

На правах рукописи

ЦВЕТКОВ ИЛЬЯ НИКОЛАЕВИЧ

**ГЕЛЬМИНТОФАУНА АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ, ЛЕСНОГО ХОРЯ, ЛЕСНОЙ
КУНИЦЫ, РЕЧНОЙ ВЫДРЫ КАСПИЙСКО-БАЛТИЙСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА В
ГРАНИЦАХ ТВЕРСКОЙ И ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ**

1.5.17 – Паразитология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Великие Луки – 2024

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении «Великолукская государственная сельскохозяйственная академия» (ВГСХА) и на базе ФГБУ «Государственный заповедник «Полистовский».

Научный руководитель: **Кораблёв Николай Павлович**
доктор биологических наук, доцент, директор Федерального государственного бюджетного учреждения «Государственный природный заповедник «Полистовский»

Официальные оппоненты: **Андреянов Олег Николаевич**
доктор ветеринарных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории гельминтозоонозов Всероссийского научно-исследовательского института фундаментальной и прикладной паразитологии животных и растений - филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр - Всероссийский научно-исследовательский институт экспериментальной ветеринарии имени К.И. Скрябина и Я. Р. Коваленко Российской академии наук»

Кириллов Александр Александрович
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, исполняющий обязанности заведующего лабораторией зоологии и паразитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук»

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение «Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени В. М. Пескова

Защита состоится «_____» _____ 2025г. в _____ часов _____ минут на заседании диссертационного совета 24.1.109.03 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук» по адресу Адрес: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д.33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 11907, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУИН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу: www.vak.minpbrnauki.gov.ru.

Автореферат разослан «_____» _____ 2025 г.

Учёный секретарь диссертационного совета,
к.б.н. Татьяна Анатольевна Малютина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Куньи – одна из наиболее разнообразных в экологическом и видовом отношении групп млекопитающих (Koepli et al., 2008). Это обстоятельство позволяет использовать семейство куньих как модельную группу при изучении широкого круга биологических проблем (Туманов, 2003; Рожнов 2011; Botton-Divet et al., 2016; Wei et al., 2019). Исходя из биологических особенностей Mustelidae, это семейство подходит для исследования закономерностей эволюционного развития паразито-хозяйинных отношений как таковых. Куньи служат информативным индикатором выявления лоймологически значимых видов гельминтов.

Актуальные вопросы гельминтофауны куньих – это динамика их гельминтоценозов в связи с нарушением биоценологических связей при антропогенной трансформации природных экосистем, генетический полиморфизм гельминтов куньих, зональное распространение гельминтов куньих на неисследованных территориях. Изменение климата и влияние антропогенного фактора приводят к изменениям в гельминтофаунистическом составе территорий, что создаёт необходимость постоянного обновления данных (Краснощёков, 1996; Сонин и др., 1997; Кириллов и др., 2012; Шакарбоев и др., 2012; Бычкова, Шендрик, 2012; Bush, Kennedy, 1994). Определению границ распространения возбудителей значимых гельминтозов посвящено много работ по всему миру (Андреянов и др., 2013; Коняев, 2019; Сафаров и др., 2022; Silver et al., 2018; Rahman et al., 2018; Nute et al., 2018; Al-Aboody et al., 2020; Siyadatpanah et al., 2020; Paladsing et al., 2020; Agustina et al., 2021 и многие другие). Знание современного ареала тех или иных возбудителей и подробного районирования их распространения необходимо для эффективной организации и реализации мер профилактики и борьбы. Тверская и Псковская области остаются плохо изученными по данному вопросу по сей день, в том числе в отношении гельминтов куньих. Близость к Псковской области природных очагов описторхозов создаёт актуальность выявления у куньих трематод семейства *Opisthorchidae* (Пенькевич, Субботин, 2014; Кудрявцева, Воронин, 2021).

На территории исследуемых областей расположены федеральные особо охраняемые природные территории (ООПТ) с высоким охранным статусом: Полистовский государственный природный заповедник (ППЗ) и Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (ЦЛГПБЗ). Охранный статус, отсутствие антропогенного преобразования и эталонный характер данных территорий определяют их как важный источник информации для исследования разнообразия паразитических организмов и специфики их распространения и циркуляции (Власов, 2014; Dobson et al., 2008; Kononova, Prisniy, 2020; Burakova, Malkova, 2023).

Цель исследования – изучить современную фауну гельминтов американской норки, лесного хоря, лесной куницы и речной выдры Каспийско-Балтийского водораздела в границах Тверской и Псковской областей.

Задачи исследования:

- 1) исследовать современную фауну гельминтов и их распространение у диких куньих на освоенных человеком и особо охраняемых природных территориях в Тверской и Псковской областях;
- 2) провести эколого-биологический анализ гельминтов куньих;
- 3) выявить виды гельминтов, имеющих особое лоймологическое значение, определить закономерности их циркуляции и роль куньих в этом процессе;
- 4) проанализировать морфологическую гостальную изменчивость *Isthmiophora melis*;
- 5) определить возможные причины обеднённой гельминтофауны речной выдры и низких показателей её инвазированности;
- 6) изучить генетическое разнообразие нематод рода *Skrjabinylus* на территории Европы.

Научная новизна.

1. Впервые получены, проанализированы и обобщены материалы, характеризующие фауну и экологию гельминтов куньих, населяющих территории Тверской и Псковской областей.
2. Показана роль куньих в циркуляции видов гельминтов – возбудителей природно-очаговых болезней на территории Псковской области.
3. Проведён отдельный анализ паразито-хозяйственных отношений речной выдры и трематоды *Isthmiophora melis*. Предложены гипотезы, объясняющие причины обеднённой гельминтофауны речной выдры и её низкой инвазированности гельминтами.
4. Изучена молекулярно-генетическая изменчивость нематод рода *Skrjabinylus* Европейской части России.

Теоретическая и практическая значимость работы. В работе модельная группа млекопитающих семейства куньих применена в контексте паразитологических исследований. Результаты исследований являются вкладом в определение современного ареала и распространённости гельминтов куньих. Данные детального анализа географической распространённости видов гельминтов куньих могут быть использованы в планировании и организации ветеринарно-санитарных и ветеринарно-профилактических мероприятий, а также помогут проводить более точную диагностику гельминтозов, при которой важны знания о наличии того или иного возбудителя в данной местности. Данные

о природно-очаговых гельминтозах могут быть использованы для прогнозирования заражаемости людей и домашних животных.

Методология и методы исследования. В диссертационной работе общепринятыми и оригинальными методами изучены тушки и экскременты куньих для обнаружения имаго, личиночных стадий и яиц гельминтов. Видовую диагностику имаго, личинок и яиц гельминтов проводили по источникам, посвящённым гельминтам млекопитающих, и работам по клинической паразитологии (Контримавичус, 1969; Козлов, 1977; Кириллов и др., 2012; Blagburn, Dryden, 1999; Anderson, 2000; Foreyt, 2001; Gibson et al., 2002; Jones et al., 2005; Baker, 2007; Bowman, 2014; Zajac et al., 2021). Систематика гельминтов приведена в соответствии с современными представлениями (Caira, Jensen, 2017; Toledo, Fried, 2024; Ahmed, Holovachov, 2021). Методом ПЦР определяли нуклеотидные последовательности рибосомальных и митохондриальных генов нематод рода *Skryabinylus*. Изменчивость *I. melis* изучали методом морфометрии с использованием дисперсионного и дискриминантного анализов полученных данных. Для определения показателей, характеризующих популяцию и сообщество гельминтов куньих, использовали принятые в паразитологии показатели: интенсивность инвазии (ИИ), экстенсивность инвазии (ЭИ), индекс обилия (ИО), индекс несоответствия Поулина (D), индекс доминирования Ковнацки (D_i), индекс истинного видового разнообразия (Chao 2) (Reiczigel et al., 2019).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Современная фауна гельминтов американской норки, лесного хоря, лесной куницы и речной выдры в границах Псковской и Тверской областей включает 15 видов.
2. Встречаемость видов гельминтов, составляющих основу гельминтофауны куньих, значительно превосходит встречаемость видов, циркулирующих в форме природных очагов.
3. Различия показателей заражённости куньих гельминтами определяются следующими эколого-биологическими факторами: сезонность питания, доминирование в рационе тех или иных пищевых компонентов, биотопическое распределение и эволюционно сформированная степень восприимчивости к гельминтам.
4. В границах Псковской и Тверской областей лоймологическое значение имеют *Trichinella* sp. и трематоды семейства Opisthorchiidae.
5. Морфологическая изменчивость *Isthmiophora melis* определяется степенью восприимчивости хозяина и степенью его экологической специализированности.
6. Обеднённый состав гельминтофауны речной выдры формируют её экологическая специализация и эволюционно выработанная устойчивость.

7. В европейской части России распространены нематоды *Skrjabinylus nasicola* и *Skrjabinylus petrowi*. Гаплотипическое разнообразие выше у *S. petrowi*, с выраженными нуклеотидными различиями митохондриального гена цитохромоксидазы между экземплярами из Польши и Карелии. Нематоды *S. nasicola* и *S. chitwoodorum* характеризуются гораздо более низкой внутривидовой изменчивостью последовательности нуклеотидов гена цитохромоксидазы.

Личный вклад соискателя. Автор самостоятельно выбрал тему диссертации. План исследования составлен автором самостоятельно по согласованию с научным руководителем. Материал для исследования в полном объёме собран лично автором. Самостоятельно проведена обработка всех гельминтологических материалов. Автором в полном объёме выполнены таксономическая идентификация всех рассмотренных стадий развития гельминтов и статистический анализ данных. При непосредственном участии автора собран и обработан материал для молекулярно-генетических исследований. Автором написан текст диссертации, а также выполнены все рисунки, приведённые в работе.

Апробация работы. Основные материалы диссертации были доложены и обсуждены на следующих научно-практических мероприятиях: Международная научно-практическая конференция «Актуальные вопросы развития агропромышленного производства», (Великие Луки, 2018); Международная научная конференция «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями» (Москва, 2019); Международная научно-практическая конференция «Научно-технический прогресс в сельскохозяйственном производстве» (Великие Луки, 2019); «Международный симпозиум Российского общества нематологов» (Ярославль, 2021); «Международный семинар «ГИС-Нарочь» Нарочанский национальный парк (Беларусь, 2021); Конференция с международным участием «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (Москва, 2022); Всероссийская научная конференция «100 лет охраны: уроки заповедания» (Воронеж, 2023). Результаты исследований изложены в отчётах о научно-исследовательской работе по теме «Инвентаризация фауны гельминтов куньих государственного природного заповедника «Полистовский» за 2018-2023 гг; в Летописи природы государственного природного заповедника «Полистовский» за 2021-2022 годы. Результаты исследований изложены в отчётах о научно-исследовательской работе по проекту, реализуемому в Великолукской ГСХА, «Научно-техническое обеспечение развития отраслей АПК Псковской области» по теме Изучение биоразнообразия непродуктивных животных в условиях Псковской области за 2021-2023 годы.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ, в том числе 3 статьи опубликовано в изданиях, включённых в перечень ВАК Министерства образования и науки Российской Федерации.

Структура и объём диссертации: Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы из 212 источников (в том числе 114 иностранных). Диссертация изложена на 141 странице печатного текста, содержит 75 рисунков и 11 таблиц, три приложения.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю, доктору биологических наук Н. П. Кораблёву за всестороннюю поддержку и понимание интереса автора к паразитам, за научные наставления и щедрость в передаче научных знаний; доктору биологических наук Б. В. Ромашову за бесценные уроки основ гельминтологии и соавторство в научных публикациях; доктору биологических наук С. Э. Спиридонову за идею и руководство проектом по разнообразию нематод рода *Skryabingylus*, уроки молекулярных исследований и оказанное доверие к профессиональным навыкам автора; учителю, другу и коллеге, кандидату ветеринарных наук О. В. Вавиловой за вклад в формирование научного мышления автора и глубокий интерес к его работе; супруге и коллеге, ветеринарному врачу К. Н. Цветковой за терпение и понимание интереса автора к науке; сотрудникам Центрально-Лесного и Полистовского заповедников за помощь и содействие в сборе материала; охотникам, предоставившим тушки куньих, без чего проведённое исследование не состоялось бы.

Молекулярно-генетические исследования выполнены в рамках гранта Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-34-50081).

Результаты исследований используются в учебном процессе ФГБОУ ВО ВГСХА по дисциплине зоология и в научно-исследовательской работе ФГБУ «Государственный заповедник «Полистовский».

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во введении изложена актуальность темы исследования. Обосновано использование куньих в качестве модельной группы, показана краткая история исследований гельминтофауны куньих, их современное состояние и перспективы. Сформулирована актуальность паразитологических исследований на ООПТ. Сформулированы цель, задачи и положения, выносимые на защиту.

1. Обзор литературы

Проанализированы источники литературы по двум пунктам: анализ гельминтофауны и географическая характеристика района исследования. Приведён анализ современной фауны гельминтов куньих в России, странах Европы, Северной и Южной Америк, а также Азии. Рассмотрено географическое положение и природные условия Псковской и Тверской областей с акцентом на территории Полистовского государственного природного заповедника (ППЗ) и Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ).

2. Материалы и методы исследования

Сбор материала. Сборы материалов проводили на территории нескольких районов Тверской и Псковской областей с 2017 по 2022 годы. Тушки для гельминтологических исследований предоставлены охотниками-корреспондентами. Все животные добыты в результате легальной охоты. При сборе материала на ООПТ использовали только неинвазивные методы (Рожнов и др., 2018). С целью диагностики гельминтозов у куньих, обитающих на ООПТ, проведены сборы экскрементов в ЦЛГПБЗ и ППЗ. По причине трудности дифференцирования экскрементов американской норки, европейской норки и чёрного хоря, материал от этих хозяев объединён в группу норки-чёрный хорь (MN – *Mustela- Neogale*).

Обработка материала. Методом полного гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971; Ромашов и др., 2003; Аниканова и др., 2007) исследованы: американская норка (n = 21), лесной хорь (n = 13), лесная куница (n = 33), речная выдра (n = 19) – всего 86 особей. Методами флотации и седиментации проанализирована 251 проба экскрементов. Для выделения ДНК нематод рода *Skrjabinylus* использовали набор для очистки геномной ДНК Wizard® SV в соответствии с протоколом производителя. В диссертации приведены параметры циклов ПЦР. Исследовали нуклеотидную последовательность сегмента D2-D3 рибосомального гена большой субъединицы рибосомы с прямым D2A и обратным D3B праймерами. Две частичные последовательности митохондриального гена *CoxI* также были получены с помощью праймеров JB3 F и JB7GED R для амплификации 3'-части гена *CoxI* мтДНК длиной 650 п.н. (Bowles et al., 1992; Derycke et al., 2010), а праймеры COI F1 и COI R2 (Kanzaki, Futai, 2002) использовали для амплификации участка мтДНК *CoxI*, расположенного ближе к 5'-концу гена. Полосы амплифицированной ДНК секвенировали с теми же праймерами, которые использовались для амплификации. Для исследования изменчивости *I. melis* изучали только половозрелых марит (n=81) от выдры, американской норки, лесного хоря и лесной куницы, ориентируясь на опубликованную ранее методику (Hildebrand et al., 2015).

Обработка данных. Для исследования морфологической изменчивости *Isthmiophora melis* использовали программу Statistica 10. Для определения показателей, характеризующих популяцию и сообщество гельминтов кунных, использовали программное обеспечение Quantitative Parasitology (Reiczigel et al., 2019). Индекс доминирования Ковнацки рассчитывали по формуле:

$$D_i = 100 \times p_i \times \frac{M_i}{N_s},$$

где p_i – встречаемость; $p_i = m_i / M$, m_i – число проб, в которых был найден вид i гельминтов, M – общее число проб, N_i – число особей i -го вида гельминтов, N_s – общее число особей в биоценозе (Никонорова, 2020).

Для оценки фаунистического сходства гельминтофауны исследованных кунных применяли индекс Жаккара для качественных данных:

$$C_j = j / (a + b - j),$$

где j – число общих видов гельминтов у хозяев (хозяина), a – число видов на участке А, b – число видов на участке В (Мэгарран, 1992).

Хроматограммы, полученные при молекулярно-генетических исследованиях, анализировали в программе Chromas 2.4.4 для получения последовательностей в формате FASTA. BLAST-поиск сходных последовательностей проводили в NCBI GenBank (Altschul et al., 1990). Полученные последовательности были сопоставлены с Clustal X (Thompson et al., 1997) с нуклеотидными последовательностями из GenBank и проанализированы с помощью MEGA 7.0.14 (Kumar et al., 2016).

Результаты исследований

3. Таксономический состав гельминтов кунных

Данная глава содержит сведения о таксономическом составе обнаруженных видов гельминтов кунных на исследуемой территории. Данные по результатам гельминтологических вскрытий (3.1) и копрологических исследований (3.2) приводятся в разных подразделах.

3.1 Иллюстрированный список гельминтов кунных, обнаруженных при гельминтологических вскрытиях

В диссертации приведён иллюстрированный список обнаруженных гельминтов с подробным указанием систематического положения видов.

Тип Platyhelminthes Schneider, 1873

Класс Trematoda Rudolphi, 1808

Вид *Isthmiophora melis* (Schrank 1788)
Dietz, 1909

Хозяин: американская норка, лесной хорь,
лесная куница, речная выдра

Вид *Mammorchipedium isostomum*, Rudolphi,
1819; Skrjabin, 1947

Хозяин: американская норка.

Вид *Pseudamphistomum truncatum* (Rud.,
1819) Lühe, 1908

Хозяин: лесная куница

Тип Nematoda Rudolphi, 1808

Класс Enoplea Inglis, 1932

Вид *Capillaria putorii* (Rudolphi, 1819)
Travassos, 1915

Хозяин: лесной хорь, американская норка,
лесная куница

Вид *Capillaria mucronata* Molin, 1858

Хозяин: американская норка лесной хорь,
лесная куница

Вид *Eucoleus aerophilus* (Creplin, 1839)
Dujardin, 1845

Хозяин: лесная куница

Хозяин: речная выдра, лесной хорь,
американская норка

Вид *Metorchis bilis* (Braun, 1790) Odening,
1962

Хозяин: лесной хорь

Вид *Alaria alata* (Goeze, 1782) Krause, 1914

Хозяин: американская норка, лесной хорь.

Класс Cestoda Rudolphi, 1808

Вид *Taenia martis* Zeder, 1803

Хозяин: лесная куница

Вид *Mesocestoides lineatus* (Goeze, 1782)
Railliet, 1893

Вид *Eucoleus trophimenkovi* Romashov, 2001

Хозяин: лесная куница

Вид *Trichinella* sp.

Хозяин: лесной хорь, лесная куница

Класс Chromadorea Inglis, 1932

Вид *Filaroides martis* Beneden, 1858

Хозяин: американская норка, лесной хорь,
лесная куница

Вид *Crenosoma petrowi* Morosov, 1939

Хозяин: лесная куница, американская норка,
лесной хорь.

Вид *Skrjabinogylus petrowi* Vageanow, 1936

Хозяин: лесная куница, лесной хорь,
американская норка

3.2 Морфолого-таксономическая характеристика яиц гельминтов, обнаруженных копроовоскопическими методами

В диссертации приведены фотографии обнаруженных яиц гельминтов, их морфологическое описание и систематическое положение.

Данные по яйцам гельминтов куньих	Данные по транзитным и неопределённым до вида яйцам гельминтов
Вид <i>I. melis</i> Schrank, 1788, Dietz, 1909	Schistosomatidae sp. 1 Обнаружены в экскрементах группы MN.
Хозяин: выдра и группа MN	Примечание: транзитные яйца шистосоматид
Вид: Opisthorchiidae sp.	водоплавающих птиц.
Хозяин: выдра и группа MN	Schistosomatidae sp. 2
Вид <i>S. putorii</i> Rudolphi, 1819	Обнаружены в экскрементах группы MN.
Хозяин: выдра и группа MN.	Места обнаружения: Псковская область,
Вид <i>E. aerophilus</i> (Creplin, 1839) Dujardin, 1845	Полистовский заповедник.
Хозяин: группа MN	Примечание: транзитные яйца шистосоматид
	водоплавающих птиц.
	Вид <i>Strongyloides</i> sp.
	Обнаружены в экскрементах выдры и группы MN

4. Эколого-биологический анализ гельминтов куньих

У куньих обнаружено 15 видов гельминтов. У *Neogale vison* фактически паразитируют 10 видов гельминтов, у *Mustela putorius* – 10, у *Lutra lutra* – 2 и у *Martes martes* – 12 видов. Преобладающее видовое разнообразие в фауне гельминтов куньих демонстрируют нематоды, за которыми следуют трематоды и цестоды. По значениям индекса доминирования Ковнацки к видам-доминантам относятся *Isthmiophora melis* (16,36) и *Capillaria putorii* (10,71). К субдоминантам относятся *Filaroides martis* (7,3) и *Skrjabinogylus petrowi* (1,54). В число адоминантов входят *Eucoleus aerophilus* (0,72), *Capillaria mucronata* (0,71), *Trichinella* sp. (0,21), *Pseudamphistomum truncatum* (0,11), *Mesocostoides lineatus*, (0,1), *Alaria alata* (0,07), *Crenosoma petrowi* (0,05), *Taenia martis* (0,03), *Eucoleus trophimenkovi* (0,01), *Metorchis bilis* (0,003), *Mammorchipedium isostomum* (0,003). Показатель Chao 2 (истинное видовое разнообразие) у лесной куницы $13,0 \pm 0,4$ с 95% д. и. 13–13,9; у лесного хоря $14,2 \pm 6,7$ с 95% д.и. 10,5–48,3; у американской норки $14,3 \pm 6,9$; 95% д.и. 10,5–49,1. Сходство видового состава убывает в следующем порядке: американская норка и лесной хорь, норка и куница, хорь и куница, норка и выдра, хорь и выдра, выдра и куница. Высокое сходство видового состава гельминтов норки и хоря обусловлено значительным перекрытием экологических ниш этих видов, схожестью

биотопического распределения и питания. В диссертации приведены числовые данные о показателях инвазированности куньих гельминтами. ЭИ *Filaroides martis* у куницы и хоря имеет максимальные значения в сравнении с другими хозяевами. У американской норки *F. martis* встречается реже других гельминтов. Куница достоверно отличается по встречаемости *F. martis* от американской норки ($p = 0,0005$) и не отличается от хоря ($p > 0,3$). Хорь отличается от норки ($p = 0,0006$). По средней ИИ куница не отличается от норки ($p = 0,198$) и хоря ($p = 0,227$). Норка и хорь отличаются по этому показателю ($p = 0,058$). По медианной ИИ нет отличий между куницей и хорём ($p = 0,4887$), куницей и норкой ($p = 0,1686$), норкой и хорём ($p = 0,1312$). Значение индекса агрегированности (D) *F. martis* в популяции куницы – 0,49; 95% д. и. 0,39–0,6. У хоря этот показатель равен 0,44; 95% д.и. 0,34–0,63. Агрегированность *F. martis* у американской норки – 0,8; 95% д.и. 0,67–0,89. Агрегированность *F. martis* у куницы и норки достоверно отличается ($p \leq 0,05$). Нет отличий в показателях агрегированности между куницей и хорём, между хорём и норкой ($p > 0,05$). По ЭИ *Skryabingylus petrowi* куница достоверно отличается от норки ($p = 0,0001$) и не отличается от хоря ($p = 0,1848$). Норка и хорь по этому показателю достоверно различаются ($p = 0,0448$). Средняя ИИ не отличается между куницей и норкой ($p = 0,264$), куницей и хорём ($p = 0,166$), хорём и норкой ($p = 0,128$). Медианная интенсивность не отличается между куницей и норкой ($p = 1$), куницей и хорём ($p = 0,1647$), хорём и норкой ($p = 0,1667$). Нет значимых отличий показателя агрегированности между норкой, хорём и куницей. По индексу обилия куница (4,73; SD 8,41) отличается от норки (0,62; SD 1,62) ($p \leq 0,05$) и не отличается от хоря (10,6; SD 19,25). Норка и хорь не отличаются по обилию *S. petrowi* ($p \geq 0,05$). Максимальный показатель индекса обилия *S. petrowi* демонстрирует в популяции чёрного хоря, затем куницы и норки. Куньи не отличаются по встречаемости *Crenosoma petrowi* ($p > 0,3$). Нет достоверных отличий между изученными хозяевами по средней и медианной ИИ, агрегированности, ИО *S. petrowi*. ЭИ *Capillaria putorii* у куницы, хоря и американской норки достоверно не отличаются ($p \geq 0,05$). По средней ИИ не отличаются куница и норка ($p = 0,499$), куница и хорь ($p = 0,44$), норка и хорь ($p = 0,304$). Не отличаются куньи и по медианной ИИ ($p \geq 0,05$) и агрегированности ($p \geq 0,05$), ИО ($p \geq 0,05$). По встречаемости *Capillaria mucronata* куница отличается от норки ($p = 0,02$) и не отличается от хоря ($p = 0,26$). Норка и хорь не отличаются по этому показателю ($p \geq 0,05$). Имеются различия между куницей и норкой ($p = 0,007$) по средней ИИ и отсутствуют различия между куницей и хорём ($p = 0,75$). По средней ИИ имеются различия между куницей и норкой ($p = 0,02$) и отсутствие различий между остальными парами хозяев. Сопоставления показателей агрегированности *C. mucronata* не показали различий между хозяевами. Сравнение

значение индексов обилия выявило отличия куницы ($M = 0,91$; $SD 1,91$) от норки ($M = 5,38$; $SD = 6,004$) и норки от хоря ($M = 1,6$; $SD = 2,01$). Куница и хорь по этому показателю не отличаются ($p \geq 0,05$). *Eucoleus aerophilus* обнаружен только у лесной куницы. ЭИ *E. aerophilus* у куницы составляет 67,6% при 95% д.и. 49,5–82,6. Агрегированность – 0,61 при 95% д.и. 0,515 – 0,729. ЭИ *Trichinella sp.* у куницы, норки и хоря достоверно не отличается ($p \geq 0,05$). Анализ различий по средней и медианной ИИ не выявил различий между изучаемыми хозяевами. Не отличаются куньи и по агрегированности *Trichinella sp.* ($p \geq 0,05$). Сравнение значений индексов обилия значимых различий не выявило ($p \geq 0,05$). ЭИ *Isthmiophora melis* достоверно реже встречается у куницы чем у американской норки ($p = 0,006$) и хоря ($p < 0,0001$). ЭИ не различается между куницей и выдрой ($p > 0,3$). Встречаемость *I. melis* отличается между выдрой и норкой ($p = 0,05$), выдрой и хорём ($p = 0,05$) и не отличается между хорём и норкой ($p = 0,09$). Средняя ИИ *I. melis* различается между куницей и норкой ($p = 0,005$), куницей и хорём ($p = 0,04$) и достоверно не различается между куницей и выдрой, выдрой и норкой, выдрой и хорём, норкой и хорём ($p \geq 0,05$). Идентичные результаты получены при сравнении медианной ИИ. Агрегированность *I. melis* не имеет значимых отличий между изученными хищными ($p \geq 0,05$). ИО различия между куницей ($M = 0,618$; $SD = 1,349$) и хорём ($M = 22,5$; $SD = 25,89$) ($p = 0,03$), между куницей и норкой ($M = 10,14$; $SD = 13,11$) ($p = 0,01$). Нет различий между куницей и выдрой ($M = 4,05$; $SD = 10,03$), хорём и норкой, норкой и выдрой ($p \geq 0,05$). Показатели ИИ *Alaria alata* у куницы достоверно ниже, чем у американской норки ($p=0,04$) и чёрного хоря ($p=0,004$). У последних показатели ЭИ достоверно не отличаются ($p > 0,3$). Средняя и медианная ИИ *A. alata* у изученных куньих не отличается. Агрегированность *A. alata* различается между куницей и хорём ($p < 0,05$). По обилию *A. alata* отличаются куница ($M = 1,2$; $SD = 3,97$) и хорь ($M = 6,4$; $SD = 6,68$). Куница и норка ($M = 4,81$; $SD = 8,47$), хорь и норка не отличаются по данному показателю. ЭИ *Taenia martis* имеет значение 23,5%; 95% д. и. 10,7 – 41,2 со средней ИИ 2,88; 95% д. и. 1,12 – 7,62. Агрегированность *T. martis* у куницы составляет 0,86 при 95% д. и. 0,77 – 0,94. ЭИ *Mesocostoides lineatus* (14%; 95% д.и. 5 – 31,1) у этой цестоды почти в два раза ниже чем у *T. martis*, однако ИИ (33,6; 95% д.и. 3,2 – 93,6) выше почти в 11 раз. Агрегированность *M. lineatus* – 0,93 при 95% д. и. 0,88–0,94. Агрегированность между двумя цестодами достоверно не отличается ($p \geq 0,05$). Показатели ЭИ, средней и медианной ИИ, агрегированности *Pseudamphistomum truncatum* у хоря, норки и выдры отличается недостоверно ($p \geq 0,05$). При сравнении индексов обилия не удалось рассчитать p-value по причине невысокой заражённости всех хозяев данной трематодой. *Mammorchipedium isostomum* обнаружена только у одной особи американской норки, что не позволяет

статистически проанализировать показатели её заражённости. Проведена обобщённая оценка вышеизложенных показателей для определения тенденций инвазированности. Для удобства все значения показателей сведены к качественным признакам. Для них созданы соответствующие категории для значений показателей заражённости: превосходящее значение (\uparrow), наименьшее значение (\downarrow) и медианное значение ($=$). Далее мы посчитали, сколько раз значение того или иного показателя инвазированности вошло в каждую из категорий и представили эти данные в виде графика (Рис. 2).

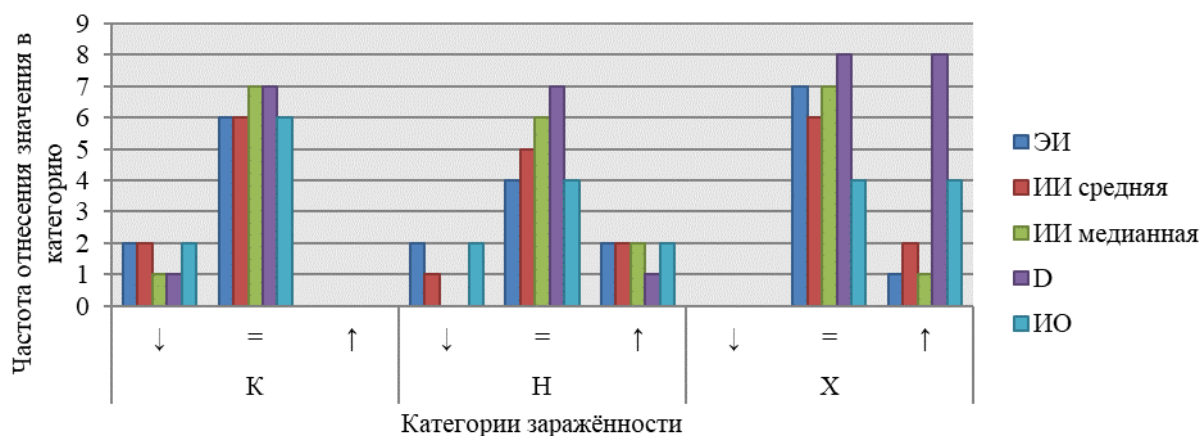


Рисунок 1. Соотношение показателей заражённости и их тенденции у изученных хозяев. \downarrow – наименьшие значения; $=$ – медианное значение; \uparrow – превосходящие значения. К – лесная куница, H – американская норка, X – лесной хорь.

Куница не демонстрирует превосходящих значений показателей ни по одному виду гельминтов. По нескольким видам куница демонстрирует наименьшие значения показателей заражённости. Большинство значений у куницы попадают в графу медианное значение. В совокупности показатели инвазированности куницы имеют направленность на медианно-минимальные значения. Хорь демонстрирует превосходящие значения некоторых показателей по нескольким видам гельминтов. По ряду видов гельминтов хорь заметно превосходит остальных хозяев в значениях индекса обилия. Показатели заражённости у хоря имеют направленность на медианно-превосходящие значения. Промежуточное положение между куницей и хорём занимает американская норка. Её показатели заражённости по разным видам гельминтов демонстрируют как превосходящие, так и наименьшие значения, но большая часть данных отнесена к средним, как и у остальных куньих. В совокупности, показатели заражённости норки можно охарактеризовать как разнородные, не имеющие чёткой направленности. Выдра не фигурирует в этом анализе, поскольку заражена очень небольшим количеством гельминтов.

В диссертации приведён анализ заражённости гельминтами с экологией хозяев и их биотопическим распределением.

В копрологическом материале из ЦЛГПБЗ у группы MN выявлены *Eucoleus aerophilus*, *Capillaria putorii* и *Opisthorchiidae sp.*; у выдры – только *Opisthorchiidae sp.*; у куницы – *E. aerophilus*. В копрологическом материале из ГПЗП у группы MN выявлены *E. aerophilus*, *C. putorii*, *Isthmiophora melis*, *Opisthorchiidae sp.*; у выдры – *Opisthorchiidae sp.*; Встречаемость яиц гельминтов у исследованных групп кунных показана в Таблицах 1-2.

Таблица 1. Встречаемость яиц гельминтов в материале от разных групп кунных ЦЛГПБЗ, %

Вид гельминтов	Вид хозяина		
	Норки – чёрный хорь (n=31)	Выдра (n=6)	Куница (n=2)
<i>E. aerophilus</i>	9,68	–	3,45
<i>C. putorii</i>	9,68	–	–
<i>Opisthorchiidae sp.</i>	11,68	10,34	–

Таблица 2. Встречаемость яиц гельминтов в материале от разных групп кунных ПГПЗ, %

Вид гельминтов	Вид хозяина		
	Норки – чёрный хорь (n=183)	Выдра (n=33)	Куница (n=4)
<i>E. aerophilus</i>	6,72	–	–
<i>C. putorii</i>	11,34	–	–
<i>I. melis</i>	7,98	1,26	–
<i>Opisthorchiidae sp.</i>	6,3	4,62	–

Встречаемость яиц *E. aerophilus* и *C. putorii* не отличается у группы MN между заповедниками ($p \geq 0,05$). В Полистовском заповеднике достоверно чаще встречаются яйца описторхид в группе MN, чем у выдры ($p \leq 0,001$). Встречаемость яиц *I. melis* в Полистовском заповеднике не отличается между группами MN и выдра ($p \geq 0,05$). Общая встречаемость яиц гельминтов в экскрементах выдры и группы MN достоверно выше в ПГПЗ ($p \leq 0,05$), что может быть связано со значительным преобладанием размера выборки.

Отмечен разный состав гельминтов кунных в исследованных биотопах Полистовского заповедника. Индекс фаунистического сходства составляет 0,25. В материале из хвойно-мелколиственных лесов зарегистрированы *I. melis*, *E. aerophilus*, *C. putorii*, *Opisthorchiidae sp.*, а в материале с верхового болота только *E. aerophilus*. В материале из смешанного леса яйца *E. aerophilus* у группы MN встречаются достоверно чаще, чем с верхового болота ($p < 0,05$).

5. Распространение гельминтов кунных

В диссертации указано подробное районирование видов гельминтов и их распределение по хозяевам. Особое внимание уделено лоймологически значимым видам. Индикаторными видами диких хищных при исследовании циркуляции описторхид служат американская норка и выдра. Трематода *Pseudamphistomum truncatum* обнаружена у куньих, потребляющих в пищу рыб в Великолукском и Новосокольническом районах. Трематода *Metorchis bilis* зарегистрирована у хоря только в Великолукском районе. Яйца описторхид обнаружены у выдры и группы MN в Бежаницком и Локнянском районах. ЭИ *P. truncatum* по результатам вскрытий у норки составила 4,8%, у хоря 6,7%, у выдры 15,8%. ЭИ *M. bilis* у хоря – 6,7%. ИИ *P. truncatum* соответственно составила 92, 35, 10, а у *M. bilis* – 18. На Северо-Западе России имеются два очага описторхидозов: Северо-Восточная часть Финского залива и озеро Ильмень (Кудрявцева, Воронин, 2021). Другой близкий к территории Псковской области очаг описторхидозов находится в бассейне реки Западная Двина. Наличие на исследованных территориях куньих, инвазированных описторхидами, при невысоких показателях заражённости можно интерпретировать следующим образом: 1) в изученной местности нет очагов описторхидозов. Животные заразились на другой территории, после чего перешли в изучаемые нами районы; 2) в изученной местности нет очагов описторхидозов. Животные заразились на изученной территории, находясь в зоне выноса инвазии; 3) в изученной местности имеются действующие изолированные или связанные очаги описторхидозов низкой напряжённости. Животные заразились в непосредственной близости от этих очагов; 4) животные заражаются от рыб, кочующих из озера Ильмень, а также заражаются в местных очагах низкой интенсивности. На наш взгляд, наиболее вероятен последний вариант. Материал, содержащий яйца или имаго описторхид получен с пойм рек, входящих в водную систему озера Ильмень: Ловать, Вскуица, Хлавица, Осьянка, Насва, по которым карповые рыбы могут подниматься к эндемичной территории – озеру Ильмень. Исходя из вышеизложенного, предполагаем, что распространение возбудителей описторхидозов в Псковской области в значительной мере связано с речными системами рек, впадающих в озеро Ильмень. Нами впервые получены данные о территориальном и гостальном распределении нематод рода *Trichinella* в условиях Псковской области. У основных резервентов трихинелл, крупных и средних хищников, имеется приоритет в потреблении заражённого личинками мяса за счёт более высокого трофического уровня. При сниженном видовом разнообразии основных резервентов, их низкой численности и плотности населения, их функции в поддержании циркуляции трихинелл в значительной степени могут замещать куньи. Это может объяснять флуктуирующее положение куньих в лоймосистеме трихинеллёза в разной местности. Таким образом, куньи играют важную

роль в поддержании устойчивости очагов трихинеллёза, исполняя роль резерва системы. В материале, собранном на территории Псковской области, трихинеллы обнаружены в трёх районах у куницы, хоря и норки с невысокими показателями ИИ и ЭИ. Судить о наличии на этой территории очага трихинеллёза на основе имеющихся данных невозможно, так как необходима информация о большем количестве видов заражённых хозяев, населяющих данную местность. Низкая заражённость кунных в данном исследовании может свидетельствовать как о смещённом положении этой группы хищников на нижнюю ступень иерархии системы циркуляции трихинелл на территории Псковской области, так и о низкой напряжённости очага трихинеллёза, если он имеется.

Далее в диссертации рассмотрено распространение гельминтов кунных, не имеющих важного значения для ветеринарии и медицины, в порядке от наиболее к менее распространённым. В территориальном аспекте самое широкое распространение имеют наиболее типичные паразиты кунных: *Isthmiophora melis*, *Alaria alata*, *Filaroides martis*, *Capillaria mucronata*, *C. putorii*, *Skrjabinogylus petrowi*, *Eucoleus aerophilus*, *Taenia martis*, представляющие основу их гельминтофауны. Особо значимые возбудители гельминтозов Mustelidae циркулируют в форме природных очагов или встречаются у кунных на ограниченном количестве территорий.

6. Морфологическая изменчивость *Isthmiophora melis* и её связь с низким видовым разнообразием гельминтофауны речной выдры

Изменчивость паразитов служит видимым проявлением механизмов формирования и функционирования паразито-хозяинных отношений как таковых, поэтому представляет биологический интерес. Экземпляры *I. melis*, полученные в нашем исследовании от изученных видов кунных, имеют разную морфологию. В диссертации показан общий вид *I. melis* от изученных хозяев и значения морфологических показателей трематод. Морфологическая изменчивость *I. melis* проявляется в ряду хозяев: хорь → норка/куница → выдра и соответствует крупным формам с гипертрофированной половой системой, средним формам с развитой половой системой и мелким формам с недоразвитой половой системой. Факторный анализ показал, что на показатели пропорций тела трематод в большей степени воздействует хозяин, чем эффект скученности (Таблица 3). Факторный анализ указывает, что хозяин по-разному влияет на линейные размеры и на размеры гонад, внося наиболее значительные различия в параметры GA/FBA (отношение площади гонад к площади передней части тела) и GA/PTRA (отношение площади гонад к площади посттестикулярной области).

Таблица 3. Влияние факторов на показатели пропорций тела *I. melis* по результатам одномерного дисперсионного анализа

Параметр	Фактор	
	Скученность	Хозяин
FB/ПТА	F=1,56; p≤0,05	F=3,72; p≤0,01
W/L	F=3,57 ; p ≤ 0,001	F=0,69; p≥0,05
FB/L	F=1,97 ; p≤0,05	F=4,18; p≤0,05
ПТА/L	F=0,99; p≥0,05	F=2,4; p≤0,05
GA/FBA	F=4,29; p ≤ 0,001	F=12,49 p ≤ 0,001
GA/PTRA	F=4,29; p ≤ 0,001	F=12,49 p ≤ 0,001

Примечание к Таблице 3: FB/ПТА – отношение длины передней части тела к длине посттестикулярной области; W/L – отношение длины тела к ширине тела; FB/L – отношение длины передней части тела к длине тела; ПТА/L – отношение длины посттестикулярной области к длине тела; GA/FBA – отношение площади гонад к площади передней части тела; GA/PTRA – отношение площади гонад к площади посттестикулярной области.

Апостериорные сравнения для неравных выборок показали, что максимальные различия между трематодами от разных хозяев связаны с показателем GA/FBA и GA/PTRA, а сравнения отношений линейных размеров не выявили существенных различий. Парные сравнения показали, что наиболее значительные различия по этим параметрам имеются между трематодами от хоря и выдры. Дискриминантный анализ выполнен с помощью 4 переменных: GA/PTRA, FB/ПТА, ПТА/L, FB/L. Итоги построения модели показаны в Таблице 4.

Таблица 4. Итоги дискриминантного анализа

Ось	Собственное значение	Каноническая R	Лямбда Уилкса	χ^2	df	p
0	2,163781	0,826996	0,236615	109,5403	12	0,000000
1	0,319637	0,492154	0,748599	22,0059	6	0,001208
2	0,012270	0,110096	0,987879	0,9268	2	0,629133
Параметр	Уилкса Лямбда	Частная Лямбда	F-исключ/ р-уров.	Ось 1	Ось 2	Ось 3
GA/PTRA	0,491888	0,481035	26,61/≤0,01	1,12943	0,848845	- 0,002471
ПТА/L	0,538040	0,439773	31,42/≤0,01	-2,67865	0,792992	- 0,647321
FB/ПТА	0,426894	0,554272	19,83/≤0,01	-1,66450	1,113878	- 0,930009
FB/L	0,330424	0,716096	9,77/≤0,01	1,25664	- 0,308269	1,306792
Соб. зн.				2,16378	0,319637	0,012270
Кум. доля				0,86701	0,995084	1,000000

Полученная модель удовлетворительно классифицирует трематод от разных хозяев. Корректная классификация составила 75%. Модель ни разу не определила трематод от куницы, по причине малого количества экземпляров, участвующих в анализе.

Результаты дискриминантного анализа наглядно показаны на Рисунке 2. У истмиофор от выдры отсутствует корреляция между площадью тела и площадью семенников ($r=0,06$; $p \leq 0,05$), у норки и куницы отмечена заметная прямая корреляция между этими параметрами ($r=0,59$; $p \leq 0,05$ и $0,96$; $p \leq 0,05$), а у хорь существует обратная корреляция между площадью тела и гонад ($r= -0,38$; $p \leq 0,05$).

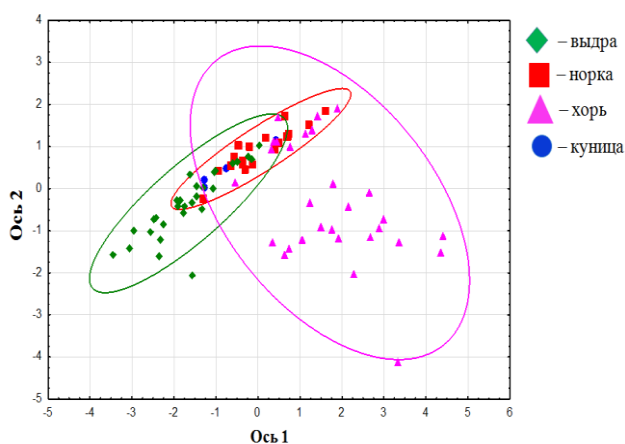


Рисунок 2. Результаты канонического анализа *I. melis*, полученных от четырёх видов хозяев, на основе измерений 81 образца трематод.

Проведённый статистический анализ указывает, что хозяин оказывает влияние не только на линейные размеры *I. melis*, но отдельно воздействует на репродуктивную систему трематоды. Влияние хозяев проявляется так, что выдра оказывает угнетающее воздействие на рост тела и развитие репродуктивной системы *I. melis*, норка оказывает контролирующее воздействие на эти процессы, а хорь проявляет толерантность к паразиту. Иными словами, *I. melis* плохо приспособлена к паразитированию у выдры, удовлетворительно приспособлена к норке и кунице и хорошо приспособлена к хорю.

7. Определение разнообразия *Skrjabinylus* sp. в Российской Федерации на основе частичных последовательностей мДНК *CoхI*

В нашей работе впервые представлены данные о нуклеотидных последовательностях нематод *Skrjabinylus*, собранных на территории Российской Федерации. В диссертации для образцов нематод приведены следующие данные: координаты мест сбора образцов, данные об их первичной идентификации, количество образцов от каждого хозяина, инвентарный номер NCBI GenBank последовательностей ДНК *CoхI* mt. Полученные нуклеотидные последовательности частично перекрывались. Выравнивания таких последовательностей имеют длину 977 п.н. Последовательности мтДНК *CoхI* двух ранее исследованных европейских видов *Skrjabinylus* были значительно короче (558 п.н. для европейских видов и 492 п.н. для *S. chitwoodorum*) и с

еще более узкой частью соответствующих положений. Окончательное выравнивание для всех доступных последовательностей составило всего 335 п.н. Согласно анализу RAUP, это выравнивание было экономным и содержало 65 «парсимониально-информативных» позиций. Полученные последовательности позволяют различать основные клады в сгенерированной филограмме. Все клады, соответствующие известным голарктическим видам *Skrjabinigylus*, характеризуются высоким уровнем поддержки (Рис. 3).



Рисунок 3. Филогенетические отношения между нематодами рода *Skrjabinigylus*.

Исследованные нами пробы выделены жирным шрифтом.

Попарные нуклеотидные различия между исследованными образцами демонстрируют четко разграниченные уровни внутри- и межвидовых различий мтДНК *CoхI*. Диапазон внутривидовой изменчивости, выведенный из этого маркера, составляет 0,6-3,7% для *S. petrowi* и 0,2-0,3% для *S. nasicola*. Межвидовые различия превышают 10% в этом выравнивании длиной 343 п.н. Между *S. petrowi* и *S. nasicola* существуют значительные внутривидовые нуклеотидные различия. Такие различия достигают 3,9 % в частичном выравнивании мтДНК *CoхI* для *S. petrowi*, тогда как для *S. nasicola* – всего 0,3%. Внутривидовая разница между исследованными образцами и североамериканским *S. chitwoodorum* находится в пределах 0,2-0,5%. Уровень различий между видами *Skrjabinigylus* и представителем другого рода – *Parafilaroides normani*, выбранным в качестве внешней группы в данном анализе, в ряде случаев даже ниже (11-14%), чем межвидовые различия между *Skrjabinigylus* sp.

Выводы

1) Современная гельминтофауна куньих Псковской, Тверской областей включает 15 видов. Наиболее широко распространены типичные паразиты куньих. Описторхиды и *Trichinella* sp. циркулируют в форме природных очагов и встречаются у куньих на ограниченном количестве территорий. Специфика распространения и циркуляции гельминтов в Полистовском заповеднике определяется условиями верхового

болота и характеризуется снижением видового разнообразия в его пределах. В Центрально-Лесном заповеднике какая-либо специфика не зарегистрирована.

2) Генерализм куницы и хоря не приводит к сходству гельминтофауны вследствие значительных отличий экологии, проявляющихся в тяготении хоря к водно-болотным местообитаниям, что не присуще кунице. Американская норка в равной степени приспособлена к добыванию пищи в воде и на суше, что отражается заметным сходством гельминтофауны норки с таковой хоря и куницы. Стенофагия и стенобионтность выдры влияет на состав её гельминтофауны снижением видового разнообразия последней. Выдра и куница поддерживают противоположные трофико-хорологические связи и демонстрируют низкое сходство гельминтофауны. Показатели инвазированности хоря имеют тенденцию на средне-превосходящие значения, куницы – на средне-минимальные значения, выдры – на средние, а показатели норки не имеют чёткой тенденции, что служит отражением специфики их питания.

3) Обнаруженные виды гельминтов, имеющие особое лоймологическое значение: *P. truncatum*, *M. bilis*, *Trichinella sp.* Предположительно распространение описторхид в Псковской области в значительной мере связано с выносом инвазии из природного очага – озера Ильмень. Полистово-Ловацкая болотная система может служить буфером между территорией области и эндемичным районом. Положение куньих в системах очагов трихинеллёза непостоянно и зависит от видового разнообразия, численности и плотности населения ключевых хозяев. Куньи могут выполнять в этой системе функцию резерва системы.

4) Хозяин влияет на линейные размеры и репродуктивную систему *I. melis*. Выдра оказывает угнетающее воздействие на рост тела и развитие репродуктивной системы *I. melis*, норка оказывает контролирующее воздействие на эти процессы, а хорь проявляет толерантность к паразиту. Такое влияние хозяина – проявление адаптированности *I. melis* к ним: паразит плохо приспособлен к выдре; удовлетворительно – к норке и кунице; хорошо – к хорю. Степень адаптированности – результат исторических отношений паразита и его хозяев. Адаптированность определяется толерантностью хозяев, напряжённостью паразито-хозяинных отношений и их длительностью.

5) Применение *I. melis* как модельного организма даёт основания полагать, что бедная гельминтофауна речной выдры и низкие показатели инвазированности выдры гельминтами могут быть следствием не только их экологической специализации, но и особой физиологией выдры, возникшей в процессе поддержания напряжённых паразито-хозяинных отношений.

б) Анализ последовательностей мтДНК *CoхI Skrjabingylus* spp. позволяет генетически подтвердить существование на территории Европейской части России двух видов нематод рода *Skrjabingylus*: *S. petrowi*, *S. nasicola*. Зарегистрированный уровень генетического разнообразия выше у *S. petrowi*, чем у *S. nasicola*.

Список публикаций ВАК

1. **Цветков, И. Н.** Особенности гельминтофауны Mustelidae Полистовского государственного заповедника и факторы её формирования / И. Н. Цветков, К. Н. Цветкова, Н. П. Кораблев // Российский паразитологический журнал. – 2023. – Т. 17, № 1. – С. 43-56. – DOI 10.31016/1998-8435-2023-17-1-43-56.
2. **Цветков, И. Н.** Гельминты диких куньих (*Neovison vison*, *Lutra lutra*, *Martes martes*, *Mustela putorius*) Тверской и Псковской областей / И. Н. Цветков, К. Н. Цветкова, Н. П. Кораблев // Вестник охотоведения. – 2021. – Т. 18, № 1. – С. 36-46.
3. **Цветков, И. Н.** Наиболее распространенные гельминты куньих в природных условиях Тверской области / И. Н. Цветков, Б. В. Ромашов, Н. П. Кораблев // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2019. – № 2(54). – С. 34-43. – DOI 10.26456/vtbio69. – EDN UYEKIO.

Публикации в других изданиях

1. **Цветков, И. Н.** Гельминтофауна куньих (*Neovison vison*, *Lutra lutra*, *Martes martes*, *Mustela putorius*, *Meles meles*) центра Европейской части России (предварительные результаты) / И. Н. Цветков, Н. П. Кораблёв // Сборник научных статей по материалам международной научной конференции «Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями». – М.: ВНИИП – филиал ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН; «Наука», Вып. 20. – 2019. – С. 678-883.
2. **Цветков, И. Н.** Инвентаризация фауны гельминтов хищных млекопитающих Полистовского государственного заповедника / И.Н. Цветков, К. Н. Цветкова, Н. П. Кораблёв // Известия Великолукской государственной сельскохозяйственной академии. – 2023. – № 1(42). – С. 55-64.
3. Цветкова, К. Н. Исследование природно-очаговых болезней в Полистовском заповеднике / К. Н. Цветкова, **И. Н. Цветков** // Технологии и инновации: сборник научных статей научно-педагогических работников, аспирантов и обучающихся. ФГБОУ ВО Великолукская ГСХА, 2022. – С. 476-478.
4. **Цветков, И. Н.** Полистовский заповедник в структуре ильменского очага описторхозов и общая роль куньих в лоймосистеме трихинеллёза / И. Н. Цветков, К. Н.

Цветкова, Н. П. Кораблёв // Сборник статей по итогам работы Всероссийской научной конференции, посвящённой 100-летию Воронежского заповедника, 2023 – С 477-488. DOI:10.57007/9785907669338_2023_744.

5. **Цветков, И. Н.** Адаптированность *Isthmiophora melis* (Trematoda: Echinostomatidae) к *Lutra lutra*, *Neovison vison*, *Mustela putorius* / И. Н. Цветков, Н. П. Кораблёв // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии. (Москва, 14-18 марта 2022 г.). – Москва, 2022 – С. 39.

6. **Цветков И. Н.** О гельминтофауне американской норки (*Neovison vison*) и лесного хоря (*Mustela putorius*) юго-запада Тверской и юго-востока Псковской областей / И. Н. Цветков, Н. П. Кораблёв, О. В. Вавилова // Актуальные вопросы развития агропромышленного производства (материалы международной научно-практической конференции, 19-20 апреля 2018 г. – г. Великие Луки). – 288 с.