у обыкновенного ужа. При этом доля общих компонентов питания ужей различается. Разделение трофических ниш у многих животных является важным механизмом сосуществования видов (Lelievre et al., 2012a). Обычно из двух синтопических близкородственных видов один более эврибионтный, другой – стенобионтный. Так, у желто-зеленого полоза *Hierophis viridiflavus* Lacerpede, 1789 и эскулаповой змеи *Zamenis longissimus* (Laurenti, 1768) перекрываются трофическая и пространственная ниши. Но у желто-зеленого полоза спектр питания и используемая территория значительно шире (Lelievre et al., 2012a, 2012b).

В рацион водяного ужа входят преимущественно рыбы, в меньшей степени – амфибии. Основу рациона обыкновенного ужа составляют бесхвостые амфибии (Filippi et al., 1996; Hutinec

& Meber, 2011; Weiperth et al., 2014; Кленина и др., 2015). В Среднем Поволжье земноводные составляют свыше 80% пищевых объектов *Natrix natrix*. Значительно меньше обыкновенный уж потребляет рыбу. Спектр питания водяного ужа более узок. Основу его рациона составляют рыбы, которые в изучаемом регионе составляют до 90% рациона. Реже *Natrix tessellata* питается амфибиями и их личинками, другими позвоночными, на долю которых в питании ужа приходится 10% (Бакиев, Кириллов, 2000; Бакиев и др., 2004; Bakiev et al., 2011).

При питании бесхвостыми амфибиями, рептилии заражаются всеми видами трематод (Чихляев и др., 2012). Заражение ужей цестодой *Ophiotaenia europaea* в исследуемом регионе происходит через рыбу (Sokolov et al., 2011; Reshetnikov et al., 2013). На наш взгляд, это основной путь поступления в хозяев *Ophiotaenia europaea*, о чем свидетельствует и большая зараженность этим паразитом змеи-ихтиофага водяного ужа (табл. 1, табл. 3). В то же время показатели инвазии обыкновенного ужа цестодой *Ophiotaenia europaea* относительно высоки, что свидетельствует о регулярном потреблении рептилией рыб. Таким образом, доля рыбного компонента в спектре питания *Natrix natrix* достаточно высока. По экспериментальным данным Шарпило, Монченко (1971) и Biserkov & Genov (1988), вторыми промежуточными хозяевами цестоды могут быть и амфибии (головастики). На территории Самарской Луки мероцеркоиды *Ophiotaenia europaea* в амфибиях не обнаружены (Чихляев, 2004; Reshetnikov et al., 2013). Следовательно, в данном регионе земноводные не участвуют в жизненном цикле паразита.

Также нами в двух исследованных местообитаниях была выявлена большая зараженность водяного ужа трематодой *Telorchis assula* (табл. 1, табл. 3). В качестве дополнительных хозяев паразита известны лишь головастики озерной (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) и травяной (*Rana temporaria* Linnaeus, 1768) лягушек (Добровольский, 1967). По-видимому, список дополнительных хозяев трематоды неполон и в него должны входить еще и рыбы, составляющие основу питания водяного ужа. Кроме того, в Волжском бассейне зарегистрированы единичные находки личинок амфибий в качестве пищевых объектов водяных ужей (Bakiev et al., 2011).

Находки облигатных паразитов рыб скребня *Acanthocephalus lucii* у обыкновенного ужа и нематоды *Camallanus truncatus* у водяного ужа являются случаями постциклического паразитизма.

Эти данные также подтверждают потребление рыб обоими видами ужей. К явлению постциклического паразитизма следует, по-видимому, отнести и обнаружение у обыкновенного ужа специфических паразитов амфибий – трематод *Pleurogenes claviger* и *Opisthioglyphe ranae* (Чихляев, 2004; Чихляев и др., 2012, 2018).

Значительно большая зараженность обыкновенного ужа маритами трематод (за исключением *Telorchis assula*) подтверждает тот факт, что амфибии составляют основу рациона рептилии. Судя по низкой встречаемости взрослых форм трематод у водяного ужа, земноводные в питании *Natrix tessellata* редки.

Инвазия ужей нематодами с прямым циклом развития *Rhabdias fuscovenosa* и *Strongyloides mirzai*, происходит топическим путем. Ужеобразные змеи много времени проводят в воде на мелководье и на влажных берегах водоемов, где и происходит заражение рептилий. При этом зараженность водяных ужей нематодой *Rhabdias fuscovenosa* выше, чем обыкновенных в трех из четырех исследованных местообитаниях. Причем в Змеином затоне различия достоверны (табл. 3). Яйца рабдиазид развиваются во внешней среде. Инвазионные личинки *Rhabdias fuscovenosa* проникают в хозяев через слизистую оболочку полости рта в воде или при заглатывании добычи (Chu, 1936; Anderson, 2000). Из этого следует, что водяные ужи больше, чем обыкновенные ужи проводят времени в воде и на влажном берегу водоемов, где вероятность контакта рептилий с инвазионными личинками геогельминтов выше. В то же время, другой вид геогельминтов *Strongyloides mirzai*, инвазия, которой происходит во влажной среде на суше (Singh, 1954), зарегистрирована только у обыкновенного ужа. По-видимому, это может быть обусловлено как различиями микроstationного размещения двух видов змей, так и с тем, что обыкновенный уж для данного паразита является облигатным хозяином.

Большая зараженность водяного ужа по сравнению с обыкновенным ужом *Ophiotaenia europaea*, *Telorchis assula* и *Rhabdias fuscovenosa* отмечалась и в других исследованиях (Бакиев, Кириллов, 2000; Yildirimhan et al., 2007; Al-Mousawi, 2014, 2015; Yossefi et al., 2014).

Заражение рептилий метацеркариями стригид, *Pharyngostomum cordatum*, *Neodiplostomum spathoides* и мезоцеркариями *Alaria alata* также происходит топическим путем. Следует отметить, что плотный покров ужеобразных змей препятствует перкутанному проникновению

церкарий трематод. Инвазия ими происходит через слизистую рта и стенку клоаки (Судариков и др., 2002). Личиночные формы трематод, которые еще не превратились в метацеркарий, ужи могут получать также, поедая земноводных. По мнению Сударикова и др. (2002), личиночные формы трематод в амфибиях, не успевшие превратиться в метацеркарий, могут переходить в ужей.

Различия в зараженности ужеобразных змей личиночными формами трематод (табл. 1, табл. 3) вероятно обусловлены отличиями в микростационном размещении ужей. По нашим наблюдениям излюбленным местом охоты обыкновенного ужа является мелководье, прибрежная зона водоемов; водяной уж встречался на глубине и дне водоемов. Nutines & Meber (2011) отмечают, что водяные ужи предпочитают проточные, медленно текущие водотоки, проводят много времени в толще воды. Обыкновенные ужи, напротив, обитают в стоячих водоемах и большую часть времени проводят на поверхности воды. Hofer et al. (2004) указывают, что у близкородственных видов рептилий и птиц происходит разделение пространственной ниши для снижения конкуренции.

Заражение ужеобразных змей церкариями трематод происходит в прибрежной зоне – месте обитания брюхоногих моллюсков, которые служат промежуточными хозяевами данных паразитов. Таким образом, вероятность заражения обыкновенного ужа личинками трематод значительно выше по сравнению с водяным.

Заключение

Сравнительный анализ гельминтофауны синтопических популяций обыкновенного и водяного ужей в разных местообитаниях Самарской Луки показал, что видовое разнообразие паразитов выше у обыкновенного ужа. Фауна гельминтов водяного ужа представляет собой обедненную гельминтофауну ужа обыкновенного. Для обыкновенного ужа характерна большая зараженность трематодами; для водяного ужа – цестодой *Ophio-taenia europaea* и нематодой *Rhabdias fuscovenosa*.

Обыкновенный и водяной ужи, занимая близкие экологические ниши, населяют сходные местообитания и обладают средней степенью сходства состава гельминтов. Выявленные различия в гельминтофауне объясняются, с одной стороны, пищевыми предпочтениями разных видов ужей, с другой – особенностями микростационного размещения двух видов змей.

Инвазия двух видов рептилий общими видами паразитов изменяется в разных районах исследова-

ния: в одних стациях выше зараженность водяного ужа, в других – обыкновенного ужа. По-видимому, это обусловлено разной численностью промежуточных хозяев паразитов – объектов питания ужей в разных исследованных районах. Чем выше численность животного – кормового объекта ужей в биотопе, тем выше вероятность его поедания рептилиями. Соответственно, показатели заражения двух видов змей отдельными видами гельминтов в разных районах могут изменяться.

Гельминтофауна обыкновенного ужа указывает на питание, главным образом, бесхвостыми амфибиями и обитание в околородных стациях на мелководье. Напротив, обедненный состав паразитов водяного ужа, обусловлен питанием преимущественно рыбой, полуводным образом жизни и предпочтением глубины, дна водоемов.

Паразитологические данные подтверждают сведения о том, что экологические ниши симпатрических видов рептилий обыкновенного и водяного ужей перекрываются частично, главным образом, в пространственном и трофическом компоненте. Анализ гельминтофауны обыкновенного и водяного ужей показал, что в условиях Самарской Луки может существовать слабовыраженная конкуренция рептилий за кормовые объекты.

Благодарности

Авторы благодарны старшему научному сотруднику лаборатории герпетологии и токсикологии ИЭВБ РАН (г. Тольятти), к.б.н. А.Г. Бакиеву за помощь в сборе материала. Исследование проведено по тематике НИР ИЭВБ РАН «Экологические закономерности устойчивого функционирования экосистем и ресурсный потенциал Волжского бассейна» АААА-А17-117112040039-7.

Литература

- Баканов А.И. 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок. 64 с. Деп. в ВИНТИ 08.12.87, №8593-В87.
- Бакиев А.Г., Гаранин В.И., Литвинов Н.А., Павлов А.В., Ратников В.Ю. 2004. Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского НЦ РАН. 192 с.
- Бакиев А.Г., Кириллов А.А. 2000. Питание и гельминтофауна совместно обитающих в Среднем Поволжье змей *Natrix natrix* и *N. tessellata* (Colubridae) // Известия Самарского научного центра РАН. №3. С. 330–333.
- Буракова А.В., Вершинин В.Л. 2016. Анализ паразитофауны синтопически обитающих представителей бесхвостых амфибий // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Серия 3. Вып. 3. С. 31–36. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.306
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Добровольский А.А. 1967. Расшифровка жизненного цикла *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) Dolffus, 1957

- (Trematoda, Telorchiiidae) // **Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов**. Ч. 5. М.: АН СССР. С. 132–141.
- Догель В.А. 1948. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете // **Вестник Ленинградского государственного университета**. Т. 3. С. 31–39.
- Ерофеев В.С. 1995. Затон Змеинный // **Зеленая Книга Поволжья: охраняемые природные территории Самарской области**. Самара. С. 147–149.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.М., Назарова Н.С. 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных позвоночных млекопитающих. М.: Наука. 123 с.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2018. Обзор гельминтов пресмыкающихся национального парка «Самарская Лука» (Россия) // **Nature Conservation Research. Заповедная наука**. Vol. 3(1). P. 73–82. DOI: 10.24189/ncr.2018.049
- Кленина А.А., Гордеев Д.А., Прилипко С.К. 2015. Питание ужей рода *Natrix* в Волгоградской области // **Известия Самарского научного центра РАН**. Т. 17(4–4). С. 718–720.
- Малиновская И.Е. 1999. Растительность Мордовинской поймы // **Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия: Мат. к докл. «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки»**. Тольятти: ИЭВБ РАН, ОСНП «Парквей». С. 116–120.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 182 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. В 2 т. Т. 2. М.: Мир. 376 с.
- Павлов С.И. 1995. Озеро Большое Шелехметское и Клюквенное болото // **Зеленая Книга Поволжья: охраняемые природные территории Самарской области**. Самара. С. 140–142.
- Пианка Э.Р. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Ручин А.Б., Чихляев И.В. 2013. Изучение гельминтофауны остромордой – *Rana arvalis* Nilsson, 1843 и травяной – *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (Amphibia: Anura) лягушек при совместном обитании // **Современная герпетология**. Т. 13(3/4). С. 130–136.
- Ручин А.Б., Чихляев И.В., Лукиянов С.В. 2009. Изучение гельминтофауны обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) и остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1843 (Amphibia: Anura) при их совместном обитании // **Паразитология**. Т. 43(3). С. 240–247.
- Сенатор С.А. 2016. Болота Самарской области – общая характеристика, особенности, заторфованность // **Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии**. Т. 25(4). С. 44–65.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. 2002. Метациркуляции трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // **Метациркуляции трематод – паразиты гидробионтов России**. Т. 1. М.: Наука. 298 с.
- Чихляев И.В., Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2012. Характеристика жизненных циклов трематод (Trematoda) наземных позвоночных Среднего Поволжья // **Известия Самарского научного центра РАН**. Т. 14(5). С. 132–142.
- 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) // **Nature Conservation Research. Заповедная наука**. Vol. 3(1). С. 36–50. DOI: 10.24189/ncr.2018.039
- Шарпило В.П. 1976. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. Киев: Наукова Думка. 287 с.
- Шарпило В.П., Монченко В.И. 1971. О жизненном цикле ооцитотении европейской – *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae) // **Вестник зоологии**. №6. С. 90–92.
- Юшков В.Ф. 1998. Гельминты млекопитающих (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora) Европейского Северо-Востока России (фауна, экология, зоогеография, генезис, практическое значение): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва. 50 с.
- Al-Moussawi A.A. 2014. The cestode *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: **Proteocephalidae**) in two colubrid snakes from Baghdad city, Central Iraq // **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**. Vol. 3(5). P. 410–413.
- Al-Moussawi A.A. 2015. Incidence of *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) (Digenea: Telorchiiidae) in two Colubrid snakes in Baghdad city, Central Iraq // **Journal of Entomology and Zoology Studies**. Vol. 3(2). P. 321–323.
- Anderson R.C. 2000. Nematode parasites of vertebrates: Their development and transmission. 2nd ed. Wallingford, UK: CABI Publishing. 672 p.
- Bakiev A., Kirillov A., Mebert K. 2011. Diet and Parasitic Helminths of Dice Snakes from the Volga Basin, Russia // **Mertensiella**. №18. P. 325–329.
- Biserkov V., Genov T. 1988. On the life cycle of *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae) // **Helminthology**. Vol. 25. P. 7–14.
- Bolek M.G., Coggins J.R. 2003. Helminth community structure of sympatric Eastern American toad, *Bufo americanus americanus*, Northern Leopard frog, *Rana pipiens*, and Blue-spotted salamander, *Ambystoma laterale*, from Southeastern Wisconsin // **Journal of Parasitology**. Vol. 89(4). P. 673–680. DOI: 10.1645/GE-70R
- Chu T.V. 1936. Studies on the life history of *Rhabdias fuscovenosa* var. *catanensis* (Rizzo, 1902) // **Journal of Parasitology**. Vol. 22(2). P. 140–160. DOI: 10.2307/3271839
- Connel J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments // **The American Naturalist**. Vol. 122(5). P. 661–696.
- Fedynich A.M., Pence D.B., Bergan J.F. 1997. Helminth community structure and pattern in sympatric populations of double-crested and neotropical cormorants // **Journal of the Helminthological Society of Washington**. Vol. 64(2). P. 176–182.
- Filippi E., Capula M., Luiselli L., Agrimi U. 1996. The prey spectrum of *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) and *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) in sympatric populations (Squamata: Serpentes: Colubridae) // **Herpetozoa**. Vol. 8(3/4). P. 155–164.
- Hofer U., Bersier L.F., Borcard D. 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level // **Oikos**. Vol. 106(2). P. 366–376. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.12786.x
- Hutinec J.B., Mebert K. 2011. Ecological partitioning between dice snakes (*Natrix tessellata*) and grass snakes (*Natrix na-*

- trix) in southern Croatia // *Mertensiella*. №18. P. 225–233.
- Lelievre H., Legagneux P., Blouin-Demers G., Bonnet X., Lourdaïs O. 2012a. Trophic niche overlap in two syntopic colubrid snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) with contrasted lifestyles // *Amphibia-Reptilia*. Vol. 33(1). P. 37–44. DOI: 10.1163/156853811X620022
- Lelievre H., Moreau C., Blouin-Demers G., Bonnet X., Lourdaïs O. 2012b. Two Syntopic Colubrid Snakes Differ In Their Energetic Requirements and in Their Use of Space // *Herpetologica*. Vol. 68(3). P. 358–364. DOI: 10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00007.1
- Mebert K. (Ed). 2011. The Dice Snake, *Natrix tessellata*: biology, distribution and conservation of a palaeartic species // *Mertensiella*. №18. P. 1–456.
- Navarro P., Lluch J., Font E. 2005. The component helminth community in six sympatric species of Ardeidae // *Journal of Parasitology*. Vol. 91(4). P. 775–779. DOI: 10.1645/GE-3342.1
- Ondrikova J., Miklisova D., Ribas A., Stanko M. 2010. The helminth parasites of two sympatric species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) from south-eastern Slovakia // *Acta Parasitologica*. Vol. 55(4). P. 369–378. DOI: 10.2478/s11686-010-0043-1
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyayev I.V., Fayzulin A.I., Kirillov A.A., Kuzovenko A.E., Protasova E.N., Skomorokhov M.O. 2013. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes // *Copeia*. №1. P. 103–110. DOI: 10.1643/CE-12-007
- Sale P.F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition // *Oecologia*. №17. P. 245–256. DOI: 10.1007/BF00344924
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities // *Science*. Vol. 185(4145). P. 27–39. DOI: 10.1126/science.185.4145.27
- Schoener T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition // *The American Naturalist*. Vol. 122(2). P. 240–285.
- Simoes R.O., Souza L.G.R., Maldonado Jr.A., Luque J.L. 2011. Variation in the helminth community structure of three sympatric sigmodontine rodents from the coastal Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil // *Journal of Helminthology*. Vol. 85(2). P. 171–178. DOI: 10.1017/S0022149X10000398
- Singh S.N. 1954. Studies on the Morphology and Life-History of *Strongyloides mirzai* n.sp. from Snakes in India // *Journal of Helminthology*. Vol. 28(1–2). P. 25–34. DOI: 10.1017/S0022149X00032697
- Smith A.J., Fedynich A.M. 2012. Helminth community composition, structure and pattern in six dove species (Columbiformes: Columbidae) of South Texas // *Journal of Parasitology*. Vol. 98(1). P. 11–21. DOI: 10.1645/GE-2561.1
- 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 // *Biology Bulletin*. Vol. 38(5). P. 500–508. DOI: 10.1134/S1062359011050141
- Weiperth A., Potyo I., Puky M. 2014. Diet Composition of the Dice Snake (*Natrix tessellata* Laurenti, 1768) (Reptilia: Colubridae) in the Danube River Catchment Area // *Acta Zoologica Bulgarica*. Suppl. 7. P. 51–56.
- Werner E.E., Gilliam J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations // *Annual Review of Ecology and Systematic*. №15. P. 393–425. DOI: 10.1146/annurev.es.15.110184.002141
- 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 // *Comparative Parasitology*. Vol. 74(2). P. 343–354. DOI: 10.1654/4285.1
- Yoder H.R., Coggins J.R. 2007. Helminth communities in five species of sympatric amphibians from three adjacent ephemeral ponds in Southeastern Wisconsin // *Journal of Parasitology*. Vol. 93(4). P. 755–760. DOI: 10.1645/GE-1077R.1
- Yossefi M.R., Nikzad R., Nikzad M., Mousapour A., Ramazanpour S., Rahimi M.T. 2014. High helminthic infection of the European grass snake, *Natrix natrix* and the dice snake, *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae) from Iran // *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*. Vol. 4(1). P. S263–S267. DOI: 10.1016/S2222-1808(14)60452-7

References

- Al-Moussawi A.A. 2014. The cestode *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Proteocephalidae) in two colubrid snakes from Baghdad city, Central Iraq. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 3(5): 410–413.
- Al-Moussawi A.A. 2015. Incidence of *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) (Digenea: Telorchidae) in two Colubrid snakes in Baghdad city, Central Iraq. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 3(2): 321–323.
- Anderson R.C. 2000. *Nematode parasites of vertebrates: Their development and transmission*. 2nd ed. Wallingford, UK: CABI Publishing. 672 p.
- Bakanov A.I. 1987. *Quantitated estimation of dominance in ecological communities*. Borok, 64 p. The manuscript was deposited in All-Union Institute of Scientific and Technical Information (VINITI) by 08.12.1987. No. 8593–B87. [In Russian]
- Bakiev A.G., Garanin V.I., Litvinov N.A., Pavlov A.V., Ratinikov V.Yu. 2004. *Snakes of Volga-Kama Region*. Samara: Samara Scientific Centre of RAS. 192 p. [In Russian]
- Bakiev A.G., Kirillov A.A. 2000. Diet and Helminthofauna co-inhabiting in the Middle Volga region snakes *Natrix natrix* and *N. tessellata* (Colubridae). *Proceedings of Samara Scientific Centre RAS* 3: 330–333. [In Russian]
- Bakiev A., Kirillov A., Mebert K. 2011. Diet and Parasitic Helminths of Dice Snakes from the Volga Basin, Russia. *Mertensiella* 18: 325–329.
- Biserkov V., Genov T. 1988. On the life cycle of *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae). *Helminthology* 25: 7–14.
- Bolek M.G., Coggins J.R. 2003. Helminth community structure of sympatric Eastern American toad, *Bufo americanus americanus*, Northern Leopard frog, *Rana pipiens*, and Blue-spotted salamander, *Ambystoma laterale*, from Southeastern Wisconsin. *Journal of Parasitology* 89(4): 673–680. DOI: 10.1645/GE-70R

- Burakova A.V., Vershinin V.L. 2016. Analysis of parasitofauna in syntopically cohabitating representatives of Anura. *Bulletin of St. Petersburg State University* 3(3): 31–36. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.306 [In Russian]
- Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. *Parasites of fishes, a study guide*. Leningrad: Nauka. 123 p. [In Russian]
- Chikhlyayev I.V., Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2012. Characteristics of the life cycles of trematodes (Trematoda) of terrestrial vertebrates from Middle Volga region. *Proceedings of Samara Scientific Centre RAS* 14(5): 132–142. [In Russian]
- Chikhlyayev I.V., Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2018. Ecological analysis of trematodes (Trematoda) of marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Ranidae, Anura) from various habitats of the National Park «Samarskaya Luka» (Russia). *Nature Conservation Research* 3(Suppl. 1): 36–50. DOI: 10.24189/ncr.2018.039 [In Russian]
- Chu T.V. 1936. Studies on the life history of *Rhabdias fuscovenosa* var. *catanensis* (Rizzo, 1902). *Journal of Parasitology* 22(2): 140–160. DOI: 10.2307/3271839
- Connel J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122(5): 661–696.
- Dobrovolsky A.A. 1967. Life style decoding of the *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) Dolffus, 1957 (Trematoda, Telorchhiidae). In: *Proceedings of scientific conference of All-Union Society of helminthologists*. Vol. 5. Moscow: AS USSR. P. 132–141. [In Russian]
- Dogel V.A. 1948. Results and prospects of parasitological research at the Leningrad University. *Bulletin of the Leningrad State University* 3: 31–39. [In Russian]
- Erofeev V.S. 1995. Zmeinyi backwater. In: *Green Book of Volga region: Protected Areas of the Samara region*. Samara. P. 147–149. [In Russian]
- Fedynich A.M., Pence D.B., Bergan J.F. 1997. Helminth community structure and pattern in sympatric populations of double-crested and neotropical cormorants. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 64(2): 176–182.
- Filippi E., Capula M., Luiselli L., Agrimi U. 1996. The prey spectrum of *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) and *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) in sympatric populations (Squamata: Serpentes: Colubridae). *Herpetozoa* 8(3/4): 155–164.
- Hofer U., Bersier L.-F., Borcard D. 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level. *Oikos* 106(2): 366–376. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2004.12786.x
- Hutinec J.B., Mebert K. 2011. Ecological partitioning between dice snakes (*Natrix tessellata*) and grass snakes (*Natrix natrix*) in southern Croatia. *Mertensiella* 18: 225–233.
- Ivashkin V.M., Kontrimavichus V.M., Nasarova N.S. 1971. *Methods for collecting and studying helminths of terrestrial vertebrates*. Moscow: Nauka. 123 p. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu. 2018. Overview of helminths in reptiles of the National Park «Samarskaya Luka» (Russia). *Nature Conservation Research* 3(Suppl. 1): 73–82. DOI: 10.24189/ncr.2018.049 [In Russian]
- Klenina A.A., Gordeev D.A., Prilipko S.K. 2015. Diet of snakes of genus *Natrix* in Volgograd region. *Proceedings of Samara Scientific Centre RAS* 17(4): 718–720. [In Russian]
- Lelievre H., Legagneux P., Blouin-Demers G., Bonnet X., Lourdais O. 2012a. Trophic niche overlap in two syntopic colubrid snakes (*Hierophis viridiflavus* and *Zamenis longissimus*) with contrasted lifestyles. *Amphibia-Reptilia* 33(1): 37–44. DOI: 10.1163/156853811X620022
- Lelievre H., Moreau C., Blouin-Demers G., Bonnet X., Lourdais O. 2012b. Two syntopic colubrid snakes differ in their energetic requirements and in their use of space. *Herpetologica* 68(3): 358–364. DOI: 10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00007.1
- Magurran A.E. 1992. *Ecological diversity and its measurement*. Moscow: Mir. 182 p. [In Russian]
- Malinovskaya I.E. 1999. Flora of the Mordovo floodplain. In: *Samarskaya Luka. On the threshold of the third Millennium: Data to the report «The state of the natural and cultural heritage of the Samara region»*. Togliatti: Publisher of Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, OSNP «Parkway». P. 116–120. [In Russian]
- Mebert K. (Ed). 2011. The Dice Snake, *Natrix tessellata*: biology, distribution and conservation of a palaeartic species. *Mertensiella* 18: 1–456.
- Navarro P., Lluch J., Font E. 2005. The component helminth community in six sympatric species of Ardeidae. *Journal of Parasitology* 91(4): 775–779. DOI: 10.1645/GE-3342.1
- Odum E. 1986. *Ecology*. Vol. 2. Moscow: Mir. 376 p. [In Russian]
- Ondrikova J., Miklisova D., Ribas A., Stanko M. 2010. The helminth parasites of two sympatric species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) from south-eastern Slovakia. *Acta Parasitologica* 55(4): 369–378. DOI: 10.2478/s11686-010-0043-1
- Pavlov S.I. 1995. Lakes Bolshoe Shelekhmetkoe and Klyukvennoe boloto. In: *Green Book of Volga region: reserve natural areas of the Samara region*. Samara Book Publish. P. 140–142. [In Russian]
- Pianka E.R. 1981. *Evolutionary ecology*. Moscow: Mir. 400 p. [In Russian]
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyayev I.V., Fayzulin A.I., Kirillov A.A., Kuzovenko A.E., Protasova E.N., Skomorokhov M.O. 2013. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes. *Copeia* 1: 103–110. DOI: 10.1643/CE-12-007
- Ruchin A.B., Chikhlyayev I.V. 2013. Analysis of helminthofauna of the moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 and European common frog *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (Amphibia: Anura) at joint habitation. *Current Studies in Herpetology* 13(3/4): 130–136. [In Russian]
- Ruchin A.B., Chikhlyayev I.V., Lukijanov S.V. 2009. Analysis of helminthofauna of common spadefoot *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) and moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) at their joint habitation. *Parazitologiya* 43(3): 240–247. [In Russian]
- Sale P.F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia* 17: 245–256. DOI: 10.1007/BF00344924
- Schoener T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185(4145): 27–39. DOI: 10.1126/science.185.4145.27
- Schoener T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122(2): 240–285.
- Senator S.A. 2016. Marshes of the Samara region – general characteristics, features, peat formation. *Samarskaya*

- Luka: problems of regional and global ecology 25(4): 44–65. [In Russian]
- Sharpilo V.P. 1976. *Parasitic worms of reptiles of the USSR*. Kiev: Naukova Dumka. 287 p. [In Russian]
- Sharpilo V.P., Monchenko V.I. 1971. On life cycle of *Ophiotaenia europaea* Odening, 1963 (Cestoda: Ophiotaeniidae). *Vestnik Zoologii* 6: 90–92. [In Russian]
- Simoes R.O., Souza L.G.R., Maldonado Jr.A., Luque J.L. 2011. Variation in the helminth community structure of three sympatric sigmodontine rodents from the coastal Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of Helminthology* 85(2): 171–178. DOI: 10.1017/S0022149X10000398
- Singh S.N. 1954. Studies on the Morphology and Life-History of *Strongyloides mirzai* n. sp. from Snakes in India. *Journal of Helminthology* 28(1–2): 25–34. DOI: 10.1017/S0022149X00032697
- Smith A.J., Fedynich A.M. 2012. Helminth community composition, structure and pattern in six dove species (Columbiformes: Columbidae) of South Texas. *Journal of Parasitology* 98(1): 11–21. DOI: 10.1645/GE-2561.1
- 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. *Biology Bulletin* 38(5): 500–508. DOI: 10.1134/S1062359011050141
- Sudarikov V.E., Shigin A.A., Kurochkin Yu.V., Lomakin V.V., Stenko R.P., Yurlova N.I. 2002. *Metacercariae of trematodes – parasites of freshwater aquatic organisms in Central Russia*. Vol. 1. Moscow: Nauka. 298 p. [In Russian]
- Weiperth A., Potyo I., Puky M. 2014. Diet Composition of the Dice Snake (*Natrix tessellata* Laurenti, 1768) (Reptilia: Colubridae) in the Danube River Catchment Area. *Acta Zoologica Bulgarica* Suppl.7: 51–56.
- Werner E.E., Gilliam J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematic* 15: 393–425. DOI: 10.1146/annurev.es.15.110184.002141
- 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. *Comparative Parasitology* 74(2): 343–354. DOI: 10.1654/4285.1
- Yoder H.R., Coggins J.R. 2007. Helminth communities in five species of sympatric amphibians from three adjacent ephemeral ponds in Southeastern Wisconsin. *Journal of Parasitology* 93(4): 755–760. DOI: 10.1645/GE-1077R.1
- Yossefi M.R., Nikzad R., Nikzad M., Mousapour A., Ramazanpour S., Rahimi M.T. 2014. High helminthic infection of the European grass snake, *Natrix natrix* and the dice snake, *Natrix tessellata* (Serpentes: Colubridae) from Iran. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease* 4(1): S263–S267. DOI: 10.1016/S2222-1808(14)60452-7
- Yushkov V.F. 1998. *Helminths of mammals (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora) from European Northern Russia (fauna, ecology, zoogeography, genesis, practical value)*. Dr.Sc. Thesis Abstract. Moscow. 50 p. [In Russian]

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE HELMINTH FAUNA OF *NATRIX NATRIX* AND *NATRIX TESSELLATA* (REPTILIA, COLUBRIDAE) IN THE SAMARSKAYA LUKA NATIONAL PARK (RUSSIA)

Alexander A. Kirillov*, Nadezhda Yu. Kirillova

Institute of Ecology of Volga Basin of RAS, Russia

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

The article presents the comparative analysis of the helminth fauna of the grass snake *Natrix natrix* and the dice snake *Natrix tessellata*, studied on four locations in the Samarskaya Luka National Park in 1996–2011. We found that the parasite species diversity is higher in *Natrix natrix*. The helminth composition of *Natrix tessellata* was represented by a slightly depleted parasite fauna of *Natrix natrix*. Eighteen helminth species were found in *Natrix natrix* and 14 species were found in *Natrix tessellata*. Thirteen parasite species were scored in both studied species. *Natrix natrix* and *N. tessellata* inhabit similar habitats and have an average similarity degree of helminth composition. On the one hand, the revealed differences between the helminth fauna of *Natrix natrix* and *N. tessellata* are explained by the dietary preferences of the snake species. On the other hand, it is explained by the peculiarities of snakes' micro-habitats. The helminth fauna of *Natrix natrix* indicated their feeding mainly on tailless amphibians and by the fact that both snakes inhabit semi-aquatic locations in shallow water. The helminth composition of *Natrix tessellata* was caused by the consumption of fish and semi-aquatic inhabitation of this snake. The invasion of both reptiles by helminth species, scored in both studied snakes, varied on different locations. On some locations, *Natrix tessellata* was much more infected with parasitic worms. On other locations, *Natrix natrix* was more infected. This can be explained by the population size of intermediate hosts of the parasites on different locations, which were food objects of the reptiles. *Natrix natrix* was higher infected with trematodes. We found that *Natrix tessellata* was higher infected by the cestode *Ophiotaenia europaea* and the nematode *Rhabdias fuscovenosa*. The obtained parasitological data confirmed the partial trophic and spatial niche overlap of the two sympatric reptile species. The analysis of the helminth fauna of *Natrix natrix* and *N. tessellata* showed that there is a slight competition of reptiles for prey objects on locations studied in the Samarskaya Luka National Park.

Key words: colubrid snake, dice snake, grass snake, helminth, parasites